



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO

FUNDAÇÃO UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO DO SUL
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

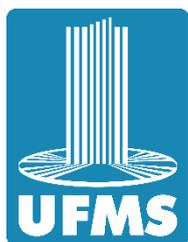


Jean David Varilla González

Morfo-anatomia foliolar dos gêneros neotropicais do clado *Pterocarpus* (Leguminosae:
Dalbergieae): contribuições à taxonomia

Campo Grande

2020



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO

FUNDAÇÃO UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO DO SUL
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BILOGIA VEGETAL



Jean David Varilla González

Morfo-anatomia foliolar dos gêneros neotropicais do clado *Pterocarpus* (Leguminosae: Dalbergieae): contribuições à taxonomia

Dissertação apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, vinculado ao Instituto de Biociências, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, como requisito à obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal

Orientadora: Prof^ª Dr^ª Ângela Lúcia Bagnatori Sartori

Coorientadora: Prof^ª Dr^ª Rosani do Carmo de Oliveira Arruda

Campo Grande

2020

Ficha Catalográfica

Varilla González, Jean David

Morfo-anatomia foliar dos gêneros Neotropicais do clado *Pterocarpus* (Leguminosae:
Dalbergieae): contribuições à taxonomia

Dissertação de Mestrado- Instituto de Biociências da
Universidade Federal de Mato Grosso do Sul

1. Epiderme foliolar. 2. Fabaceae. 3. Papilionoideae. 4. Tricomas glandulares. 5.
Tricomas simples multicelulares

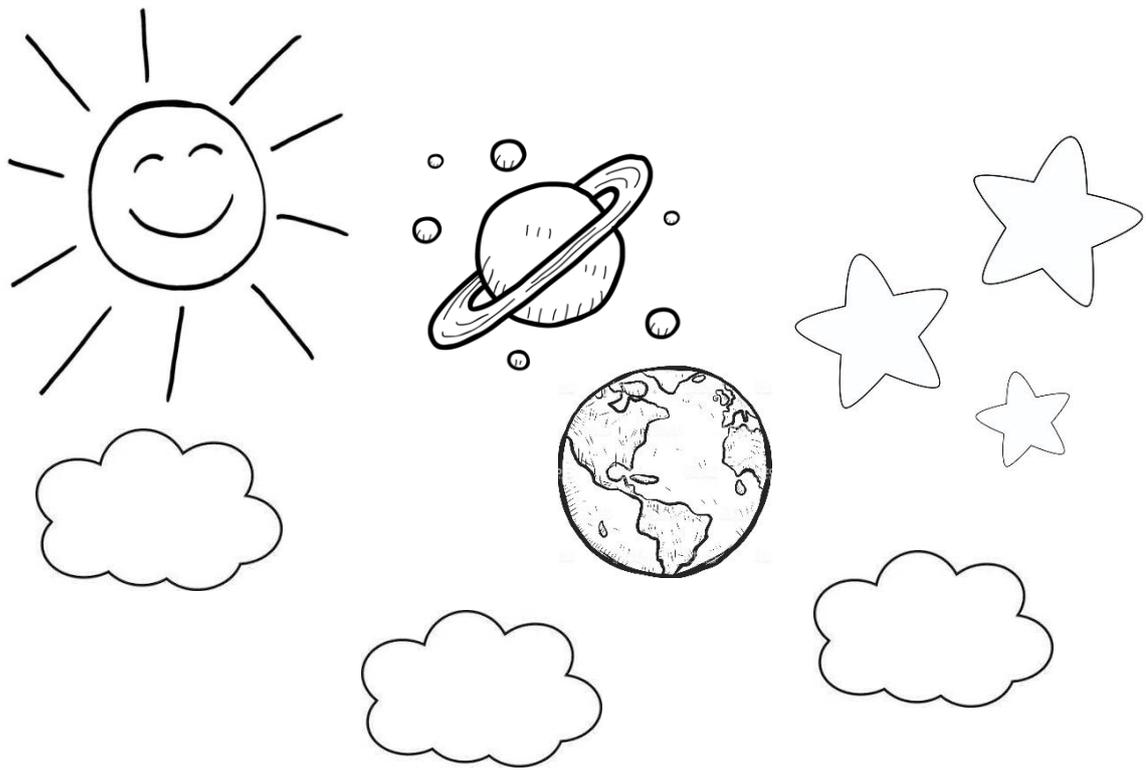
Banca Examinadora

Prof.^a Dr.^a Simone Pádua Teixeira-Titular

Prof. Dr. Flávio Macedo Alves- Titular

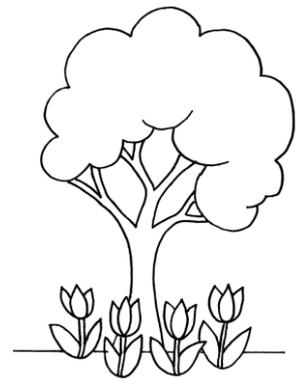
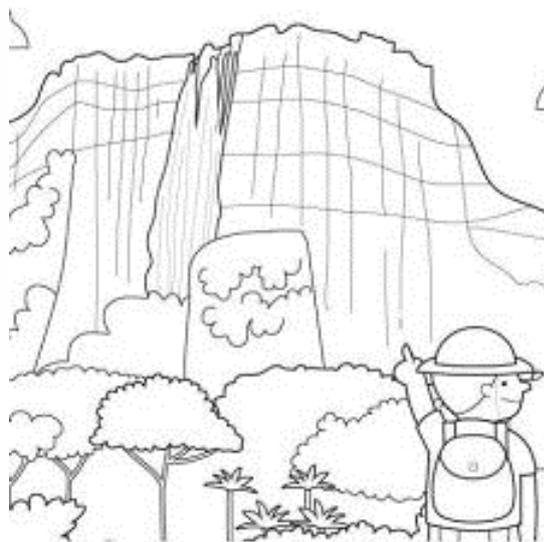
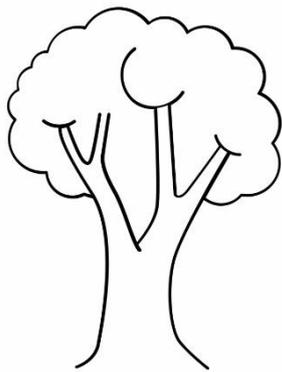
Prof.^a Dr.^a Ângela Lúcia Bagnatori Sartori (Orientadora)

Prof.^a Dr.^a Rosani do Carmo de Oliveira Arruda (Coorientadora)



Los nuevos caminos siempre son desconocidos, la diferencia está en la forma en que conseguimos atravesarlos.

Un día pensé em que todo era imposible, que el mundo era tan cerrado como mi pequeño pueblo, pero, cada día estoy convencido que el esfuerzo, constancia y mente abierta, representan las más grandes formas de alcanzar nuestros sueños.



Agradecimentos

A UFMS pela estrutura física no desenvolvimento da pesquisa e o recebimento como seu estudante.

Ao PPGBV pela oportunidade de estudo, e concessão da bolsa CAPES N° 1789878, que permitiu minha estadia durante dois anos e a realização do meu projeto, e aos Professores do programa pelos contínuos ensinamentos dentro e fora da sala de aula.

Ao incrível senhor *Cariolando* pela ajuda desinteressada na minha chegada por segunda vez no Brasil, por todos os momentos compartilhados que se tornaram inesquecíveis, pelas conversas e grande apoio para não desistir. Um amigo e pai estrangeiro que lembrarei sempre, e que agora partiu para um lugar melhor.

A minha orientadora Professora *Ângela Sartori*, e coorientadora Professora *Rosani Arruda* pela confiança depositada desde o primeiro e-mail, e seus conselhos durante o desenvolvimento do projeto. Sua direção foi muito importante para a construção de um melhor trabalho, grandes professoras que merecem todo o céu.

Às técnicas *Flávia* e *Tamires*, e ao técnico *Joaozinho* pelas dicas de trabalho nos laboratórios de anatomia e sistemática vegetal do InBio.

À banca avaliadora do projeto para ingresso no PPGBV, Professor *Flávio Macedo Alves* e Professora *Simone Pádua Teixeira* pela valiosa contribuição à melhora deste documento.

Aos prezados curadores e técnicos dos herbários: CGMS, UEC, RB, IAN, MG pela permissão, amabilidade e gentileza que recebi durante minha visita nas coleções para a coleta do material.

As minhas queridas amigas e amigos brasileiros do laboratório de Anatomia Vegetal *Ana Paula*, *Carina*, *Marcus*, *Geisseli* por todo o tempo compartilhado durante o mestrado, especialmente à Turma 2018: *Lili*, *Debora*, *Suzi*, *Dianny*, *Camila*, *Ana*, *Lola*, *Vivi*, *Cida*, *João*, *Lucas*, *Edivaldo*, *Daniel*, *Max*, *Richard*, sempre levo uma lembrança de cada um porque fizeram mais legal o percorrer do mestrado, por todas aquelas risadas e discussões para conseguir melhorar nossas vidas e a sociedade.

Aos meus queridos amigos colombianos em Campo Grande, nunca pensei estar como na minha casa com toda essa galera aqui, gente boa que facilitou os dois anos de mestrado.

A minha grande família do meu povo em Córdoba-Colômbia: minhas mães *Fulvia* e *Doris*, minhas irmãs *Adri* e *Mayito*, meu pai *Jorge*, pela paciência nesta viagem que eu fiz para ir atrás dos

meus sonhos. Ao meu sobrinho e sobrinhas fofinhas que sempre me sacaram um sorriso *Dani, Meli, Sofi, Salo, Sarita*, minha prima *Pilar* e amigos da minha faculdade *Martha, Mirle e Adri*, pela companhia na distância, as longas conversas no *whatsapp* e seu interesse por meu bem-estar.

A todas as pessoas que me enviaram artigos para consulta, à Biblioteca UFMS pela parceria na solicitude de artigos e rápida gestão.

Sem menos importância, agradeço imensamente a *Deus* porque Ele me levou no momento certo e com as pessoas certas, porque são mais as motivações e os momentos de felicidade que os de tristeza e dificuldade. Para tudo temos uma solução, porque os problemas do cotidiano não podem ser um obstáculo para continuar nosso caminho.

SUMÁRIO

Resumo Geral

Abstract

1. Introdução Geral	12
1.1 A tribo Dalbergieae.....	13
1.2 Morfo-anatomia utilizada como subsídio na taxonomia de Leguminosae.....	14
2. Objetivos	16
2.1 Geral.....	16
2.2 Específicos.....	16
3. Bibliografia	17

Capítulo I- Morfo-anatomia foliolar do clado *Pterocarpus* (Leguminosae: Dalbergieae):
contribuições à taxonomia e filogenia dos gêneros neotropicais

Resumo

Abstract

1.	Introdução	26
2. Material e	Métodos	27
Obtenção das amostras.....		27
Processamento das amostras.....		28
3. Resultados		28
Epiderme foliolar, tricomas e estômatos.....		28
Mesofilo.....		31
Sistema vascular/nervura principal.....		31
4.	Discussão	32
6. Considerações	Finais	38
5.	Bibliografia	39

Lista de Figuras

- Figura 1.** Classificação da Tribo Dalbergieae s. s. (Cardoso et al. 2013). Em destaque o clado *Pterocarpus* e o grupo principal54
- Figura 2.** Epiderme foliolar em vista frontal de espécies do clado *Pterocarpus* (Leguminosae, Dalbergieae)55
- Figura 3.** Secção transversal da região intercostal dos folíolos de espécies do clado *Pterocarpus* (Leguminosae, Dalbergieae)56
- Figura 4.** Secção transversal da margem dos folíolos de espécies do clado *Pterocarpus* (Leguminosae, Dalbergieae)57
- Figura 5.** Secção transversal da nervura principal dos folíolos de espécies do clado *Pterocarpus* (Leguminosae, Dalbergieae), ilustrando o relevo epidérmico adaxial na nervura principal e as formas do sistema vascular e o contorno da nervura principal.....58
- Figura 6.** Epiderme foliolar de espécies do clado *Pterocarpus* (Leguminosae, Dalbergieae).59

Lista de Tabelas

Tabela 1. Características morfo-anatômicas foliolas avaliadas em táxons do clado <i>Pterocarpus</i>	50
Tabela 2. Lista de espécies e espécimes analisados do grupo principal do clado <i>Pterocarpus</i>	51
Tabela 3. Características morfo-anatômicas das espécies neotropicais do grupo principal do clado <i>Pterocarpus</i>	52

Resumo Geral

Dalbergieae é uma importante tribo da subfamília Papilionoideae-Leguminosae, representada principalmente por árvores com nódulos radiculares do tipo aeshynomenoide. Estudos filogenéticos moleculares têm demonstrado que a tribo é monofilético, agregado também gêneros com espécies herbáceas e arbustivas, subdividida em três clados: *Adesmia*, *Dalbergia* e *Pterocarpus*. Apesar destas contribuições, as relações infragenéricas não estão resolvidas no clado *Pterocarpus*, especialmente entre os gêneros monoespecíficos ou com reduzido número de espécies originários da tribo Dalbergieae *sensu* Pohill (1981), morfologicamente distintos dos novos táxons que compõem o clado atual. Este estudo tem como objetivos avaliar a morfo-anatomia foliolar dos gêneros neotropicais do grupo principal do clado *Pterocarpus*, visando estabelecer caracteres úteis à taxonomia dos gêneros e espécies, assim como novas sinapomorfias para entender a evolução do grupo. Considerando que as características morfo-anatômicas foliulares são de grande valor taxonômico e têm sido úteis para esclarecer as relações evolutivas de grupos vegetais com baixa consistência filogenética. Amostras foram obtidas de exsicatas depositadas em herbários, reidratadas em água aquecida e processadas de acordo com as metodologias de rotina. Avaliaram-se 35 características morfo-anatômicas da lâmina foliolar, e dessas, 24 representam valor taxonômico das quais 18 são novas ocorrências como: contorno sinuoso das células epidérmicas, presença de ornamentações nos tricomas simples multicelulares uniseriados, tipo e distribuição dos tricomas glandulares, presença de camada subepidérmica abaxial, ausência de bainha esclerenquimática perivascular e extensão das fibras até a face adaxial da lâmina foliolar, assim como diferentes formas específicas da nervura, feixe vascular e margem dos folíolos. A morfo-anatomia foliolar do grupo principal do clado *Pterocarpus* revelou características particulares para cada espécie e evidenciou as que corroboram as relações entre os gêneros mais próximos, dando suporte à taxonomia do grupo.

Palavras-chave: Dalbergioides, epiderme foliolar, Fabaceae, mesofilo, tricomas glandulares, tricoma simples multicelular.

Geral Abstract

Dalbergieae is an important tribe of the Papilionoideae-Leguminosae subfamily, represented mainly by trees with aeschynomenoid root nodules. Molecular phylogenetic studies show it as a monophyletic tribe, adding genera with herbaceous and shrub species, subdivided into three clades: Adesmia, Dalbergia and Pterocarpus. Despite these contributions, the infrageneric relationships remains unsolved in the Pterocarpus clade, especially among the monospecific genera or with few species originating from the Dalbergieae tribe sensu Pohill (1981), a group morphologically distinct from the new taxa that constitutes the current clade. The purpose of this study is to evaluate the leaflet morpho-anatomy of neotropical genera in the main group of the Pterocarpus clade, in order to establish useful traits to the genera and species taxonomy, as well as new synapomorphies to understand the evolution of the group. The leaf morphological and anatomical characteristics are considering the great taxonomic value to clarify the evolutionary relationships of plant groups with low phylogenetic consistency. We obtained the samples from herbarium exsiccates and rehydrated them in heated water and processed according to routine methodologies. 35 leaf blade morpho-anatomical characteristics were evaluated, 24 represent taxonomic value of which 18 are new occurrences such as: sinuous contour of epidermal cells, presence of ornaments in uniseriate multicellular simple trichomes, type and distribution of glandular trichomes, presence of abaxial subepidermal layer, absence of perivascular sclerenchymatic sheath and fibers extension to the leaf blade adaxial surface, as well as different specific forms of the rib, vascular bundle and leaflets margin. The leaflet morpho-anatomy of the main group of the Pterocarpus clade revealed particular characteristics for each species and evidenced those that corroborate the relationships among the closest genera, supporting the group taxonomy.

Keywords: Dalbergioids, Fabaceae, mesophyll, leaflet epidermis, multicellular simple trichomes, glandular trichomes.

1. Introdução Geral

Leguminosae, com 727 gêneros e ca. 19.325 espécies, é considerada a terceira maior família de Angiospermas depois de Asteraceae e Orchidaceae (Barroso et al. 1991; Forero & Romero 2005; Lewis et al. 2005). A família possui distribuição cosmopolita e grande variedade de hábitos, agregando desde ervas rasteiras até árvores (Lewis et al. 2005; Judd et al. 2007). A característica mais marcante do grupo é o fruto tipo legume, exclusivo, porém não único; além disso, outras características importantes são as folhas compostas, alternas, estipuladas, pulvinos engrossados e ovário súpero (Lewis et al. 2005). Leguminosae é a família que mais contribui para a riqueza da diversidade na região Neotropical (Gentry 1988). No Brasil, ocorrem aproximadamente 178 gêneros e cerca de 3.200 espécies, presentes em todas as formações vegetais (Lewis et al. 2005).

Estudos taxonômicos e de filogenia molecular indicam Leguminosae como monofilético, pertencente à ordem Fabales, junto com Quillajaceae, Surianaceae e Polygalaceae (Wojciechoski 2003; Chase & Reveal 2009; APG 2017; LPWG 2017). Tradicionalmente a família tem sido dividida em três subfamílias: Caesalpinioideae, Papilionoideae e Mimosoideae (e.g. Polhill 1981; Lewis et al. 2005; LPWG 2013); entretanto, com base em sequenciamento de DNA, foi segmentada em seis subfamílias: Duparquetioideae, Cercidoideae, Detarioideae, Dialioideae (Caesalpinioideae *p.*), Caesalpinioideae (incluindo Mimosoideae) e Papilionoideae (LPWG 2017). Esta última é a mais rica com 503 gêneros, 28 tribos e ca. 14.000 espécies (Cardoso et al. 2013; LPWG 2017), com grande diversificação em florestas tropicais, savanas, florestas sazonalmente secas e regiões temperadas em todo o mundo (Lavin et al. 2005; Lewis et al. 2005).

Sinapomorfias destacam as Papilionoideae das outras subfamílias, incluindo lenho com parênquima axial paratraqueal e geralmente estratificado, vasos com perfurações simples alternadas, ausência de folhas bipinadas, iniciação unidirecional de sépalas e simultânea de pétalas, e uma testa de sementes com válvula hilar sem pleurograma (Polhill 1981b; Tucker 1984; 1987; Tucker & Douglas 1994; Chappill 1995; Gasson 2000; Prenner 2013). Além disso, a morfologia floral representa a maior variação entre os grupos, com simetria geralmente zigomorfa, flor pentâmera formada por uma corola composta de uma pétala superior (estandarte ou vexilo), duas posteriores que compõem as pétalas da carena ou quilha, e duas laterais (alas ou asas), que constituem a flor papilionada comum, com algumas exceções em vários táxons (Polhill & Raven 1981); porém, são um conjunto de características bem definidas que apoiam à monofilia das Papilionoideae (Wojciechoski 2003).

1.1 A tribo Dalbergieae

Entre as Papilionoideae, as espécies da tribo Dalbergieae apresentam folhas, flores e frutos com grande variação morfológica (Polhill 1981), geralmente compreende árvores com folhas pinadas (5-plurifolioladas, raramente 1-3 folioladas), partes florais fusionadas, flores com estames monadelfos ou variadamente conados, óvulos geralmente restritos à porção meio-basal do ovário e frutos indeiscentes dos tipos sâmara, núcula e drupa (Bentham 1860; Lima 1989).

Vários autores têm classificado o grupo com relação às características vegetativas e reprodutivas, a exemplo de De Candolle (1825), que já aceitava Dalbergieae como uma tribo formada por gêneros que apresentassem frutos 1-2 seminados, indeiscentes, com cotilédones carnosos e não foliáceos; Bentham (1860), estabeleceu três subgrupos desta tribo (Pterocarpeae, Lonchocarpineae, Geoffroyeae) compostos por árvores ou lianas lenhosas, folhas pinadas e frutos indeiscentes, com distribuição geográfica principalmente tropical. Mais tarde, estes subgrupos passaram a compor tribos distintas, e Dalbergieae foi tratada como monogenérica, composta apenas por *Dalbergia*. No século XX, os avanços em diferentes áreas como anatomia, ontogenia, palinologia e química, permitiram a elaboração de uma nova classificação de Leguminosae (Polhill & Raven 1981), tentando atribuir características distintivas a cada subfamília para resolver as relações complexas das subtribos propostas por Bentham (1860).

Em seu tratamento da tribo Dalbergieae, Polhill (1981), propôs diversas modificações: Lonchocarpineae foi removida, unindo-se com Tephrosieae, *Dipteryx*, *Taralea* e *Pterodon* passaram a fazer parte de Dipteryx, *Euchresta* à tribo monogenérica Euchrestae, e os gêneros *Andira*, *Fissicalyx* e *Geoffroea* foram incluídos na subtribo Pterocarpeae. Dessa forma, Dalbergieae agregou 19 gêneros, todos de distribuição tropical, com exceção de *Inocarpus*, muitos deles restritos à região Neotropical. Rudd (1981), elaborou um novo tratamento com diversas alterações de *status* e circunscrição: a subtribo Euhedysareae foi elevada à tribo Hedysareae, assim como as subtribos Desodieae e Adesmieae, a subtribo Coronilleae passou à tribo Loteae, as subtribos Aeschynomeneae, Stylosantheae e Discolobinae passaram a compor temporariamente a tribo Aeschynomeneae, agora formada por cinco subtribos Aeschynomeninae, Stylosanthinae, Poiriinae, Discolobiinae e Ormocarpinae em caráter provisório devido à falta de informações morfológicas sobre a maioria deles.

Na atualidade, o desenvolvimento de estudos de DNA e novas técnicas de análise computacional permitiram a utilização de marcadores moleculares para a reconstrução filogenética dos diferentes grupos de Leguminosae combinadas com análises morfológicas. Diversos estudos

filogenéticos, baseados em caracteres moleculares trouxeram uma nova classificação para a família (e.g. Lavin 2001; Pennington et al. 2001; Wojciechoski 2003; 2004; Chase & Reveal 2009; APG 2017; LPWG 2017).

As grandes transformações se concentraram nas tribos Dalbergieae e Adesmieae *sensu* Polhill (1981), e Aeschynomeneae *sensu* Rudd (1981), que junto com a subtribo Brynae da tribo Desmodieae, formam um clado fortemente sustentado por uma sinapomorfia morfológica: os nódulos radiculares do tipo aeschynomenoide (Lavin et al. 2001). Klitgaard & Lavin (2005), circunscreveram a tribo Dalbergieae *s. l.*, e também os quatro gêneros isolados pela análise (*Andira*, *Hymenolobium*, *Vatairea* e *Vataireopsis*). Dalbergieae *s. s.* é considerada uma tribo monofilética (Fig. 1), organizada com os cladogramas: *Adesmia*, composto por seis gêneros e ca. 200 espécies, de distribuição principalmente Neotropical; *Dalbergia*, com 17 gêneros e ca. 700 espécies, com distribuição Pantropical, principalmente na África; e *Pterocarpus* que abarca 23 gêneros e ca. 231 espécies, centradas na região Neotropical, com alguns componentes se expandindo para a região Pantropical (Lavin et al. 2001; Cardoso et al. 2012a; 2012b; Cardoso et al. 2013; Klitgaard et al. 2013).

No entanto, as relações filogenéticas na tribo Dalbergieae *s. s.* não estão totalmente elucidadas, principalmente no clado *Pterocarpus* (Fig. 1). Estudos filogenéticos foram realizados para alguns gêneros, baseados em sequências de DNA, entre eles *Acosmium* (Cardoso et al. 2012b), *Arachis* (Bechara et al. 2010; Friend 2010; Friend et al. 2010; He et al. 2014; Wang et al. 2011), *Centrolobium* (Pirie et al. 2009), *Maraniona* (Hughes et al. 2004), *Platymiscium* (Klitgaard 2005; Saslis-Lagoudakis et al. 2008), *Pterocarpus* (Saslis-Lagoudakis et al. 2011) e *Stylosanthes* (Stappen et al. 2002; Stappen et al. 2003), que melhoraram a resolução do núcleo do clado (Klitgaard et al. 2013). Contudo, as relações infragenéricas desde uma perspectiva mais ampla estão mal resolvidas, especialmente entre os gêneros monoespecíficos ou com reduzido número de espécies (Lavin et al. 2001; Cardoso et al. 2012b; Klitgaard et al. 2013), que fizeram parte da tribo Dalbergieae *sensu* Polhill (1981), formada por um grupo morfológicamente distinto dos novos táxons que compõem o clado atual (Lavin et al. 2001; Cardoso et al. 2012b; Klitgaard et al. 2013).

1.2 Morfo-anatomia utilizada como subsídio na taxonomia de Leguminosae

Estudos morfo-anatômicos da folha ou folíolos de diferentes gêneros e espécies de Leguminosae têm sido de grande importância para esclarecer e suportar as relações filogenéticas. Dentro deste campo, destacam-se os trabalhos de Solereder (1908) e Metcalfe & Chalk (1950), constituídos como os primeiros registros que incluem descrições de características anatômicas da

folha, caule e madeira para a família Leguminosae, e considerados como referências para outros grupos de plantas.

Quanto à subfamília Papilionoideae são importantes os estudos de Weyland (1968), Parveen (2002), Heneidak & Shaheen (2007), El-Gazzar et al. (2013), que representam caracterizações morfo-anatômicas das folhas em diferentes níveis estruturais e a avaliação de diferentes caracteres para a delimitação das espécies.

Também se reconhecem trabalhos sobre algumas tribos como Dalbergieae (Bentham 1860) e Sophoreae (Freire 1984); os clados *Bowdichia* (Cardoso et al. 2012c), *Hymenaea* (Pinto et al. 2018), Dipterygeae (Silva et al. 2018), e os gêneros *Myrocarpus*, *Myroxylon* e *Myrospermum* (Sartori & Tozzi 2002), *Zornia* (Perez 2005), *Chamaecrista* (Coutinho et al. 2013; 2016), *Crotalaria* (Devecchi et al. 2014), *Poecilanthus* (Meireles 2014), *Rynchonsia* (Vargas et al. 2015; Flores et al. 2018), que permitiram descrever e comparar de maneira precisa as espécies de cada grupo para a consolidação de uma classificação baseada nos caracteres morfo-anatômicos foliares e a possibilidade de sua inclusão em análises filogenéticas.

Os resultados desses trabalhos facilitaram a construção de uma filogenia válida em busca do correto agrupamento das espécies em diferentes níveis taxonômicos. Ante o exposto, autores como Lavin (2001), Pennington et al. (2001), Wojciechowski (2004), Cardoso et al. (2013) e Klitgaard et al. (2013), elaboraram propostas filogenéticas que indicam a evolução das características, as diferenças e a similaridade entre os táxons das Papilionoideae, Dalbergieae e seus clados.

Desta forma, a combinação de caracteres vegetativos foliares, morfológicos e/ou anatômicos, permite a classificação dos diferentes grupos de plantas, constituindo-se em uma ferramenta adicional que facilita a identificação das espécies e a estimativa da relação de parentesco entre os indivíduos (Bonsen & Ter Welle 1984; Carvajal & Shabab 2005; Noguera & Jáuregui 2011), o que possibilita a definição de tribos e subfamílias, onde várias características são constantes e de alto valor diagnóstico (Metcalf & Chalk 1950; Valerio et al. 1998; Araujo 2005; Colares & Arambarri 2008; Coelho 2013).

A abordagem dos estudos morfo-anatômicos foliares no clado *Pterocarpus* compreendem descrições gerais de alguns gêneros e espécies como: *Arachis* (Redd 1924; Silva 2008; Alege & Shaibu 2015; Rocha 2015; Jáuregui & Zerpa 2017), *Centrolobium tomentosum* (Erbano 2010; Erbano & Duarte 2012; Matos & Paiva 2012), *Geoffroea decorticans* e *G. spinosa* (Rosati 1991; Monge 1995; González & González 2011; Arrambarri et al. 2012; Pérez 2012; Pérez & Cambi 2014; Pérez & Cambi 2016), *Platymiscium trinitatis*, *P. pinnatum*, *P. diadelphum* (Enrech &

Agostini 1987), *Platypodium elegans* (Morretes & Ferri 1959), *Pterocarpus acapulcensis*, *P. officinalis*, *P. rohrii* (Gil et al. 1987), *Stylosanthes* (Kannabiran 1979; Brubaker & Horner 1989; Matos et al. 2013) e *Tipuana tipu* (Ponessa et al. 1998; Arrambarri et al. 2009), sem ter sido utilizadas em combinação com estudos filogenéticos apesar de sua grande importância para a solução dos problemas taxonômicos entre gêneros e espécies.

Portanto, o estudo morfo-anatômico foliar do clado *Pterocarpus* permitirá contribuir para o entendimento das relações evolutivas, assim como subsidiar os procedimentos taxonômicos relativos aos membros que compõem o grupo.

2. Objetivos

2.1 Geral

Descrever a morfo-anatomia da lâmina foliolar dos gêneros neotropicais do grupo principal do clado *Pterocarpus* (Leguminosae: Dalbergieae) para contribuir com a sua taxonomia.

2.2 Específicos

- Caracterizar a estrutura morfo-anatômica foliolar das espécies do grupo principal do clado *Pterocarpus*.
- Estabelecer as diferenças morfo-anatômicas foliulares entre os gêneros e espécies.
- Verificar a utilidade dos caracteres morfo-anatômicos foliulares na delimitação dos gêneros e espécies.

3. Bibliografía

- Alege GO, Shaibu DO. 2015. Phylogenetic and systematic value of leaf epidermal characteristics in some members of Nigerian Fabaceae. *International Journal of Applied Sciences and Biotechnology* 3(2):301-307.
- An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plant: APG IV. 2017. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181:1-20.
- Arambarri A, Monti A, Bayón N, Hernández M, Novoa Mc, Colares M. 2012. Ecoanatomía foliar de arbustos y árboles del distrito Chaqueño oriental de la Argentina. *Bonplandia* 21:5-26.
- Arambarri AM, Freire SE, Bayón ND, Colares MN, Monti C, Novoa MC, Hernández MP. 2009. Morfoanatomía foliar de árboles medicinales de la Provincia Biogeográfica de las Yungas (Argentina). *Boletín Latinoamericano y del Caribe de Plantas Medicinales y Aromáticas* 8:342-379.
- Araujo AVA. 2005. Estudio taxonómico e histológico de seis especies del género *Erythrina* L. (Fabaceae). Trabajo de maestría, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima.
- Barroso GM, Peixoto AL, Costa CG, Ichaso CLF, Guimarães EF, De Lima HC. 1991. Sistemática das Angiospermas do Brasil v.2, Universidade Federal de Viçosa. En: Da Silva PRF, Rodrigues WA. 2010. O gênero *Inga* Mill. (Leguminosae–Mimosoideae) no estado do Paraná, Brasil. *Acta Botânica Brasílica* 24(2):354-368.
- Bechara MD, Moretzsohn MC, Palmieri DA, Monteiro JP, Bacci M, Martins J, Valls JFM, Lopes CR, Gimenes MA. 2010. Phylogenetic relationships in genus *Arachis* based on ITS and 5.8S rDNA sequences. *BioMed Central Plant Biology* 10:1-12.
- Bentham G. 1860. A synopsis of Dalbergieae, a tribe of Leguminosae. *The Journal of the Linnean Society Botany* 4:1-128.
- Bonsen K, Ter Welle BJH. 1984. Systematic wood anatomy and affinities of the Urticaceae. *Botanische Jahrbücher für Systematik* 105:49-71.
- Brubaker CL, Horner HT. 1989. Development of epidermal crystals in leaflets of *Stylosanthes guianensis* (Leguminosae: Papilionoideae). *Canadian Journal of Botany* 67:1664-1670.
- Candolle AP. 1825. Leguminosae. *In Prodomus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis*, Vol. II. Treuttel & Wurtz, Paris, p.93-524.

- Cardoso D, De Lima HC, Rodrigues RS, De Queiroz LP, Pennington RT, Lavin M. 2012b. The realignment of *Acosmium sensu stricto* with the Dalbergioid clade (Leguminosae: Papilionoideae) reveals a proneness for independent evolution of radial floral symmetry among early-branching Papilionoid legumes. *Taxon* 61:1057-1073.
- Cardoso D, De Lima HC, Rodrigues RS, De Queiroz LP, Pennington RT, Lavin M. 2012c. The Bowdichia clade of Genistoid legumes: phylogenetic analysis of combined molecular and morphological data and a recircumscription of *Diplotropis*. *Taxon* 61:1074-1087.
- Cardoso D, De Queiroz LP, Pennington RT, De Lima HC, Fonty E, Wojciechowski MF, Lavin M. 2012a. Revisiting the phylogeny of Papilionoid legumes: new insights from comprehensively sampled early-branching lineages. *American Journal of Botany* 99:1991-2013.
- Cardoso D, Pennington RT, De Queiroz LP, Boatwright JS, Van Wyk BE, Wojciechowski MF, Lavin M. 2013. Reconstructing the deep-branching relationships of the Papilionoid legumes. *South African Journal of Botany* 89:58-75.
- Carvajal S, Shabes LK. 2005. Estructura anatómica de los pecíolos de especies americanas del género *Ficus* L. (Moraceae). *Ibugana* 13(1):49:66.
- Chase MW, Reveal JL. 2009. A phylogenetic classification of the land plants to accompany APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161:122-127.
- Coelho VPM. 2013. Anatomia foliar, prospecção fitoquímica e da atividade antioxidante de extratos de *Ficus* subgênero *Pharmacosycea* (Miq.) Miq. (Moraceae). Tese de doutorado, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.
- Colares MN, Arambarri AM. 2008. *Ziziphus mistol* (Rhamnaceae): Morfo-anatomía y Arquitectura Foliar. *Latin American Journal of Pharmacy* 27:77-568.
- Coutinho IAC, Francino DMT, Meira RMSA. 2013. Leaf anatomical studies of *Chamaecrista* subsect. *Baseophyllum* (Leguminosae, Caesalpinioideae): new evidence for the up-ranking of the varieties to the species level. *Plant Systematics and Evolution* 299: 1709-1720.
- Coutinho IAC, Rando JG, Conceição AS, Meira RMSA. 2016. A study of the morphoanatomical characters of *Chamaecrista* sect. *Apoucouita*. *Acta Botânica Brasílica* 30: 205-221.

- Devecchi MF, Pirani JR, Melo-de-Pinna GFA. 2014. Comparative leaf anatomy and morphology of some Brazilian species of *Crotalaria* L. (Leguminosae: Papilionoideae: Crotalarieae). *Acta Botánica Brasílica* 28(4):583-593.
- El-Gazzar A, El-Ghani MA, El-Husseini N, Khattab A. 2013. Classification of the Leguminosae-Papilionoideae: A Numerical Re-assessment. *Notulae Scientia Biologicae* 5(4):499-507.
- Enrech NX, Agostini G. 1987. Revisión taxonómica del género *Platymiscium* Vog. (Leguminosae: Faboideae, Dalbergieae) en Venezuela. *Acta Botánica Venezuéllica* 15:99-131.
- Erbano M, Duarte MR. 2012. *Centrolobium tomentosum*: macro- and microscopic diagnosis of the leaf and stem. *Brazilian Journal of Pharmacognosy* 2:249-256.
- Erbano, M. 2010. Morfoanatomia de folha e caule das espécies *Centrolobium tomentosum* Guillemin ex Benth. (Fabaceae), *Genipa americana* L. e *Randia armata* (Sw) DC. (Rubiaceae). Dissertação de mestrado, Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- Flores AS, Costa ES, Dias GB. 2018. Foliar anatomy of *Rhynchosia* spp. (Leguminosae, Papilionoideae) from Roraima state, northern Brazilian Amazon. *Acta Amazonica* 49: 28-35.
- Forero E, Romero C (eds). 2005. Estudios en leguminosas colombianas, Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Bogotá.
- Freire S. 1984. Anatomia foliar de las especies argentinas de la tribu Sophoreae, excepto *Adesmia* (Leguminosae, Papilionoideae). *Darwiniana* 25:123-142.
- Friend SA, Quandt D, Tallury SP, Stalker HT, Hilu KW. 2010. Species, genomes, and section relationships in the genus *Arachis* (Fabaceae): a molecular phylogeny. *Plant Systematics and Evolution* 290:185-199.
- Friend SA. 2010. Phylogeny of the genus *Arachis* and its application to the evolution of the major peanut allergen Ara h 2. Doctoral thesis, Virginia Polytechnic Institute and State University, Virginia.
- Gasson P. 2000. Does wood anatomy support tribal and generic classification in papilionoid Leguminosae? In *Advances in legume systematics, Part 9* (Herendeen OS, Bruneau A, eds.). Royal Botanic Gardens, Kew, p.201-215.

- Gentry AH. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographic gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75:1-34.
- Gil C, Agostini G, Enrech NX. 1987. Revisión taxonómica del género *Pterocarpus* Jacq. en Venezuela (Leguminosae: Pailionoideae, Dalbergieae). *Acta Botánica Venezuéllica* 15:65-98.
- González AB, González AM. 2011. Anatomía foliar de especies arbóreas del Chaco húmedo. *Rojasiana* 10:15-30.
- Heneidak S, Shaheen ASM. 2007. Characteristics of the proximal to distal regions of the petioles to identify 15 tree species of Papilionoideae-Fabaceae. *Bangladesh Journal of Plant Taxonomy* 14(2):101-115.
- Hughes CE, Lewis GP, Yomona AD, Reynel C. 2004. *Maraniona*. A new Dalbergioid legume genus (Leguminosae, Papilionoideae) from Perú. *Systematic Botany* 29:366-374.
- Jáuregui D, María Zerpa MZ. 2017. Anatomía de los órganos vegetativos de *Arachis pintoii* Krapov. & W.C. Greg. (Fabaceae). *Ernstia* 27:41-58.
- Judd WS, Campbell CS, Kellogg EA, Stevens PF, Donoghue M.J. 2007. *Plant systematics: a phylogenetic approach*, Third Edition. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Kannabiran B. 1979. Morphology and development of foliar epidermis in *Stylosanthes fruticosa* (Retz.) Alston (Syn. *S. mucronata* Willd.). *Proceedings of the Indian Academy of Science* 88B:155-160.
- Klitgaard BB, Forest F, Booth TJ, Saslis-Lagoudakis CH. 2013. A detailed investigation of the *Pterocarpus* clade (Leguminosae: Dalbergieae): *Etaballia* with radially symmetrical flowers is nested within the papilionoid-flowered *Pterocarpus*. *South African Journal of Botany* 89:128-142.
- Klitgaard BB, Lavin M B. 2005. Tribe Dalbergieae sensu lato. *In* *Legumes of the World* (GP Lewis, BD Schrire, Mackinder, M Lock, eds.). Royal Botanic Gardens, Kew, p.307-335.
- Klitgaard BB. 2005. *Platymiscium* (Leguminosae: Dalbergieae): biogeography systematics, morphology, taxonomy and uses. *Kew Bulletin* 60:321-400.
- Lavin M, Herendeen PS, Wojciechowski MF. 2005. Evolutionary rates analysis of Leguminosae implicates a rapid diversification of lineages during the tertiary. *Systematic Biology* 54:575-594.

- Lavin M, Pennington RT, Klitgaard BB, Sprent JI, De Lima HC, Gasson PE. 2001. The Dalbergioid legumes (Fabaceae): delimitation of a pantropical monophyletic clade. *American Journal of Botany* 88:503-533.
- Legume Phylogeny Working Group (LPWG). 2013. Legume phylogeny and classification in the 21st century: Progress, prospects and lessons for other species-rich clades. *Taxon* 62:217-248.
- Legume Phylogeny Working Group (LPWG). 2017. A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. *Taxon* 66:44-77.
- Lewis GP, Schrire BD, Mackinder B, Lock M. 2005. *Legumes of the World*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Lima HC. 1989. Tribo Dalbergieae (Leguminosae: Papilionoideae)- Morfologia dos frutos, sementes e plântulas e sua aplicação na sistemática. *Arquivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro* v.30, Rio de Janeiro.
- Matos DS, Leme FM, Dias ES, Arruda RCO. 2013. Anatomia foliar de três espécies de *Stylosanthes* SW. e sua associação com a composição e formação potencial de fitobezoares em bovinos. *Ciência Rural* 43:2049-2055.
- Matos EC, Paiva EAS. 2012. Structure, function and secretory products of the peltate glands of *Centrolobium tomentosum* (Fabaceae, Faboideae). *Australian Journal of Botany* 60:301-309.
- Meireles JE, Tozzi AMGA, Lavin M. 2014. A phylogenetic analysis of molecular and morphological data reveals a paraphyletic *Poecilanthe* (Leguminosae, Papilionoideae). *Systematic Botany* 39(4):1142-1149.
- Metcalf CR, Chalk L. 1950. *Anatomy of the Dicotyledons: leaves, stem, and wood in relation to taxonomy with notes on economic uses*. Oxford at The Clarendon Press, London.
- Monge S. 1995. Características epidérmicas de dicotiledóneas encontradas en las dietas de herbívoros de la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán (Santa Rosa, Mendoza). *Multequina* 4:47-57.
- Morretes BL, Ferri MG. 1959. Contribuição ao estudo da anatomia das folhas de plantas do Cerrado. *Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo* 16:5-70.

- Noguera SE, Jáuregui D. 2011. Anatomía foliar comparada y relaciones filogenéticas de 11 especies de Laeliinae con énfasis en *Brassavola* (Orchidaceae). *Revista de Biología Tropical* 59:1047-1059.
- Parveen SN. 2002. Foliar epidermal studies of Fabaceae- Faboideae. Doctoral thesis, Sri Krishnadevaraya University, India.
- Pennington RT, Lavin M, Ireland H, Klitgaard B, Preston J, Hu J. 2001. Phylogenetic relationships of basal papilionoid legumes based upon sequences of the chloroplast *trnL* intron. *Systematic Botany* 26:537-556.
- Perez APF. 2005. Estudos anatômicos e fenéticos subsidiando a taxonomia do complexo *Zornia diphylla* (L.) Pers. (Leguminosae, Papilionoideae, Aeschynomeneae). Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de Campinas, São Paulo.
- Pérez CV, Cambi V. 2016. Caracteres epidérmicos de especies xero-halófilas: ¿es el ambiente el principal factor determinante? *Lilloa* 53:282-298.
- Pérez CV, Cambi VN. 2014. Ocurrencia de caracteres anatómicos funcionales foliares y caulinares en 35 especies xero-halófilas. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 49:347-359.
- Pérez CV. 2012. Anatomía ecológica de la vegetación del salitral de la vidriera. Tesis de doctorado, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca.
- Pinto RB, Lusa MG, Mansano VF, Tozzi AMGA, Mayer JLS. 2018. Morphoanatomy of the leaflets of the *Hymenaea* clade (Fabaceae: Detarioideae) reveals their potential for taxonomic and phylogenetic studies. *Botanical Journal of the Linnean Society* 187:87-98.
- Pirie MD, Klitgaard BB, Pennington RT. 2009. Revision and Biogeography of *Centrolobium* (Leguminosae - Papilionoideae). *Systematic Botany* 34:345-359.
- Polhill RM, PH Raven 1981 (eds). *Advances in Legume Systematics, Part 1*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Polhill RM. 1981. Dalbergieae. *In Advances in Legume Systematics, Part 1* (RM Polhill, PH Raven, eds.). Royal Botanic Gardens, Kew, p.233-242.
- Ponessa GI, Zenoff AM, Parrado MF, Moreno H. 1998. Morfoanatomía y composición lipídica en hojas de *Sapindus saponaria* L. (Sapindaceae) y *Tipuana tipu* (Benth.) O. Kunth. (Leguminosae). *Lilloa* 39:137-146.

- Prenner G. 2013. Flower development in *Abrus precatorius* (Leguminosae: Papilionoideae: Abreae) and a review of androecial characters in Papilionoideae. South African Journal of Botany 89:210-218.
- Reed EL. 1924. Anatomy, embryology, and ecology of *Arachis hypogea*. Contributions from the hull botanical laboratory. Botanical Gazette 78:290-310.
- Rocha RA. 2015. Revisão sistemática de quatro espécies *incertae sedis* do gênero *Arachis* (Fabaceae). Dissertação de mestrado, Universidade de Brasília, Brasília.
- Rosati VR. 1991. Caracteres epidérmicos foliares de valor diagnóstico en la identificación de plantas leñosas del Chaco occidental. Agriscientia 8:41-53.
- Rudd VE. 1981. Aeschynomeneae. In Advances in Legume Systematics, Part 1 (RM Polhill, PH Raven, eds.). Royal Botanic Gardens, Kew, p.347-354.
- Sartori ALB, Tozzi AMGA. 2002. Comparative leaflet anatomy in *Myrocarpus* Allemão, *Myroxylon* L.f. and *Myrospermum* Jacq. (Leguminosae - Papilionoideae - Sophoreae) species. Botanical Journal of the Linnean Society 140(3):249-259.
- Saslis-Lagoudakis CH, Chase MW, Robinson DN, Russell SJ, Klitgaard BB. 2008. Phylogenetics of Neotropical *Platymiscium* (Leguminosae: Dalbergieae): systematics, divergence times, and biogeography inferred from nuclear ribosomal and plastid DNA sequence data. American Journal of Botany 95:1270-1286.
- Saslis-Lagoudakis CH, Klitgaard BB, Forest F, Francis L, Savolainen V, Williamson EM, Hawkins JA. 2011. The use of phylogeny to interpret cross-cultural patterns in plant use and guide medicinal plant discovery: an example from *Pterocarpus* (Leguminosae). PLoS ONE 6.
- Silva GS. 2008. Contribuição a taxonomia do gênero *Arachis*; secção *Arachis* a luz do estudo de espécies e híbridos interespecíficos. Dissertação de mestrado, Universidade de Brasília, Brasília.
- Silva NF, Arruda RCO, Alves FM, Sartori ALB. 2018. Leaflet anatomy of the Dipterygeae clade (Faboideae: Fabaceae): evolutionary implications and systematics. Botanical Journal of the Linnean Society 187:99-117.
- Solereeder, H. 1908. Systematic anatomy of the Dicotyledons, Vol. II. Clarendon Press, Oxford.

- Stappen JV, De Laet J, López SG, Van Campenhout SV, Volckaert G. 2002. Phylogenetic analysis of *Stylosanthes* (Fabaceae) based on the internal transcribed spacer region (ITS) of nuclear ribosomal DNA. *Plant Systematics and Evolution* 234:27-51.
- Stappen JV, Marant S, Volckaert G. 2003. Molecular characterization and phylogenetic utility of the rDNA external transcribed spacer region in *Stylosanthes* (Fabaceae). *Theoretical and Applied Genetics* 107:291-298.
- Tucker SC, Douglas AW. 1994. Ontogenetic evidence and phylogenetic relationships among basal taxa of legumes. *In* *Advances in legume systematics, Part 6, Structural botany* (Ferguson IK, Tucker SC, eds.). Royal Botanic Gardens, Kew, p.11-32.
- Tucker SC. 1987. Floral initiation and development in legumes. *In* *Advances in legume systematics, Part 3* (Stirton CH ed.). Royal Botanic Garden, Kew, p.183-239.
- Tucker SC. 1984. Unidirectional organ initiation in Leguminous flowers. *American Journal of Botany* 71(8):1139-1148.
- Valerio R, De Franco IG, Cumana LJ. 1998. Anatomía foliar comparada de dos subespecies de *Capparis flexuosa* L. (Capparidaceae). *Saber* 10:1-7.
- Vargas W, Sartori ALB, Dias ES. 2015. Novelty in secretory structures and anatomy of *Rhynchosia* (Fabaceae). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 87(1):83-93.
- Wang CT, Wang XZ, Tang YY, Chen DX, Cui FG, Zhang JC, Yu SL. 2011. Phylogeny of *Arachis* based on internal transcribed spacer sequences. *Genetic Resources and Crop Evolution* 58:311-319.
- Weyland, HB. 1968. Studies on foliar venation patterns in the Papilionoideae (Leguminosae). Doctoral thesis, Iowa State University, Iowa.
- Wojciechowski MF. 2003. Reconstructing the phylogeny of legumes (Leguminosae): an early 21st century perspective. *In* *Advances in Legume Systematics* (BB Klitgaard & A Bruneau, eds.). Royal Botanic Gardens, Kew, v. 10, pp. 5-35.
- Wojciechowski MF, Lavin M, Sanderson MJ. 2004. A phylogeny of Legumes (Leguminosae) based on analysis of the plastid *matk* gene resolves many well-supported subclades within the family. *American Journal of Botany* 91(11):1846-1862.

Capítulo I- Conforme as normas do periódico *Brazilian Journal of Botany*

Morfo-anatomia foliolar do clado *Pterocarpus* (Leguminosae: Dalbergieae): contribuições à taxonomia dos gêneros neotropicais

Resumo

O clado *Pterocarpus* está incluído na tribo Dalbergieae, reorganizado a partir de estudos filogenéticos moleculares que resultou em um grupo heterogêneo e com táxons que pertenciam a outras tribos de Leguminosae. O clado principal de *Pterocarpus* composto por 13 gêneros e 64 espécies requer elucidação das relações filogenéticas, principalmente entre os gêneros monoespecíficos originários da tribo Dalbergieae *sensu* Pohill (1981), morfologicamente distintos dos novos táxons que compõem clado atual. Este estudo teve como objetivos caracterizar a estrutura morfo-anatômica foliolar das espécies do clado principal de *Pterocarpus*, estabelecer as diferenças morfo-anatômicas entre as espécies e verificar o potencial dos caracteres na delimitação dos gêneros e espécies. Folíolos subterminais totalmente expandidos de 17 espécies de oito gêneros neotropicais foram selecionados, processados e seccionados por meio de técnicas usuais em anatomia vegetal. Contorno sinuoso das células epidérmicas, presença de ornamentações nos tricomas simples multicelulares uniseriados, tipo e distribuição dos tricomas glandulares, presença de camada subepidérmica abaxial, ausência de bainha esclerenquimática perivascular e extensão das fibras até a face adaxial, entre outros, são caracteres da epiderme e do mesofilo que constituem novos atributos e têm valor diagnóstico ao nível específico. Estes novos caracteres reforçam a classificação proposta para o clado *Pterocarpus* e principalmente para os gêneros.

Palavras-chave: epiderme foliolar, Fabaceae, Papilionoideae, tricoma glandular, tricomas simples multicelulares.

Abstract

Molecular phylogenetic studies reorganized the *Pterocarpus* clade, including it in the Dalbergieae tribe and resulted in a heterogeneous group with taxa belonging to other Leguminosae tribes. The *Pterocarpus* main clade composed of 13 genera and 64 species requires phylogenetic relationship elucidation, mainly among monospecific genera originating from the Dalbergieae *sensu* Pohill tribe (1981), which are morphologically distinct from the new taxa that constitutes the current clade. The aim of this study were to characterize the leaflet morfo-anatomical structure of the *Pterocarpus* main clade species, to establish the morfo-anatomical differences among species and to verify the usefulness of characters in the delimitation of genera and species. We selected, processed and sectioned expanded subterminal leaflets of 17 species of eight neotropical genera,

using standard plant anatomy techniques. The epidermis and mesophyll characters as sinuous contour of epidermal cells, presence of ornamentation in uniseriate multicellular simple trichomes, type and distribution of glandular trichomes, presence of abaxial subepidermal layer, absence of perivascular sclerenchymatic sheath, and fibers extension to the adaxial face, among others, constituted new attributes and have diagnostic value at the specific level. These new characters reinforce the proposed classification for the *Pterocarpus* clade and especially for the genera.

Keywords: Fabaceae, glandular trichome, leaflet epidermis, Papilionoideae, simple multicellular trichomes.

1. Introdução

Dalbergieae é uma tribo da subfamília Papilionoideae (Leguminosae), constituída por árvores que apresentam folhas pinadas, peças florais fusionadas e frutos com grande variação morfológica (Polhill 1981). O grupo é considerado monofilético e organizado com os cladus: *Adesmia*, *Dalbergia* e *Pterocarpus* (Polhill 1981), inclui táxons de Dalbergieae e Adesmieae *sensu* Polhill (1981) e *Aeschynomene sensu* Rudd (1981), representado por gêneros com nódulos radiculares de tipo aeschynomenoide. A tribo apresenta distribuição amplamente neotropical excetuando alguns gêneros (Lavin et al. 2001; Klitgaard & Lavin 2005; Cardoso et al. 2012a; 2012b; Cardoso et al. 2013; Klitgaard et al. 2013).

As relações filogenéticas em Dalbergieae não estão totalmente elucidadas, principalmente no clado *Pterocarpus*. Este grupo formado por 23 gêneros e ca. 231 espécies, apresenta alguns estudos filogenéticos moleculares sobre *Acosmium* Schott (Cardoso et al. 2012b), *Arachis* L. (Bechara et al. 2010; Friend 2010; Friend et al. 2010; He et al. 2014; Wang et al. 2011), *Centrolobium* Mart. ex Benth. (Pirie et al. 2009), *Maraniona* C.E. Hughes, G.P. Lewis, Daza & Reynel (Hughes et al. 2004), *Platymiscium* Vogel (Klitgaard 2005; Saslis-Lagoudakis et al. 2008), *Pterocarpus* Jacq. (Saslis-Lagoudakis et al. 2011) e *Stylosanthes* Sw. (Stappen et al. 2002; Stappen et al. 2003), que melhoraram a resolução do núcleo do clado (Klitgaard et al. 2013).

Contudo, as relações infragenéricas desde uma perspectiva mais ampla estão mal resolvidas no clado *Pterocarpus*, especialmente entre os gêneros monoespecíficos ou com reduzido número de espécies que fizeram parte da tribo Dalbergieae *sensu* Polhill (1981), formada por um grupo morfológicamente distinto dos novos táxons que compõem o clado atual (Lavin et al. 2001; Cardoso et al. 2012b; Klitgaard et al. 2013). Neste estudo é adotado o termo de grupo principal, referindo-se ao núcleo do clado *Pterocarpus* denominado por Klitgaard et al. (2013), e a vários gêneros da tribo Dalbergieae *sensu* Polhill (1981), que têm se mantido estável de acordo nos

diferentes trabalhos taxonômicos e sistemáticos (Bentham 1860; Lima 1990; Pennington et al. 2001, Lavin et al. 2001; 2005; Wojciechowski et al. 2004; Cardoso et al. 2012a; 2012b; Cardoso et al. 2013; Klitgaard et al. 2013).

Dentro de este grupo de Dalbergieae, a abordagem dos estudos morfo-anatômicos foliares compreendem em geral, descrições de alguns gêneros e espécies como: *Arachis* (Reed 1924; Silva 2008; Rocha 2015; Jáuregui & Zerpa 2017), *Centrolobium tomentosum* Guill. ex Benth. (Erbano & Duarte 2012; Matos & Paiva 2012), *Geoffroea decorticans* (Gillies ex Hook. & Arn.) Burkart e *G. spinosa* Jacq. (Rosati 1991; Monge 1995; González & González 2011; Arambarri et al. 2012; Pérez & Cambi 2014; Pérez & Cambi 2016), *Platymiscium trinitatis* Benth., *P. pinnatum* (Jacq.) Dugand, *P. diadelphum* S.F. Blake (Enrech & Agostini 1987), *Platypodium elegans* Vogel (Morretes & Ferri 1959), *Pterocarpus acapulcensis* Rose, *P. officinalis* Jacq., *P. rohrii* Vahl (Gil et al. 1987), *Stylosanthes* (Kannabiran 1979; Brubaker & Horner 1989; Matos et al. 2013) e *Tipuana tipu* (Benth.) Kuntze (Ponessa et al. 1998; Arambarri et al. 2009). Características morfo-anatômicas que não têm sido utilizadas em associação com estudos filogenéticos apesar de sua grande importância para a solução de problemas taxonômicos e suporte das relações filogenéticas entre diferentes grupos de plantas (Araujo 2005; Colares & Arambarri 2008; Noguera & Jáuregui 2011).

Desta forma, a combinação de caracteres vegetativos foliares, morfológicos e/ou anatômicos, com estudos filogenéticos moleculares, facilita a identificação e classificação das espécies, a estimativa da relação de parentesco entre os indivíduos e a definição de tribos e subfamílias com novas sinapomorfias, devido a que várias características são constantes e de alto valor diagnóstico (Metcalf & Chalk 1950; Bensen & Ter Welle 1983; Valerio et al. 1998); o que têm fundamentado as propostas filogenéticas de Lavin (2001), Pennington et al. (2001), Wojciechowski et al. (2004), Cardoso et al. 2013 e Klitgaard et al. (2013), que indicam a evolução dos caracteres, as diferenças e a similaridade entre os táxons.

Portanto, o intuito do trabalho é caracterizar a estrutura morfo-anatômica da lâmina foliolar dos gêneros neotropicais do grupo principal do clado *Pterocarpus*, com vistas a estabelecer as diferenças e verificar a utilidade dos caracteres na delimitação dos gêneros e espécies.

2. Material e Métodos

Obtenção das amostras

Foram analisadas 17 espécies que representam oito gêneros neotropicais do grupo principal do clado *Pterocarpus*, incluindo *Acosmium* Schott (3/3), *Centrolobium* (6/7), *Cranocarpus* Benth. (2/3), *Etaballia* Benth. (1/1), *Grazilodendron* H.C. Lima (1/1), *Paramachaerium* Ducke (2/5),

Platypodium Vogel (1/1) e *Tipuana* (Benth.) Benth (1/1). *Ramorinoa* Spreng., gênero monotípico com espécie áfila, não foi incluído no estudo.

Três indivíduos de cada espécie foram amostrados com seleção prévia de folíolos subterminais completamente expandidos e em bom estado de preservação, a partir de material herborizado (Tabela 1). A espécie *Tipuana tipu* (Benth.) Kuntze foi coletada no campo. Os espécimes foram selecionados baseados em prévia determinação realizada pelos especialistas.

Processamento das amostras

O material fresco foi fixado em FNT 10 %- formalina neutra tamponada (tampão fosfato: formaldeído 9:1 v/v) (Lillie 1948), desidratado em série etanólica até armazenamento em álcool etílico 70 %. As amostras herborizadas reidrataram-se em água aquecida e solução de KOH 2 % (Smith & Smith 1942). Epiderme foliolar foi obtida por dissociação usando uma solução de peróxido de Hidrogênio e ácido acético glacial (1:1 v/v) (Franklin 1945), a 60°C por 12 horas, e coradas com fucsina básica 0,5 % em etanol 50 % para a preparação de lâminas semipermanentes (Kaiser 1880).

Seções transversais de 7 a 12 μm foram realizadas com micrótomo rotativo automático Leica RM 2145 (Johansen 1940), e coloradas com safranina aquosa 1 % e azul de Astra 1 % (Gerlach 1984), para posterior montagem permanente das seções seriadas da região mediana que agregou nervura principal, região intercostal e margem da lâmina foliolar para cada espécie.

As fotografias das seções dos folíolos obtiveram-se de uma câmera digital acoplada a um microscópio de luz Nikon Eclipse Ci, processadas com um programa de análise de imagens para a descrição dos caracteres morfo-anatômicos de acordo com a terminologia botânica de Metcalfe & Chalk (1950), Hickey (1973), Radford et al. (1974), Payne (1978) e Font Quer (2000) (Tabela 2).

3. Resultados

Este estudo comparou a morfo-anatomia da lâmina foliolar de oito gêneros neotropicais do grupo principal do clado *Pterocarpus* atualmente reconhecido em Dalbergieae (Leguminosae). Foram analisados 35 caracteres que descrevem as diferenças e semelhanças entre os taxa. Dessas características, 24 representam valor taxonômico, das quais 18 são novas ocorrências para as espécies que estão resumidas na Tabela 3.

Epiderme foliolar, tricomas e estômatos

As células epidérmicas, em vista frontal, apresentam diferentes formas poligonais com paredes retas, onduladas ou sinuosas. Na superfície adaxial as paredes das células epidérmicas têm

contornos retos a ondulados (Fig. 2A, 2B), em todos os gêneros, exceto para as espécies *Cranocarpus mezii* e *Grazilodendron rio-docensis* que apresentam paredes celulares sinuosas (Fig. 2C, 2D). Na face abaxial, predomina o contorno ondulado (Fig. 2E, 2F), com algumas espécies que têm paredes celulares sinuosas, como *Acosmium lentiscifolium*, *Cranocarpus martii* e *C. mezii* (Fig. 2G, 2H).

Epiderme unisseriada constituída por células cutinizadas de diferentes formas (ovadas, quadrangulares, retangulares), é verificada em ambas faces da nervura principal, região intercostal e margem dos folíolos de todas as espécies (Fig. 3, 4). No mesmo nível da superfície adaxial ou abaxial, células mucilaginosas, volumosas e de paredes delgadas são mais evidentes na região intercostal das espécies *Acosmium cardenasii*, *A. difusissimum*, *A. lentiscifolium*, *Centrolobium robustum*, *Paramachaerium ormosioides*, *P. schomburgkii* e *Tipuana tipu* (Fig. 3). Células epidérmicas subdivididas aparecem em *Acosmium cardenasii* (Fig. 3B).

Em vista frontal, as células mucilaginosas são diferenciadas em forma e tamanho das outras células epidérmicas, especialmente em *Paramachaerium schomburgkii* que apresentam formas irregulares (Fig. 3C), e falsas cavidades secretoras, inseridas no parênquima paliçádico, são verificadas em *Etaballia dubia*, *Centrolobium robustum*, *C. sclerophyllum*, *C. tomentosum* e *Grazilodendron rio-docensis* (Fig. 3A).

Células epidérmicas papilosas ou sub-papilosas encontram-se principalmente na face abaxial da nervura principal e na margem dos folíolos de todas as espécies estudadas (Fig. 3, 4). Células papilosas ocorrem continuamente em ambas superfícies dos folíolos em *Tipuana tipu* (Fig. 3D). O contorno da margem geralmente é arredondado em todas as espécies (Fig. 4A), com algumas variações como afunilado em *Centrolobium paraense* e *Platypodium elegans* (Fig. 4B), levemente curvado para baixo em *Etaballia dubia*, *Grazilodendron rio-docensis*, *Paramachaerium ormosioides* (Fig. 4C), e curvado para baixo em *Acosmium difusissimum*, *Centrolobium robustum*, *C. tomentosum*, *C. yavizanum*, *Cranocarpus martii*, sempre com um feixe vascular colateral (Fig. 4D).

Na superfície adaxial da nervura principal a epiderme apresenta uma configuração determinada com as seguintes formas: convexa (*Acosmium lentiscifolium*, *Centrolobium yavizanum*, *Cranocarpus martii*, *C. mezii*) (Fig. 5A), ligeiramente côncavo (*Grazilodendron rio-docensis*, *Paramachaerium schomburgkii*) (Fig. 5B), côncavo (*Paramachaerium ormosioides*) (Fig. 5C), retilínea (*Acosmium cardenasii*, *Centrolobium microchaete*, *Tipuana tipu*) (Fig. 5D), e no resto do grupo o relevo epidérmico adaxial é ligeiramente convexo (Fig. 5E, F).

Tricoma simples multicelular uniseriado é verificado em todos os gêneros, composto células basais curtas ou compridas, acompanhados por uma célula terminal alongada, encontrados em ambas superfícies foliolares das regiões intercostal, nervura principal e margem. Tricomas apenas na superfície abaxial ocorrem em *Etaballia dubia*, *Grazielodendron rio-docensis*, *Paramachaerium ormosioides* e *P. schomburgkii*. As variações neste tipo de tricoma estão dadas pelo número das células basais as quais formam três grupos, o primeiro, constituído por tricomas com uma célula basal (*Paramachaerium*) (Fig. 6A), o segundo, tricomas com duas células basais (*Acosmium*, *Cranocarpus*, *Grazielodendron*, *Platypodium*, *Tipuana*) (Fig. 6B), e um terceiro grupo de tricomas com três ou mais células basais (*Centrolobium*, *Etaballia*, *Platypodium*) (Fig. 6C).

Tricomas com ornamentação granulosa na célula terminal ocorrem em *Acosmium*, *Etaballia dubia*, *Grazielodendron rio-docensis*, *Paramachaerium*, *Platypodium elegans* e *Tipuana tipu* (Fig. 6D). Tricomas não glandulares podem ser encontrados nas superfícies epidérmicas de *Cranocarpus martii* e *C. mezii*, tais como: tricomas multicelulares, com uma região terminal em forma de âncora, inserida a um corpo multiseriado que torna-se delgado até uma célula na extremidade superior, com células verticais intercaladas e moldadas como haste de uma âncora direcionadas para baixo (Fig. 6E), e tricomas cônicos multicelulares, rígidos, de base ampla, com numerosas células de diferentes tamanhos dispostas verticalmente que formam o corpo e ápice agudo (Fig. 6F).

Tricomas glandulares ocorrem unicamente em *Centrolobium*, um primeiro tipo denominado tricoma secretor cavitado, aplanados e redondos, em vista frontal, compostas por células poligonais, e localizados na face abaxial de *C. microchaete*, *C. paraense*, *C. robustum*, *C. sclerophyllum*, *C. tomentosum* e *C. yavizanum*. Estas estruturas estão formadas por um pedicelo curto, cabeça navicular e epitélio uniseriado que rodeia um espaço central intercelular acumulador de secreções, inseridos em depressões que comprimem o mesofilo e situados acima ou no mesmo nível das demais células epidérmicas em seção transversal (Fig. 6G, I).

O segundo de tipo é considerado como tricoma de base bulbosa constituído por células basais irregulares que formam um bulbo amplo e arredondado, células terminais alongadas, pedicelo curto e conteúdo não identificado, pouco frequentes nas nervuras da face adaxial dos folíolos de *C. robustum*, *C. tomentosum* e *C. yavizanum* (Fig. 6H, J); igualmente, nestas três espécies, a base dos tricomas multicelulares uniseriados está conformada por ornamentações das paredes celulares que rodeiam a célula basal, característica presente em *Grazielodendron rio-docensis*, *Paramachaerium schomburgkii* e *Tipuana tipu* (Fig. 6K).

Foliolos anfiestomáticos ocorrem apenas em *Tipuana tipu*, para os outros gêneros são confirmados foliolos hipoestomáticos. O tipo de estômato paracítico é registrado para todas as espécies, também, outros tipos de estômatos são verificados em algumas espécies: ciclocítico (*Acosmium cardenasii*, *A. diffusissimum*, *A. lentiscifolium*, *Etaballia dubia*, *Grazielodendron rio-docensis*, *Paramachaerium ormosioides* e *P. schomburgkii*), anomocítico (*Acosmium diffusissimum*, *Grazielodendron rio-docensis*, *Platypodium elegans*, *Tipuana tipu*) e anisocítico (*Acosmium cardenasii*, *A. diffusissimum*, *Platypodium elegans*) (Fig. 2E-H).

Cristais prismáticos hexagonais são registrados em vista frontal, na superfície adaxial das espécies *Centrolobium sclerophyllum*, *C. tomentosum*, *Cranocarpus martii*, *C. mezii*, *Grazielodendron rio-docensis* e *Tipuana tipu* (Fig. 6B, E). Nas secções transversais, os cristais rômnicos são escassos e dispersos na nervura principal e mesofilo da região intercostal e margem dos folíolos de *Acosmium cardenasii*, *Grazielodendron rio-docensis*, *Paramachaerium ormosioides*, *P. schomburgkii*, *Platypodium elegans*, *Tipuana tipu*.

Mesofilo

Mesofilo heterogêneo dorsiventral é verificado em todos os gêneros, constituído por parênquima paliçádico com duas a cinco camadas celulares, abaixo da face adaxial, seguido do parênquima esponjoso provido geralmente por uma camada de células com espaços intercelulares sobre a face abaxial (Fig. 3).

Células volumosas abaixo da face abaxial formam uma camada subepidérmica de um ou dois estratos, observada em *Cranocarpus martii*, *Centrolobium robustum*, *C. sclerophyllum*, *C. tomentosum*, *Etaballia*, *Grazielodendron*, *Paramachaerium* e *Tipuana* (Fig. 3 C, D; Fig. 4B-D); além, de estar conformada por células irregulares contínuas, torna-se evidente pela presença de compostos fenólicos em toda a lâmina foliolar.

Sistema vascular/nervura principal

O sistema vascular da nervura principal é colateral constituído por um feixe vascular central, presente na maioria dos gêneros. Três unidades de feixes vasculares dispostos em arranjo cêntrico ocorrem em *Cranocarpus martii* e *Grazielodendron rio-docensis*, com parênquima medular composto por células volumosas (Fig. 5A). O feixe principal apresenta contorno circular em todas as espécies, cordiforme em *Centrolobium microchaete*, *Etaballia dubia*, *Tipuana tipu*, reniforme em *Cranocarpus mezii* e *Paramachaerium ormosioides*, e oval em *Centrolobium yavizanum* (Fig. 5B-F).

A maioria destes feixes é constituída por uma bainha esclerenquimática multiestratificada ao redor do feixe central, composta de fibras perivasculares que podem contornar parcialmente o feixe principal como em *Cranocarpus martii* e *Grazilodendron rio-docensis* (Fig. 5A), ou formar prolongações esclerenquimáticas que vão até a face adaxial da lâmina foliolar, como em *Cranocarpus martii*, *C. mezii*, *Paramachaerium ormosioides* e *Tipuana tipu* (Fig. 5A, C, D).

O colênquima do tipo anular dispõe-se em uma a duas camadas sobre ambas faces da nervura principal subjacente à epiderme em todas as espécies, e em *Cranocarpus mezii* e *Tipuana tipu* aparece só na face abaxial (Fig. 5D). Enquanto aos tecidos condutores, o floema apresenta-se com uma faixa contínua de elementos crivados, e os elementos traqueais do xilema em fileiras radiais, sendo separados por células parenquimáticas, e acompanhados por idioblastos que contém compostos fenólicos nas espécies de *Centrolobium*, *Etaballia dubia*, *Paramachaerium* e *Tipuana tipu* (Fig. 5C-F).

O contorno da nervura principal, em secção transversal, varia de circular (*Acosmium*, *Etaballia dubia*, *Paramachaerium ormosioides*, *Platypodium elegans*, *Tipuana tipu*), ovado (*Centrolobium* exceto duas espécies, *Cranocarpus martii*, *Grazilodendron rio-docensis*, *Paramachaerium schomburgkii*), quadrado (*Centrolobium microchaete*, *Centrolobium yavizanum*), e cônica (*Cranocarpus mezii*) (Fig. 5), com diferentes projeções epidérmicas na face abaxial das espécies de *Centrolobium*, *Cranocarpus*, *Etaballia dubia*, *Grazilodendron rio-docensis* e *Paramachaerium* (Fig. 5E, F).

Feixes vasculares colaterais ocorrem na região intercostal e margem dos folíolos de todas as espécies, delimitados por uma bainha esclerenquimática unisseriada que pode se prolongar às superfícies epidérmicas. Bainha de células esclerenquimáticas espessadas na margem foliolar, é verificada apenas em *Cranocarpus mezii*.

4. Discussão

Vários caracteres de relevância taxonômica ao nível genérico ou específico foram encontrados na lâmina foliolar, estes são considerados como novas características morfo-anatômicas que facilitam o reconhecimento dos táxons do grupo principal do clado *Pterocarpus*.

Epiderme foliolar exhibe variações estruturais quanto à forma das células e são constatadas em todos os gêneros: *Acosmium*, *Centrolobium*, *Cranocarpus*, *Etaballia*, *Grazilodendron*, *Paramachaerium*, *Platypodium* e *Tipuana*. Células epidérmicas com contorno reto e ondulado é registrado para todas as espécies estudadas e apresentam o mesmo padrão característico de Papilionoideae (Solereder 1908). O contorno sinuoso das paredes celulares em ambas superfícies

foliolares, característico de *Acosmium lentiscifolium*, *Cranocarpus martii*, *C. mezii* e *Grazielodendron rio-docensis*, permite distinguí-las das demais espécie; o que representa um bom caráter para fins taxonômicos, especialmente ao nível específico (Metcalf & Chalk 1979; Kotresha & Seetharam 1995; Gil et al. 1987; Coutinho et al. 2016).

Neste estudo confirma-se a ocorrência de células epidérmicas mucilaginosas com a disposição precisa destas estruturas. Em termos taxonômicos, este caráter é relevante em nível genérico (*Acosmium*, *Paramachaerium*, *Tipuana*) ou específico (*Centrolobium robustum*) no clado principal de *Pterocarpus*. De acordo com Solereder (1908), a ocorrência de células mucilaginosas é verificada em distintas tribos de Papilionoideae como: Mirbelieae (*Gastrolobium villosum* Benth., *Brachysema celsianum* Lem.), Phaseoleae (*Clitoria* L., *Dioclea* Kunth, *Eriosema* (DC.) Desv., *Phaseolus* L., *Rhynchosia* Lour.), Galegeae (*Amorpha* L., *Dalea* L., *Tephrosia* Pers.), Genisteeae (*Genista tinctoria* L.), Dalbergieae (*Adesmia* DC, *Arachis*, *Chapmannia* Torr. & A. Gray, *Dalbergia* L.f., *Discolobium* Benth., *Nissolia* Jacq., *Poiretia* Vent., *Platymiscium* Vogel, *Platypodium*, *Poecilanthus* Benth., *Pterocarpus* Jacq., *Stylsanthes*, *Zornia* J.F. Gmel.), Sophoreae (*Bowdichia* Kunth, *Sophora* L.), e Swartzieae (*Swartzia* Schreb., *Sweetia* Spreng.).

Estudos recentes têm confirmado a ocorrência de epiderme mucilaginosa nas espécies *Hymenaea parvifolia* Huber, *H. verrucosa* Gaertn., *Peltogyne mattosiana* Rizzini (Pinto et al. 2018), *Tipuana tipu* (Arambarri et al. 2009), e para os gêneros *Arachis* (Veiga et al 1994; Silva 2008; Jáuregui & Zerpa 2017), *Amburana* Schwacke & Taub. (Bento et al. dados não publicados), *Chamaecrista* sect. *Absus* (Francino et al. 2015) e *Poiretia* (Mendes et al. 2019). A presença de mucilagem nas células epidérmicas foliares, determinada geneticamente, pode ser um caráter útil nos estudos taxonômicos (Gregory & Baas 1989; Potgieter & Wessels 1998), o que tem permitido a delimitação de gêneros e espécies da tribo Crotalarieae (Boatwright et al. 2009), *Chamaecrista* sect. *Apoucouita* (Coutinho et al. 2016) e *Zornia* (Fortuna-Perez et al. 2012). Em alguns casos, as células epidérmicas são subdivididas dando a aparência de uma camada dupla como ocorre em várias espécies de *Chamaecrista* sect. *Apoucouita* (Coutinho et al. 2016) e em *Acosmium cardenasii*. Estudos de ontogenia sobre as células epidérmicas revelaram o verdadeiro origem de estas subdivisões.

No entanto, nas espécies *Etaballia dubia*, *Centrolobium robustum*, *C. sclerophyllum*, *C. tomentosum* e *Grazielodendron rio-docensis*, forma-se falsas cavidades secretoras no parênquima paliçádico, separadas um da outra e diferenciadas quanto a forma e tamanho. Lersten & Curtis (1993; 1994; 1996) descreveram estas estruturas com amplas variações no formato em *Vouacapoua americana* Aubl, *Caesalpinia s. s.* e *Pterolobium* R. Br. ex Wight & Arn. Contudo, nas estruturas

observadas nas espécies estudadas, não tem sido possível distinguir as características básicas de uma estrutura secretora autêntica. Nesse sentido, Lersten & Curtis (1996), referem-se como falsas cavidades secretoras os espaços subepidérmicos não secretores de formas variadas vistas em *Tachigali versicolor* Standl. & L.O. Williams, e definidas como resultado da separação das células do parênquima paliçádico durante o desenvolvimento das folhas. Ainda, os autores ressaltam que os espaços subepidérmicos frequentemente confundidos com cavidades secretoras verdadeiras, possuem formas irregulares, ausência de epitélio e nenhuma evidência de produto secretor, mais próximas de serem células mortas vazias na maturidade reconhecidas em *Cercidium* Tul. (Lersten & Curtis 1995). Falsas cavidades no mesofilo podem ser resultantes da ausência de clorênquima em determinadas células, conforme registrado em várias espécies de *Lonchocarpus* Kunth (Teixeira et al. 2000). A presença de estas estruturas se ajustam as categorias específicas, portanto são úteis em termos taxonômicos para o grupo.

Células papilosas ou sub-papilosas são particularmente comuns na superfície abaxial da nervura principal dos gêneros estudados, assim como em *Pterocarpus* e *Discolobium*, e outros membros de Dalbergieae, Sophoreae, Swartzieae e Phaseoleae (Solederer 1908; Metcalfe & Chalk 1950); raramente aparecem em ambas superfícies foliares como em *Dalbergia subcymosa* Ducke (Solederer 1908), *Myrocarpus leprosus* Pickel (Sartori & Tozzi 2002), *Tipuana tipu* (Arambarri et al. 2009), *Chamaecrista aspleniifolia* (Coutinho et al. 2016). Além disso, podem variar em extensão durante seu desenvolvimento e estarem confinadas à margem da folha (Solederer 1908). Este tipo de células é uma característica útil para separar as espécies do clado Amburaneae (Bento et al. dados não publicados), dos gêneros *Dalbergia* (Farooqui et al. 1989), *Myrocarpus* Allemão, *Myroxylon* L. f. e *Myrospermum* Jacq. (Sartori & Tozzi 2002), o que configura como adequada para o diagnóstico mais detalhado de Papilionoideae (Solederer 1908; Roth 1984).

O contorno da nervura principal e o relevo epidérmico dos folíolos são úteis na delimitação específica de representantes de *Myrocarpus*, *Myroxylon* e *Myrospermum* (Sartori & Tozzi 2002). A concavidade da nervura principal permite distinguir as espécies de *Arachis* (Silva 2008) e *Poiretia* (Mendes et al. 2019). Estas variações também foram observadas no clado Dipterygeae (Silva et al. 2018) e Amburaneae (Bento et al. dados não publicados), sugerindo que este caráter poder ser usado como complemento para uma aplicação taxonômica. Adicionalmente, a forma da margem dos folíolos também apresenta particularidades entre as espécies, considerado um carácter diagnóstico especialmente ao nível específico (Solederer 1908; Bento et al. dados não publicados).

Tricomatas não glandulares de base unisseriada e célula terminal alongada são característicos de Papilionoideae (Metcalfe & Chalk 1950; Leelavathi & Ramayya 1983). Também, são denominados

de tricomas filiformes multicelulares, comuns em gêneros de Dalbergieae (*Aeschynomene* L., *Arachis*, *Champmannia*, *Cranocarpus*, *Discolobium*, *Stylosanthes*), e outros como *Geissaspis* Wight & Arn., *Ormocarpum* P. Beauv. e *Smithia* Aiton (Solereeder 1908; Weylan 1968). Lavin *et al.* (2001) indicam tricomas de base glandular como uma sinapomorfia do grupo Dalbergioide, no entanto, o tricoma apresentado pelos autores corresponde ao tricoma simples multicelular unisseriado característico das espécies estudadas, nos quais se apresentam bases fortemente coradas pela espessura da parede.

Ornamentações nas células terminal e basal dos tricomas não glandulares têm sido registradas em espécies de Sophoreae (Leelavathi & Ramayya 1983; Freire 1984), *Adesmia* DC. (Ragonese 1969), *Psoralea* L. (Crow *et al.* 1997), *Trifolium* L. (Zoric *et al.* 2009) e *Crotalaria* L. (Devecchi *et al.* 2014). A presença e o tipo de ornamentação da parede celular externa dos tricomas são características informativas que podem ser usadas na taxonomia das espécies (Uphof 1962; Martin & Juniper 1970; Taia 2004).

Tricomas multicelulares em forma de âncora até o presente são confirmados somente no gênero *Cranocarpus*, neste estudo, e mencionados para *Brya* P. Browne (Solereeder 1908; Metcalfe & Chalk 1950; Polhill 1981). De acordo com Lavin (2001) este tricoma constitui uma sinapomorfia para ambos gêneros. Tricoma em forma de âncora é semelhante ao tricoma gloquidiado, este último caracterizado por numerosas barbas retrorsas e decíduas no corpo, típico das famílias Loasaceae (Weigend 2003) e Cactaceae subfamília Opuntioideae (Anderson 2001; Stuppy 2002). Tricoma multicelular cônico (Leelavathi and Ramayya, 1983), evidente nas superfícies foliares de *Cranocarpus* tem recebido designações distintas em estudos, “*Multiseriate shaggy hairs*” em *Stylosanthes fruticosa* (Retz.) Alston (Kannabiran 1979), ou como cerdas multicelulares ou emergências septiformes em *Arachis hypogaea* L. (Veiga *et al.* 1994). Este tipo de tricoma é registrado pela primeira vez para o gênero, e considerado único nas espécies estudadas de *Cranocarpus*.

Tricomas secretores cavitados são exclusivos das seis espécies de *Centrolobium* avaliadas, reconhecidos em espécies de *Indigofera* L. (Kumar *et al.* 1986; Marquiefável *et al.* 2009) e *Bauhinia* L. (Metcalfe & Chalk 1950; Tucker *et al.* 1984; Rezende *et al.* 1994; Marinho *et al.* 2016), descritos como glândulas peltadas nas espécies *Centrolobium robustum* e *C. tomentosum* (Solereeder 1908; Metcalfe & Chalk 1950; Polhill 1981; Lavin *et al.* 2001; Erban & Duarte 2012; Matos & Paiva 2012), glândulas vesiculares (Lackey 1978; Vargas *et al.*, 2018), ou glândulas externas (Lersten & Curtis 1994). Estas diferentes denominações têm em comum o espaço intercelular formado durante o desenvolvimento dos tricomas, produto da separação das células e acumulação

das secreções (Kumar *et al.*, 1986; Tucker *et al.*, 1984; Matos and Paiva, 2012), por tanto, este termo é o que melhor descreve à morfologia descrita para o tricoma das espécies estudadas.

Também, diferentes formas de tricomas glandulares pedicelados ou sésseis em depressões epidérmicas, tem sido registrado nos folíolos de *Cordeauxia edulis* Hemsl., *Caesalpinia paraguariensis* (Parodi) Burkart, *Pomaria fruticosa* (S. Watson) B.B. Simpson, *P. jamesii* (Torr. & A. Gray) Walp., *Stahlia monosperma* (Tul.) Urb., *Stenodrepanum bergii* Harms, *Zuccagnia punctata* Cav. (Caesalpinieae) (Watson 1981; Lersten & Curtis 1994; 1996; Curtis *et al.* 1996; Arambarri *et al.* 2012), *Psoralea restioides* Eckl. & Zeyh., *P. repens* P.J. Bergius (Psoraleae) (Crow *et al.* 1997), *Pterocarpus amazonum* (Benth.) Amshoff (Dalbergieae), e em gêneros como: *Caesalpinia* L. (Caesalpinieae), *Brongniartia* Kunth, *Harpalyce* Sessé & Moc. ex DC. (Brongniartieae), *Glycyrrhiza* L. (Galegeae), *Peteria* A. Gray (Robinieae), *Cajanus* Adans., *Paracalyx* S. I. Ali, *Dunbaria* Wight & Arn., *Eriosema*, *Flemingia* Roxb. ex W.T. Aiton e *Rhynchosia* (Phaseoleae) (Solereder 1908; Lackey 1978; Lersten & Curtis 1994; Vargas *et al.* 2018; 2018b).

Tricomas glandulares de base bulbosa são aqui registrados pela primeira vez para o gênero *Centrolobium*, característicos em algumas espécies de Papilionoideae (Leelavathi & Ramayya 1983) e *Rhynchosia* Lour. (Vargas *et al.*, 2015; 2018; 2018b; Flores *et al.*, 2019), próprios da face adaxial da lâmina foliolar de *C. robustum*, *C. tomentosum* e *C. yavizanum*, e ausentes no resto do grupo. A importância dos tricomas em Leguminosae, especialmente das estruturas secretoras, é reconhecida em vários estudos, pois a distribuição e os tipos específicos podem ser empregados como caracteres diagnósticos em diferentes níveis taxonômicos (Lackey 1978; Tripathi & Sahu 1991; Lersten & Curtis 1994; 1996; Fortuna-Perez *et al.* 2012; Vargas *et al.* 2015; Palermo *et al.* 2017; Pinto *et al.* 2018; Silva *et al.* 2018; Bento *et al.* dados não publicados). Este tipo de tricoma requer avaliações complementares nas espécies deste estudo onde o tricoma ocorre, para investigar a natureza histoquímica da secreção.

O tipo de estômato paracítico predominante em Papilionoideae (Solereder 1908; Metcalfe & Chalk 1950; Percy & Santa 1976; Parveen 2002), tem registros em distintas tribos como Phaseoleae, Galegeae, Swartzieae e Dalbergieae (*Arachis*; *Cranocarpus* e *Discolobium*), excluindo *Platymiscium* e *Pterocarpus rohrii* (Solereder 1908; Kothari & Shah 1975). Estômatos como anomocítico, anisocítico e ciclocítico (Polhill 1891; Metcalfe & Chalk 1950; Zaccaro 1974; Tripathi & Mondal 2012; Arambarri *et al.* 2012) são comumente encontrados nas espécies do clado principal de *Pterocarpus*, embora não relatados nos estudos anteriores. A distribuição dos estômatos sobre ambas superfícies da lâmina foliolar de *Tipuana tipu* (Ponessa *et al.* 1998), separa esta espécie

dos outros representantes do grupo principal de *Pterocarpus*, com estômatos somente na face abaxial. A distribuição dos estômatos é considerado um caráter taxonômico potencial relatado como específico para um gênero ou espécie (Solereeder 1908; Miller 1938; Leelavathi et al. 1980).

Embora, alguns tipos de estômatos sejam novas ocorrências nos táxons analisados, não é possível evidenciar um modelo estomático distintivo para as espécies e gêneros. O tipo de estômatos no geral, configura uma característica que depende da estrutura foliar, grau de desenvolvimento e posição das folhas. Deste modo, o tipo de estômato deve ser complementado com outras características com maior valor sistemático (Solereeder 1908).

Cristais de oxalato de cálcio, agrupados ou solitários, são confirmados no grupo principal do clado *Pterocarpus*, com formas hexagonais ou romboédricas dispersos nas superfícies foliolares, mesofilo e feixes vasculares. O tipo e distribuição dos cristais também têm sido registrados em Papilionoideae e Caesalpinoideae (Solereeder 1908; Metcalfe & Chalk 1950; Zindler-Frank 1987; Lersten & Curtis 1994), no clado Dipterygeae (Silva et al. 2018), e Amburaneae (Bento et al. dados não publicados), *Psoralea* (Crow et al. 1997), *Arachis pintoii* (Jáuregui & Zerpa 2017), sem potencial de uso para a taxonomia das espécies.

Mesofilo dorsiventral é comum em Leguminosae (Metcalfe & Chalk 1950) e confirmado para as espécies do grupo principal do clado *Pterocarpus*, com diferenças unicamente no número de camadas do parênquima paliçádico e esponjoso. Camada subepidérmica abaxial com compostos fenólicos ocorre em alguns táxons do grupo principal de *Pterocarpus* (*Centrolobium robustum*, *C. sclerophyllum*, *C. tomentosum*, *Cranocarpus martii*, *Etaballia*, *Grazilodendron*, *Paramacherium* e *Tipuana*). Esta estrutura é denominada de hipoderme nos gêneros *Centrolobium*, *Chamaecrista* subsect. *Baseophyllum*, *Pterocarpus*, *Swartzia*, *Sweetia* (Solereeder 1908; Metcalfe & Chalk 1950; Coutinho et al. 2013), *Tipuana tipu* (Arambarri et al. 2009), *Geoffroea decorticans* (Arambarri et al. 2012), *Arachis pintoii* (Jáuregui & Zerpa 2017). O valor taxonômico da hipoderme tem sido relatado em *Myrocarpus* (Sartori & Tozii 2002), *Tipuana tipu* (Arambarri et al. 2009), e *Chamaecrista* subsect. *Baseophyllum* (Coutinho et al. 2013). Estudos ontogênicos sobre as células epidérmicas esclareceram a origem de esta camada.

A camada subepidérmica abaxial é também reconhecida como uma camada intermediária ou camada de idioblastos (Solereeder 1908; Matos et al. 2013) conforme a forma e conteúdo das células. Esta camada é amplamente distribuída entre as Phaseoleae (*Cajanus*, *Canavalia* Adans., *Dioclea*, *Dolichos* L., *Eriosema*, *Erythrina* L., *Phaseolus*, *Rhynchosia*), Galegeae (*Indigofera*, *Tephrosia*), e Desmodieae (*Desmodium* Desv., *Lespedeza* Michx.). Sob outras denominações, esta

estrutura pode ser designada como camada submesofila (Brubaker & Horner 1989) registrada em *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw., ou descrita como locais de armazenamento de água e/ou taninos, encontrada também em *Arachis* (Waldron 1919; Reed 1924; Khrzhanovskii & Mamontov 1972; Kumari et al. 1983), *Onobrychis* Mill. (Lees et al. 1982) e *Arthrocarpum* Balf. f., *Chapmannia* e *Pachecoa* Standl. & Steyerl. (Gillett 1966).

O contorno e o arranjo do feixe vascular principal, dos táxons estudados, têm valor diagnóstico ao nível genérico e específico no clado Dipterygeae (Silva et al. 2018) e nos gêneros *Myrocarpus*, *Myroxylon* e *Myrospermum* (Sartori & Tozzi 2002). O número de subunidades vasculares também representa um caráter importante, na medida, que permite delimitar as espécies *Cranocarpus martii* e *Grazilodendron rio-docensis*, assim como os gêneros *Dussia* e *Petaladenium* conforme estudos prévios (Solleder 1908; Metcalf & Chalk 1950). A presença de projeções epidérmicas na face abaxial da nervura principal nas espécies de *Centrolobium*, *Cranocarpus*, *Etaballia dubia*, *Grazilodendron rio-docensis* e *Paramachaerium* podem ser úteis à taxonomia destes grupos. Embora pouco explorada, a projeção na região abaxial da nervura principal tem se mostrado útil na taxonomia de alguns grupos de Papilionoideae, a exemplo de: *Dipteryx* Schreb. (Silva et al. 2018), *Cordyla africana* Lour. e *C. madagascariensis* R. Vig. (Bento et al. dados não publicados).

Fibras esclerenquimáticas contínuas ao redor do feixe vascular principal e descontínuas são confirmadas para o grupo principal de *Pterocarpus*. A disposição das fibras perivasculares é considerada uma característica de interesse taxonômico (Petit 1887; Sartori & Tozzi 2002). Tais fibras tem sido identificadas nos folíolos de *Bowdichia virgilioides* Kunth, *Leptolobium elegans* Vogel (Sophoreae), *Machaerium acutifolium* Vogel, *Platypodium elegans* (Dalbergieae) (Morretes & Ferri 1959), *Poiretia coriifolia* Vogel, *P. marginata* Cl.Müll. (Mendes et al. 2019), e nos gêneros *Myrospermum*, *Myrocarpus*, *Myroxylon* (Sartori & Tozzi 2002), *Dussia* Krug & Urb. ex Taub. e *Petaladenium* Ducke (Bento et al. dados não publicados). Estas variações também tem permitido diferenciar as espécies de *Alysicarpus* Neck. ex Desv., *Rynchosia*, *Tephrosia* (Metcalf & Chalk 1950; Vargas et al. 2015), *Ammodendron* Fischer ex DeCandolle, *Andira* Lam., *Ormosia* Jacks., *Platymiscium*, *Swartzia* (Solleder 1908), e *Crotalaria* L. (Devecchi 2014).

Extensões das fibras esclerenquimáticas até a face adaxial ocorrem em membros do grupo principal de *Pterocarpus* (*Cranocarpus martii*, *C. mezii*, *Paramachaerium ormosioides*, *Tipuana tipu*). Extensões das fibras têm sido descritas sobre o tecido vascular da nervura principal em *Tipuana tipu* (Ponessa et al. 1998; Arambarri et al. 2009), em *Centrosema venosum* Mart. ex Benth. (Jáuregui 2011), *Inga* Mill. e *Pithecellobium* Mart. (Metcalf 1979) e consideradas como um

caráter de valor diagnóstico (Arambarri et al. 2009). Colênquima subepidérmico abaxial na altura da nervura principal, é característico em algumas espécies do grupo principal de *Pterocarpus* (*Cranocarpus mezii*, *Tipuana tipu*), e permite distinguir estas espécies das demais do grupo, registrado também em *Tipuana tipu* por Ponessa et al. (1998).

5. Considerações Finais

Características como epiderme uniestratificada, células epidérmicas poligonais e irregulares, tricomas simples multicelulares unisseriados, folhas hipoestomáticas, estômato paracítico, mesófilo dorsiventral, presença de bainha esclerenquimática, compostos fenólicos e feixe colateral, são comuns a todos os gêneros e espécies do grupo principal do clado *Pterocarpus*.

Diferenças morfo-anatômicas entre os gêneros do grupo principal de *Pterocarpus* agregam: tricoma simples multicelular uniseriado com uma (*Paramachaerium*), duas (*Acosmium*, *Cranocarpus*, *Grazielodendron*, *Tipuana*), três ou mais células basais (*Centrolobium*, *Etaballia*, *Platypodium*), folhas anfiestomáticas e epiderme papilosa em ambas superfícies epidérmicas (*Tipuana*), presença de células mucilaginosas (*Acosmium*, *Paramachaerium*, *Tipuana*), e ausência de projeções na nervura principal (*Acosmium*, *Platypodium*).

Entre as espécies estudadas amplia-se o número de características com valor diagnóstico que permitem distinguí-las, reconhecendo: o contorno sinuoso das células epidérmicas, presença de ornamentações nos tricomas simples multicelulares uniseriados, tipo e distribuição dos tricomas glandulares, presença de camada subepidérmica abaxial, ausência de bainha esclerenquimática perivascular e extensão das fibras até a face adaxial da lâmina foliolar, como novos caracteres descritos para os táxons. Além, das diferentes formas específicas da nervura, feixe vascular e margem dos folíolos.

6. Bibliografia

Anderson EF. 2001. The Cactus Family, Timber Press, Oregon.

Arambarri A, Monti A, Bayón N, Hernández M, Novoa Mc, Colares M. 2012. Ecoanatomía foliar de arbustos y árboles del distrito Chaqueño oriental de la Argentina. *Bonplandia* 21:5-26.

Arambarri AM, Freire SE, Bayón ND, Colares MN, Monti C, Novoa MC, Hernández MP. 2009. Morfoanatomía foliar de árboles medicinales de la Provincia Biogeográfica de las Yungas (Argentina). *Boletín Latinoamericano y del Caribe de Plantas Medicinales y Aromáticas* 8:342-379.

Araujo AVA. 2005. Estudio taxonómico e histológico de seis especies del género *Erythrina* L. (Fabaceae). Trabajo de maestría, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima.

- Bechara MD, Moretzsohn MC, Palmieri DA, Monteiro JP, Bacci M, Martins J, Valls JFM, Lopes CR, Gimenes MA. 2010. Phylogenetic relationships in genus *Arachis* based on ITS and 5.8S rDNA sequences. *BioMed Central Plant Biology* 10:1-12.
- Bentham G. 1860. A synopsis of Dalbergieae, a tribe of Leguminosae. *The Journal of the Linnean Society Botany supplement* 4:1-128.
- Boatwright JS, Tilney PM, Van Wyk BE. 2009. The generic concept of *Lebeckia* (Crotalariae, Fabaceae): reinstatement of the genus *Calobota* and the new genus *Wiborgiella*. *South African Journal of Botany* 75: 546-556.
- Bonsen KJ, Ter Welle BJH. 1983. Comparative wood and leaf anatomy of the Cecropiaceae (Urticales). *Bulletin de Museum National d'Histoire Naturelle. Section B. Adansonia: Botanique Phytochimie* 5: 151-17.
- Brubaker CL, Horner HT. 1989. Development of epidermal crystals in leaflets of *Stylosanthes guianensis* (Leguminosae: Papilionoideae). *Canadian Journal of Botany* 67:1664-1670.
- Cardoso D, De Lima HC, Rodrigues RS, De Queiroz LP, Pennington RT, Lavin M. 2012b. The realignment of *Acosmium sensu stricto* with the Dalbergioid clade (Leguminosae: Papilionoideae) reveals a proneness for independent evolution of radial floral symmetry among early-branching Papilionoid legumes. *Taxon* 61:1057-1073.
- Cardoso D, De Queiroz LP, Pennington RT, De Lima HC, Fonty E, Wojciechowski MF, Lavin M. 2012a. Revisiting the phylogeny of Papilionoid legumes: new insights from comprehensively sampled early-branching lineages. *American Journal of Botany* 99:1991-2013.
- Cardoso D, Pennington RT, De Queiroz LP, Boatwright JS, Van Wyk BE, Wojciechowski MF, Lavin M. 2013. Reconstructing the deep-branching relationships of the Papilionoid legumes. *South African Journal of Botany* 89:58-75.
- Chappill JA. 1995. Cladistic analysis of the Leguminosae: the development of an explicit phylogenetic hypothesis. *In Advances in legume systematics, Part 7, Phylogeny* (Crisp MD, Doyle JJ, eds.). Royal Botanic Gardens, Kew, p.1-9.
- Colares MN, Arambarri AM. 2008. *Ziziphus mistol* (Rhamnaceae): Morfo-anatomía y Arquitectura Foliar. *Latin American Journal of Pharmacy* 27:77-568.

- Coutinho IAC, Francino DMT, Meira RMSA. 2013. Leaf anatomical studies of *Chamaecrista* subsect. *Baseophyllum* (Leguminosae, Caesalpinioideae): new evidence for the up-ranking of the varieties to the species level. *Plant Systematics and Evolution* 299: 1709-1720.
- Coutinho IAC, Rando JG, Conceição AS, Meira RMSA. 2016. A study of the morphoanatomical characters of *Chamaecrista* sect. *Apoucouita*. *Acta Botânica Brasílica* 30: 205-221.
- Crow E, Stirton CH, Cultler DF. 1997. Leaf anatomy of the genus *Psoralea sensu stricto* (Psoraleae, Papilionoideae, Leguminosae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 124:155-182.
- Curtis JD, Lersten NR, Lewis GP. 1996. Leaf anatomy, emphasizing unusual 'concertina' mesophyll cells of two east African legumes (Caesalpinieae, Caesalpinioideae, Leguminosae). *Annals of Botany* 78: 55-59.
- Devecchi MF, Pirani JR, Melo-de-Pinna GFA. 2014. Comparative leaf anatomy and morphology of some Brazilian species of *Crotalaria* L. (Leguminosae: Papilionoideae: Crotalarieae). *Acta Botânica Brasílica* 28(4):583-593.
- Enrech NX, Agostini G. 1987. Revisión taxonómica del género *Platymiscium* Vog. (Leguminosae: Faboideae, Dalbergieae) en Venezuela. *Acta Botánica Venezuéllica* 15:99-131.
- Erbano M, Duarte MR. 2012. *Centrolobium tomentosum*: macro- and microscopic diagnosis of the leaf and stem. *Brazilian Journal of Pharmacognosy* 2:249-256.
- Farooqui P, Venkatasubramanian N, Nallasamy VK. 1989. Use of cuticular studies in distinguishing species of *Dalbergia*. *Proceedings of the Indian National Science Academy* 99: 7-14.
- Felsenstein J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39:783-791.
- Flores AS, Costa ES, Dias GB. 2018. Foliar anatomy of *Rhynchosia* spp. (Leguminosae, Papilionoideae) from Roraima state, northern Brazilian Amazon. *Acta Amazonica* 49: 28-35.
- Font Quer P. 2000. *Diccionario de Botánica*, Ediciones Península, Barcelona.

- Fortuna-Perez AP, Castro MM, Tozzi AMGA. 2012. Leaflet secretory structures of five taxa of the genus *Zornia* J.F. Gmel. (Leguminosae, Papilionoideae, Dalbergieae). *Plant Systematics Evolution* 298:1415-1424.
- Francino DMT, Coutinho IAC, Dalvi VC, Azevedo AA, Conceição AS, Meira RMSA. 2015. Anatomical interpretations of the taxonomy of *Chamaecrista* (L.) Moench sect. *Absus* (Leguminosae-Caesalpinioideae). *Plant Systematics and Evolution* 301: 2087-2103.
- Franklin GL. 1945. Preparation of thin sections of synthetic resins and wood-resin composites, and a new macerating method for wood. *Nature* 155:51.
- Freire S. 1984. Anatomía foliar de las especies argentinas de la tribu Sophoreae, excepto *Adesmia* (Leguminosae, Papilionoideae). *Darwiniana* 25:123-142.
- Friend SA, Quandt D, Tallury SP, Stalker HT, Hilu KW. 2010. Species, genomes, and section relationships in the genus *Arachis* (Fabaceae): a molecular phylogeny. *Plant Systematics and Evolution* 290:185-199.
- Friend SA. 2010. Phylogeny of the genus *Arachis* and its application to the evolution of the major peanut allergen Ara h 2. Doctoral thesis, Virginia Polytechnic Institute and State University, Virginia.
- Gerlach G. 1984. *Botanische mikrotechnik*. Georg Thieme Verlag, Stuttgart.
- Gil C, Agostini G, Enrech NX. 1987. Revisión taxonómica del género *Pterocarpus* Jacq. en Venezuela (Leguminosae: Pailionoideae, Dalbergieae). *Acta Botánica Venezuéllica* 15:65-98.
- Gillett JB. 1966. The species of *Ormocarpum* Beauv. and *Arthrocarpum* Baff. (Leguminosae) in south-western Asia and Africa (excluding Madagascar). *Kew Bulletin* 20:323-355.
- González AB, González AM. 2011. Anatomía foliar de especies arbóreas del Chaco húmedo. *Rojasiana* 10:15-30.
- Gregory M, Baas P. 1989. A survey of mucilage cells in vegetative organs of the dicotyledons. *Israel Journal of Botany* 38: 125-174.
- He G, Barkley NA, Zhao Y, Yuan M, Prakash CS. 2014. Phylogenetic relationships of species of genus *Arachis* based on genic sequences. *Genome* 57:327-334.

- Hickey LJ. 1973. Classification of the Architecture of dicotyledonous leaves. *American Journal of Botany* 60(1):17-33.
- Hughes CE, Lewis GP, Yomona AD, Reynel C. 2004. *Maraniona*. A new Dalbergioid legume genus (Leguminosae, Papilionoideae) from Perú. *Systematic Botany* 29:366-374.
- Jáuregui D, Zerpa MZ. 2017. Anatomía de los órganos vegetativos de *Arachis pintoii* Krapov. & W.C. Greg. (Fabaceae). *Ernstia* 27:41-58.
- Jáuregui D. 2011. Anatomía de los órganos vegetativos de *Centrosema venosum* Mart. ex. Benth. (Fabaceae). *Revista de la Facultad de Agronomía Universidad Central de Venezuela* 37(3):129-136.
- Johansen DA. 1940. *Plant microtechnique*. McGraw-Hill Book Company, London.
- Kaiser E. 1880. Verfahren zur Herstellung einer tadellosen Glycerin-Gelatine. *Botanisches Zentralblatt* 1:25-26.
- Kannabiran B. 1979. Morphology and development of foliar epidermis in *Stylosanthes fruticosa* (Retz.) Alston (Syn. *S. mucronata* Willd.). *Proceedings of the Indian Academy of Science* 88B:155-160.
- Khrzhanovsky VG, Mamontov YG. 1972. Comparative morphological study of *Arachis* leaves. *Izvestija Timirjazevskoj Sel'skochozjajstvennoj Akademii* 6:219-223.
- Klitgaard BB, Forest F, Booth TJ, Saslis-Lagoudakis CH. 2013. A detailed investigation of the *Pterocarpus* clade (Leguminosae: Dalbergieae): *Etaballia* with radially symmetrical flowers is nested within the papilionoid-flowered *Pterocarpus*. *South African Journal of Botany* 89:128-142.
- Klitgaard BB, Lavin M B. 2005. Tribe Dalbergieae *sensu lato*. In *Legumes of the World* (Lewis GP, Schrire BD, Mackinder B, Lock M, eds.). Royal Botanic Gardens, Kew, p.307-335.
- Klitgaard BB. 2005. *Platymiscium* (Leguminosae: Dalbergieae): biogeography systematics, morphology, taxonomy and uses. *Kew Bulletin* 60:321-400.
- Kothari MJ, Shah GL. 1975. Epidermal structures and ontogeny of stomata in the Papilionaceae (Tribe Hedysareae). *Botanical Gazette* 136(4):372-379.

- Kotresha K, Seetharam YN. 1995. Epidermal studies in some species of *Bauhinia* L. (Caesalpinioideae). *Phytomorphology* 45:127-137.
- Kumar BKV, Prabhakar M, Ramayya N, Leelavathi P. 1986. Structure, distribution and development of cavitated trichomes in *Indigofera* L. (Fabaceae). *Geophytology* 16:227-231.
- Kumari DS, Seshavatharam V, Murty UR. 1983. Comparative leaf anatomy of the wild species and cultivated varieties of the genus *Arachis*. *Oliagineux* 38:27-37.
- Lackey JA. 1978. Leaflet anatomy of Phaseoleae (Fabaceae, Papilionoideae) and its relation to taxonomy. *Botanical Gazette* 139(4):346-446.
- Lavin M, Herendeen PS, Wojciechowski MF. 2005. Evolutionary rates analysis of Leguminosae implicates a rapid diversification of lineages during the tertiary. *Systematic Biology* 54:575-594.
- Lavin M, Pennington RT, Klitgaard BB, Sprent JI, De Lima HC, Gasson PE. 2001. The Dalbergioid legumes (Fabaceae): delimitation of a pantropical monophyletic clade. *American Journal of Botany* 88:503-533.
- Leelavathi P, Ramayya N, Prabhakar M. 1980. Foliar stomatal distribution patterns in Leguminosae and their taxonomic significance. *Phytomorphology* 30:195-204.
- Leelavathi P, Ramayya N. 1983. Structure, distribution and classification of plant trichomes in relation to taxonomy III. Papilionoideae. *Proceedings of the Indian Academy of Sciences (Plant Science)* 92: 421-441.
- Lees GL, Howarth RE, Goplen BP. 1982. Morphological characteristics of leaves from some legume forages: relation to digestion and mechanical strength. *Canadian Journal of Botany* 60:2126-2132.
- Lersten NR, Curtis JD. 1993. Subepidermal idioblasts in leaflet of *Caesalpinia pulcherrima* and *Parkinsonia aculeata* (Leguminosae: Caesalpinioideae). *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 120:319-326.
- Lersten NR, Curtis JD. 1994. Leaf anatomy in *Caesalpinia* and *Hoffmannseggia* (Leguminosae, Caesalpinioideae) with emphasis on secretory structures. *Plant Systematics and Evolution* 192:231-255.

- Lersten NR, Curtis JD. 1995. Two foliar idioblasts of taxonomic significance in *Cercidium* and *Parkinsonia* (Leguminosae: Caesalpinioideae). *American Journal of Botany* 82:565-570.
- Lersten NR, Curtis JD. 1996. Survey of leaf anatomy, especially secretory structures, of tribe Caesalpinieae (Leguminosae, Caesalpinioideae). *Plant Systematics and Evolution* 200: 21-39.
- Lillie RD. 1948. *Histopathologic technic*, The Blakinson Company, Philadelphia.
- Lima HC. 1989. Tribo Dalbergieae (Leguminosae: Papilionoideae)- Morfologia dos frutos, sementes e plântulas e sua aplicação na sistemática. *Arquivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro* 30:1-42.
- Marinho CR, Oliveira RB, Teixeira SP. 2016. The uncommon cavitated secretory trichomes in *Bauhinia s.s.* (Fabaceae): the same roles in different organs. *Botanical Journal of the Linnean Society* 180: 104-122.
- Marquiafável FS, Ferreira MDS, Teixeira SP. 2009. Novel reports of glands in Neotropical species of *Indigofera* L. (Leguminosae, Papilionoideae). *Flora* 204:189-197.
- Martin JT, Juniper BE. 1970. *The Cuticles of Plants*, St. Martin's Press, New York.
- Matos DS, Leme FM, Dias ES, Arruda RCO. 2013. Anatomia foliar de três espécies de *Stylosanthes* SW. e sua associação com a composição e formação potencial de fitobezoares em bovinos. *Ciência Rural* 43:2049-2055.
- Matos EC, Paiva EAS. 2012. Structure, function and secretory products of the peltate glands of *Centrolobium tomentosum* (Fabaceae, Faboideae). *Australian Journal of Botany* 60:301-309.
- Mendes KR, Fortuna-Perez AP, Rodrigues TM. 2019. Leaflet anatomy of *Poiretia* Vent. (Leguminosae, Papilionoideae, Dalbergieae) with emphasis on internal secretory structures in support of taxonomy. *Flora* 26: 151484.
- Metcalf CR, Chalk L. 1950. *Anatomy of the Dicotyledons: leaves, stem, and wood in relation to taxonomy with notes on economic uses*. Oxford at The Clarendon Press, London.
- Metcalf CR. 1979. The leaf: general topography and ontogeny of the tissues. *In Anatomy of the dicotyledons. Systematic anatomy of the leaf and stem. Vol. 1.* (Metcalf CR, Chalk L, eds.). Clarendon Press, Oxford, p.63-75.
- Miller EV. 1938. *Plant Physiology*, McGraw Hill, New York.

- Monge S. 1995. Características epidérmicas de dicotiledóneas encontradas en las dietas de herbívoros de la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán (Santa Rosa, Mendoza). *Multequina* 4: 47-57.
- Morretes BL, Ferri MG. 1959. Contribuição ao estudo da anatomia das folhas de plantas do Cerrado. *Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo* 16: 5-70.
- Noguera SE, Jáuregui D. 2011. Anatomía foliar comparada y relaciones filogenéticas de 11 especies de Laeliinae con énfasis en *Brassavola* (Orchidaceae). *Revista de Biología Tropical* 59:1047-1059.
- Palermo FH, Teixeira SP, Mansano VF, Leite VG, Rodrigues TM. (2017). Secretory spaces in species of the clade Dipterygeae (Leguminosae, Papilionoideae). *Acta Botânica Brasílica* 31:374-381.
- Parveen SN. 2002. Foliar epidermal studies of Fabaceae- Faboideae. Doctoral thesis, Sri Krishnadevaraya University, India.
- Payne WW. 1978. A glossary of plant hair terminology. *Brittonia* 30(2):239-255.
- Pennington RT, Lavin M, Ireland H, Klitgaard B, Preston J, Hu J. 2001. Phylogenetic relationships of basal papilionoid legumes based upon sequences of the chloroplast *trnL* intron. *Systematic Botany* 26:537-556.
- Percy OD, Santa SJI. 1976. El patrón estomático paracítico em Leguminosae (1). *Actualidades Biológicas* 5(18):80-87.
- Pérez CV, Cambi V. 2016. Caracteres epidérmicos de especies xero-halófilas: ¿es el ambiente el principal factor determinante? *Lilloa* 53:282-298.
- Pérez CV, Cambi VN. 2014. Ocurrencia de caracteres anatómicos funcionales foliares y caulinares en 35 especies xero-halófilas. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 49:347-359.
- Petit L. 1887. Le pétiole de Dicotylédones au point de vue de l'anatomie comparée et de la taxinomie. *Mémoires de la Société des Sciences Physiques et Naturelles de Bordeaux* 3:217-404.

- Pinto RB, Lusa MG, Mansano VF, Tozzi AMGA, Mayer JLS. 2018. Morphoanatomy of the leaflets of the *Hymenaea* clade (Fabaceae: Detarioideae) reveals their potential for taxonomic and phylogenetic studies. *Botanical Journal of the Linnean Society* 187:87-98.
- Pirie MD, Klitgaard BB, Pennington RT. 2009. Revision and Biogeography of *Centrolobium* (Leguminosae - Papilionoideae). *Systematic Botany* 34:345-359.
- Polhill RM. 1981. Dalbergieae. *In* *Advances in Legume Systematics, Part 1* (Polhill RM, Raven PH, eds.). Royal Botanic Gardens, Kew, p.233-242.
- Polhill RM. 1981b. Papilionoideae. *In* *Advances in legume systematics, Part 1* (Polhill RM, Raven PH, eds.). Royal Botanic Gardens, Kew, p.191-208.
- Ponessa GI, Zenoff AM, Parrado MF, Moreno H. 1998. Morfoanatomía y composición lipídica en hojas de *Sapindus saponaria* L. (Sapindaceae) y *Tipuana tipu* (Benth.) O. Kunth. (Leguminosae). *Lilloa* 39:137-146.
- Potgieter MJ, Wessels DCJ. 1998. The anatomy and morphology of petioles and leaflets of *Hardwickia mopane* (Leguminosae: Caesalpinioideae). *South African Journal of Botany* 64: 281-289.
- Radford AE, Dickison WC, Massey JR, Bell CR. 1974. *Vascular plant systematics*. Harper & Row Publishers, New York.
- Ragonese AM. 1969. Anatomía del género *Adesmia* (Leguminosae). *Darwiniana* 15 (1-2):150-182.
- Reed EL. 1924. Anatomy, embryology, and ecology of *Arachis hypogea*. *Botanical Gazette* 78:289-310.
- Rezende MH, Cardoso LA, Vannucci AL. 1994. Morfologia e anatomia foliar da *Bauhinia curvula* Benth. (Leguminosae-Caesalpinioideae). *Acta Botânica Brasilica* 8: 19-34.
- Rocha RA. 2015. Revisão sistemática de quatro espécies *Incertae sedis* do gênero *Arachis* (Fabaceae). Dissertação de mestrado, Universidade de Brasília, Brasília.
- Rosati VR. 1991. Caracteres epidérmicos foliares de valor diagnóstico en la identificación de plantas leñosas del Chaco occidental. *Agriscientia* 8:41-53.
- Roth I. 1984. *Stratification of tropical forests as seen in leaf structure*, Junk Publishers, Boston.

- Rudd VE. 1981. Aeschynomeneae. *In* Advances in Legume Systematics, Part 1 (RM Polhill, PH Raven, eds.). Royal Botanic Gardens, Kew, p.347-354.
- Sartori ALB, Tozzi AMGA. 2002. Comparative leaflet anatomy in *Myrocarpus* Allemão, *Myroxylon* L.f. and *Myrospermum* Jacq. (Leguminosae - Papilionoideae - Sophoreae) species. *Botanical Journal of the Linnean Society* 140(3):249-259.
- Saslis-Lagoudakis CH, Chase MW, Robinson DN, Russell SJ, Klitgaard BB. 2008. Phylogenetics of Neotropical *Platymiscium* (Leguminosae: Dalbergieae): systematics, divergence times, and biogeography inferred from nuclear ribosomal and plastid DNA sequence data. *American Journal of Botany* 95:1270-1286.
- Saslis-Lagoudakis CH, Klitgaard BB, Forest F, Francis L, Savolainen V, Williamson EM, Hawkins JA. 2011. The use of phylogeny to interpret cross-cultural patterns in plant use and guide medicinal plant discovery: an example from *Pterocarpus* (Leguminosae). *PLoS ONE* 6(7): e22275.
- Silva GS. 2008. Contribuição a taxonomia do gênero *Arachis*; secção *Arachis* a luz do estudo de espécies e híbridos interespecíficos. Dissertação de mestrado, Universidade de Brasília, Brasília.
- Silva NF, Arruda RCO, Alves FM, Sartori ALB. 2018. Leaflet anatomy of the Dipterygeae clade (Faboideae: Fabaceae): evolutionary implications and systematics. *Botanical Journal of the Linnean Society* 187:99-117.
- Solereider H. 1908. Systematic anatomy of the Dicotyledons vol. II, Clarendon Press, Oxford.
- Stappen JV, De Laet J, López SG, Van Campenhout SV, Volckaert G. 2002. Phylogenetic analysis of *Stylosanthes* (Fabaceae) based on the internal transcribed spacer region (ITS) of nuclear ribosomal DNA. *Plant Systematics and Evolution* 234:27-51.
- Stappen JV, Marant S, Volckaert G. 2003. Molecular characterization and phylogenetic utility of the rDNA external transcribed spacer region in *Stylosanthes* (Fabaceae). *Theoretical and Applied Genetics* 107:291-298.
- Stuppy W. 2002. Seed characters and generic classification of Opuntioideae. *Succulent Plant Research* 6:25-58.
- Taia WK. 2004. Tribe Trifolieae: Evidence from seed characters. *Pakistan Journal of Biological Sciences*. 7:1287-1302.

- Teixeira SP, Castro MM, Tozzi AMGA. 2000. Secretory cavities and pellucid dots in leaflets of *Lonchocarpus* (Leguminosae, Papilionoideae, Millettieae). *Plant Systematics and Evolution* 221: 61-68.
- Tripathi S, Mondal AK. 2012. Taxonomic diversity in epidermal cells (stomata) of some selected anthophyta under the order Leguminales (Caesalpinaceae, Mimosaceae & Fabaceae) based on numerical analysis: A systematic approach. *International Journal of Science and Nature* 3(4):788-798.
- Tripathi D, Sahu TR. 1991. Trichome studies in *Cassia* Linn.: Structure distribution and taxonomic significance. *Journal Plant Anatomy Morphology* 5:13-18.
- Tucker SC, Rugenstein SR, Derstine K. 1984. Inflated trichomes in flowers of *Bauhinia* (Leguminosae: Caesalpinioideae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 88: 291-301.
- Uphof JC. 1962. Plant hairs. *In* *Handbuch Pflanzenanatomie* (Linsbauer K ed.). Berlin, Gebrüder Borntraeger, p.1-206.
- Valerio R, De Franco IG, Cumana LJ. 1998. Anatomía foliar comparada de dos subespecies de *Capparis flexuosa* L. (Capparidaceae). *Saber* 10:1-7.
- Vargas W, Fortuna-Perez AP, Lewis GP, Piva TC, Vatanparast M, Machado SR. 2018b. Ultrastructure and secretion of glandular trichomes in species of subtribe Cajaninae Benth (Leguminosae, Phaseoleae). *Protoplasma* 256(2):431-445.
- Vargas W, Machado SR, Lewis GP, Cândido ES, Vatanparast M, Fortuna-Perez AP. 2018. Revisiting the leaflet secretory structures in subtribe Cajaninae Benth. (Leguminosae, Phaseoleae). *International Journal of Plant Sciences* 179(9):000–000.
- Vargas W, Sartori ALB, Dias ES. 2015. Novelty in secretory structures and anatomy of *Rhynchosia* (Fabaceae). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 87(1):83-93.
- Veiga RFA, Corso GM, Curi PR. 1994. Aspectos da organografia e anatomia foliar do amendoim: genótipos SO-53 e SO-909. *Bragantia* 53:1-17.
- Waldron RA. 1919. The peanut (*Arachis hypogaea*)- its history, histology, physiology, and utility. *Contributions From the Botanical Laboratory and the Morris Arboretum of the University of Pennsylvania* 4:301-338.

- Wang CT, Wang XZ, Tang YY, Chen DX, Cui FG, Zhang JC, Yu SL. 2011. Phylogeny of *Arachis* based on internal transcribed spacer sequences. *Genetic Resources and Crop Evolution* 58:311-319.
- Watson L. 1981. An automated system of generic descriptions for Caesalpinioideae, and its application to classification and key-making. *In* *Advances in legume systematics, Part 2-2* (Polhill RM, Raven PH, eds). Royal Botanic Gardens, Kew, p.65-80.
- Weigend M. 2003. Loasaceae. *In* *The families and genera of vascular plants, vol. 6* (Kubitzki K, Bayer C, eds.). Springer, Berlin, Germany, p.239-254.
- Weyland HB. 1968. Studies on foliar venation patterns in the Papilionoideae (Leguminosae). Doctoral thesis, Iowa State University, Iowa.
- Wojciechowski MF, Lavin M, Sanderson MJ. 2004. A phylogeny of Legumes (Leguminosae) based on analysis of the plastid *matk* gene resolves many well-supported subclades within the family. *American Journal of Botany* 91(11):1846-1862.
- Zaccaro MMC. 1974. Caracteres epidérmicos de algunas especies de *Adesmia* (Leguminosae). *Darwiniana* 18:489-510.
- Zindler-Frank E. 1987: Calcium oxalate crystals in legumes. *In* *Advances in legume systematics, Part 2-3* (Stirton CH, ed.). Royal Botanic Gardens, Kew, p.279-316.
- Zoric L, Merkulov L, Lukovic J, Boza P, Polic D. 2009. Leaf epidermal characteristics of *Trifolium* L. species from Serbia and Montenegro. *Flora* 204:198-209.

Tabela 1. Lista de espécies e espécimes analisados do grupo principal do clado *Pterocarpus*.

* Espécimes coletados.

Espécie	Nº de coletor	Voucher	Pais
<i>Acosmium cardenasii</i> H.S. Irwin & Arroyo	G.A. Damasceno Junior 5348	CGMS 52596	Brasil
	G.A. Damasceno Junior 5352	CGMS 52600	Brasil
	Humberto de Miranda Bastos s.n.	RB 73766	Brasil
<i>Acosmium diffusissimum</i> (Mohlenbr.) Yakovlev	H.P. Bautista, O.A. Salgado 846	MG 114168	Brasil
	M. Magalhães 6040	IAN 107600	Brasil
<i>Acosmium lentiscifolium</i> Schott	D.A.F. 50	MG 100869	Brasil
	J.G. Kuhlmann s.n.	UEC 159801	Brasil
	H.C. de Lima 2876	RB 286950	Brasil
<i>Centrolobium microchaete</i> (Mart. ex Benth.) H.C.Lima	T.N. Guedes 542	IAN 97034	Brasil
	G. Hatschbach et al. 46089	RB 231377	Brasil
	H.C. de Lima, S.M. Faria 5361	RB 383971	Brasil
<i>Centrolobium paraense</i> Tul.	A. Gentry 10306	MG 73071	Venezuela
	IRC/RCC 836	RB 283379	Brasil
	D.M. Tourinho s.n.	RB 353763	Brasil
<i>Centrolobium robustum</i> (Vell.) Mart. ex Benth.	J.H. Kirkbride, M.C. García 3581	MG 0148698	Brasil
<i>Centrolobium sclerophyllum</i> H.C.Lima	H.S. Irwin et al. 31238	IAN 138881	Brasil
	H.C. de Lima et al. 6510	UEC 158216	Brasil
	C. Toledo Rizzini, A. de Mattos Filho 1557	RB 220918	Brasil
<i>Centrolobium tomentosum</i> Guillem. ex Benth.	L.M. Carreira 3469	MG 216092	Brasil
	Robson D. Ribeiro et al. 607	RB 421953	Brasil
	Sérgio Miana de Faria 713	RB 307875	Brasil
<i>Centrolobium yavizanum</i> Pittier	J. Zaricchi et al. 4957	RB 271774	Colômbia
<i>Cranocarpus martii</i> Benth.	S.M. de Faria 346	RB 289403	Brasil
	G.C. Pereira Pinto, M.P.M. Lima s.n.	RB 371167	Brasil
<i>Cranocarpus mezii</i> Taub.	R.P. Belém, M. Magalhães 856	IAN 119057	Brasil
	H.S. Brito, S.G. da Vinha 148	RB 247773	Brasil
	L. Kollmann, A.P. Fontana 11365	RB 479469	Brasil
<i>Etaballia dubia</i> (Kunth) Rudd	M.C. Silva, C. Rosário 3995	IAN 157135	Brasil
	B.A. Krukoff 6215	IAN 39565	Brasil
	R.P. Salomão 1095	MG 185322	Brasil
<i>Grazilodendron rio-docensis</i> H.C. Lima	Robson D. Ribeiro et al. 665	RB 427686	Brasil
	D.A. Folli 7127	RB 646516	Brasil
	H.C. de Lima et al. 7473	RB 542800	Brasil
<i>Paramachaerium ormosioides</i> (Ducke) Ducke	N.A. Rosa et al. 5459	MG 140136	Brasil
	J.M. Poole 1851	MG 79063	Brasil
	R.L. Fróes 27976	IAN 74781	Brasil
<i>Paramachaerium schomburgkii</i> (Benth.) Ducke	A. Ducke 1349	IAN 10828	Brasil
	J.G. Kuhlmann 236	RB 2980	Brasil
<i>Platypodium elegans</i> Vogel	M.R. Sigris et al. s.n.	CGMS 8386	Brasil
	G.P. Luz et al. 2	CGMS 54798	Brasil
	P.J. da Rosa s.n.	IAN 103918	Brasil
<i>Tipuana tipu</i> (Benth.) Kuntze	C.A. Conceição 2908	CGMS 05181	Brasil
	J.V. González 623*	CGMS 75378	Brasil
	J.V. González 621*	CGMS 75379	Brasil

Tabela 2. Características morfo-anatômicas foliolares avaliadas em táxons do clado *Pterocarpus*.

VARIÁVEIS QUALITATIVAS
1. Forma das células epidérmicas: quadrangular, retangular, hexagonal, poligonais
2. Contorno parede das células epidérmicas: reta, onduladas, sinuosa
3. Tipo de epiderme: uniestratificada, multiestratificada
4. Epiderme papilosa: ausente, presente
5. Distribuição epiderme papilosa: nervura e margem, margem, todas superfícies
6. Cutícula: ausente, presente
7. Distribuição da cutícula: adaxial, abaxial, ad/ab
8. Camada subepidérmica abaxial: ausente, presente
9. Subdivisões das células epidérmicas: ausente, presente
10. Tipo de tricoma simples: ausente, tricoma simples multicelular uniseriado, tricoma âncora, tricoma cônico
11. Distribuição dos tricomas simples: adaxial, abaxial, ad/ab
12. Número de células basais tricomas simples uniseriado: uma, duas, \geq três
13. Ornamentação dos tricomas simples uniseriado: ausente, célula terminal, célula basal
14. Tipo de tricoma glandular: ausente, tricoma secretor cavitado, tricoma de base bulbosa
Distribuição dos tricomas glandulares: adaxial, abaxial
15. Tipo estrutura secretora: ausente, idioblastos, células mucilaginosas, falsa cavidade secretora
16. Localização das estruturas secretoras: nervura principal, região intercostal, margem
17. Subdivisões das células epidérmicas: ausente, presente
18. Tipo de estômato: anomocítico, anisocítico, paracítico, ciclocítico
19. Localização dos estômatos: hipostomática, anfiestomática
20. Organização do mesofilo: homogêneo, heterogêneo
21. Tipo de mesofilo: dorsiventral, isobilateral
22. Contorno da margem: aguda, afunilada, curvada, truncada, arredondada
23. Cristais: ausente, drusa, monocristal
24. Localização dos cristais: nervura principal, região intercostal, margem
25. Tipo de colênquima: angular, anular, lamelar, lacunar
26. Distribuição do colênquima: abaxial, ad/ab
27. Organização do esclerênquima nervura principal: bainha completa, bainha parcial, prolongação adaxial
28. Bainha esclerenquimática na margem: ausente, presente
29. Tipo do feixe vascular: colateral fechado, colateral aberto, bicolateral
30. Contorno do feixe vascular principal: circular, oval, cordiforme, reniforme
31. Configuração do feixe vascular principal: único feixe, várias unidades
32. Relevo epidérmico nervura principal: lig. côncavo, côncavo, lig. convexo, convexo, retilíneo
33. Projeções na nervura principal: ausente, presente
34. Contorno da nervura principal: circular, ovada, quadrada, “V”, cônica, irregular

Tabela 3. Características morfo-anatômicas da lâmina foliolar das espécies neotropicais do grupo principal do clado *Pterocarpus*.

	Caráter	<i>Acosmium cardenasii</i>	<i>Acosmium diffusissimum</i>	<i>Acosmium lentiscifolium</i>	<i>Centrolobium microchaete</i>	<i>Centrolobium paraense</i>	<i>Centrolobium robustum</i>	<i>Centrolobium sclerophyllum</i>	<i>Centrolobium tomentosum</i>	<i>Centrolobium yavizanum</i>
Epiderme	Contorno cel. epidérmicas	Reto/ondulado	Reto/ondulado	Sinuoso	Reto/ondulado	Reto/ondulado	Reto/ondulado	Reto/ondulado	Reto/ondulado	Reto/ondulado
	Epiderme papilosa	M/NP	M/NP	M/NP	M/NP	M/NP	M/NP	M/NP	M/NP	M/NP
	Contorno da margem	Arredondada	Curvada	Arredondada	Arredondada	Afunilada	Curvada	Arredondada	Curvada	Curvada
	Relevo epidérmico NP	Reto	Lig. convexo	Convexo	Reto	Lig. convexo	Lig. convexo	Lig. convexo	Lig. convexo	Convexo
	Nº cel. basais TUn	Duas	Duas	Duas	≥ três	≥ três	≥ três	≥ três	≥ três	≥ três
	Tipo de tricoma simples	TUn	TUn	TUn	TUn	TUn	TUn	TUn	TUn	TUn
	Tipo de tricoma glandular	-	-	-	Tcav	Tcav	Tcav/TBb	Tcav	Tcav/TBb	Tcav/TBb
	Distribuição tricoma gland.	-	-	-	Ab	Ab	Ab/ad	Ab	Ab/ad	Ab/ad
	Ornamentação TUn	Cél. terminal	Cél. terminal	Cél. terminal	-	-	Cél. basal	-	Cél. basal	Cél. basal
	Localização estômatos	Hip	Hip	Hip	Hip	Hip	Hip	Hip	Hip	Hip
	Tipo de estômatos	Pa, Ci, Ani	Pa, Ci, Ano, Ani	Pa, Ci	Pa	Pa	Pa	Pa	Pa	Pa
	Cristais	-	-	-	-	-	-	+	+	-
	Mesofilo	Feixe vascular principal	Único	Único	Único	Único	Único	Único	Único	Único
Contorno feixe vascular		Circular	Circular	Circular	Cordiforme	Circular	Circular	Circular	Circular	Oval
Contorno nervura principal		Circular	Circular	Circular	Quadrada	Oval	Oval	Oval	Oval	Quadrada
Camada subepidérmica ab.		-	-	-	-	-	+	+	+	-
Organização esclerênquima NP		Bainha completa	Bainha completa	Bainha completa	Bainha completa	Bainha completa	Bainha completa	Bainha completa	Bainha completa	Bainha completa
Bainha esclerênquima margem		-	-	-	-	-	-	-	-	-
Colênquima abaxial NP		-	-	-	-	-	-	-	-	-
Projeções NP		-	-	-	+	+	+	+	+	+
Tipo estrutura secretora		Cél. mucilag..	Cél. mucilag.	Cél. mucilag.	Idioblasto	Idioblasto	Id/Cél. mucilag/ Falsa cav.	Id/Falsa cav.	Id/Falsa cav.	Idioblasto
Subdivisões cél. epidérm.		+	-	-	-	-	-	-	-	-
Local. estrutura secretora		-	-	-	NP	NP	NP	NP	NP	NP
Cristais		+	-	-	-	-	-	-	-	-

NP-nervura principal, M-margem, TUn-tricoma simples uniseriado, (+) presente, (-) ausente, Lig.-ligeiramente, Pa-paracítico, Ci- ciclocítico, Ano-anomocítico, Ani-anisocítico, Tcav-tricoma secretor cavitado, TBb-tricoma base bulbosa, Hip-hipostomática, Anf-anfiestomática, Ab/ad- abaxial/adaxial, Id-idioblasto.

	Caráter	<i>Cranocarpus martii</i>	<i>Cranocarpus mezii</i>	<i>Etaballia dubia</i>	<i>Grazilodendron rio-docensis</i>	<i>Paramachaerium ormosioides</i>	<i>Paramachaerium schomburgkii</i>	<i>Platypodium elegans</i>	<i>Tipuana tipu</i>
Epiderme	Contorno cél. epidérmicas	Sinuoso	Sinuoso	Reto/ondulado	Sinuoso	Reto/ondulado	Reto/ondulado	Reto/ondulado	Reto/ondulado
	Epiderme papilosa	M/NP	M/NP	M	M/NP	M/NP	M/NP	M/NP	Todas superficies
	Contorno da margem	Curvada	Arredondada	Lig. curvada	Lig. curvada	Lig. curvada	Arredondada	Afunilada	Arredondada
	Relevo epidérmico NP	Convexo	Convexo	Lig. convexo	Lig. côncavo	Côncavo	Lig. côncavo	Lig. convexo	Reto
	Nº cel. basais TUn	Duas	Duas	≥ três	Duas	Uma	Uma	Duas, ≥ três	Duas
	Tipo de tricoma simples	T. âncora/cônico, TUn	T. âncora/cônico, TUn	TUn	TUn	TUn	TUn	TUn	TUn
	Tipo de tricoma glandular	-	-	-	-	-	-	-	-
	Distribuição tricoma gland.	-	-	-	-	-	-	-	-
	Ornamentação TUn	-	-	Cél. terminal	Cél. terminal/basal	Cél. terminal	Cél. terminal/basal	Cél. terminal	Cél. terminal/basal
	Localização estômatos	Hip	Hip	Hip	Hip	Hip	Hip	Hip	Anf
	Tipo de estômatos	Pa	Pa	Pa, Ci	Pa, Ci, Ano	Pa, Ci	Pa, Ci	Pa, Ano, Ani	Pa, Ano
	Cristais	+	+	-	-	-	-	-	+
	Mesofilo	Feixe vascular principal	Várias unidades	Único	Único	Várias unidades	Único	Único	Único
Contorno feixe vascular		Circular	Reniforme	Cordiforme	Circular	Reniforme	Circular	Circular	Cordiforme
Contorno NP		Circular	Circular	Circular	Oval	Circular	Oval	Circular	Circular
Camada subepidérmica ab.		+	-	+	+	+	+	-	+
Organização esclerênquima NP		Bainha parcial ext.	Bainha completa ext.	Bainha completa	Bainha completa	Bainha completa ext.	Bainha completa	Bainha completa	Bainha completa ext.
Bainha esclerênquima margem		-	+	-	-	-	-	-	-
Colênquima abaxial NP		-	+	-	-	-	-	-	+
Projeções NP		+	+	+	+	+	+	-	-
Tipo estrutura secretora		Idioblasto	-	Id/Falsa cav.	Id/Falsa cav.	Id/C. mucilag.	Id/C. mucilag.	-	Id/C. mucilag.
Subdivisões cél. epidérm.		-	-	-	-	-	-	-	-
Local. estrutura secretora		RI	-	RI	RI	RI	RI	-	RI
Cristais		-	-	-	+	+	+	+	+

NP-nervura principal, M-margem, TUn-tricoma simples uniseriado, Hip-hipostomática, Anf-anfiestomática, Ab/ad- abaxial/adaxial, (+) presente, (-) ausente, Pa-paracítico, Ci-ciclocítico, Ano-anomocítico, Ani-anisocítico, Lig.-ligeiramente, RI-região intercostal, ext-extendida.

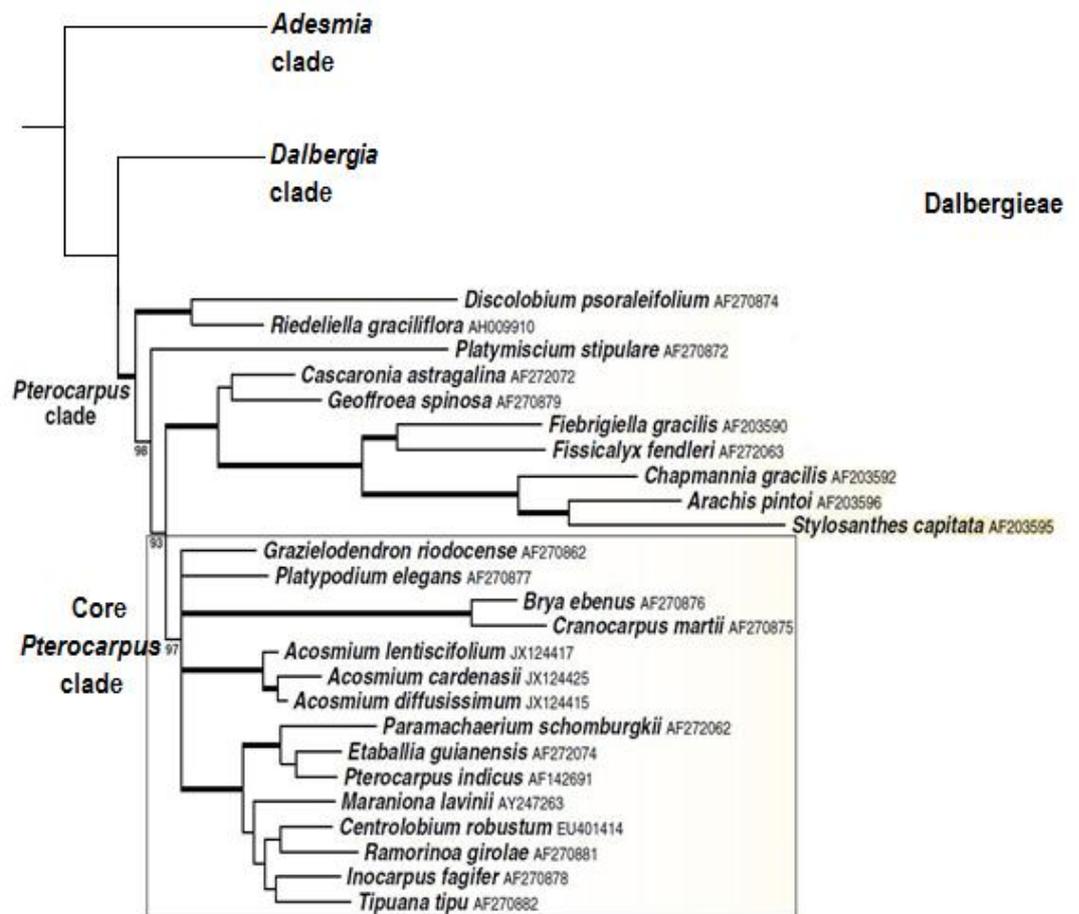


Figura 1. Classificação da tribo Dalbergieae s. s. (Cardoso et al. 2013) com destaque para o clado *Pterocarpus* e o grupo principal.

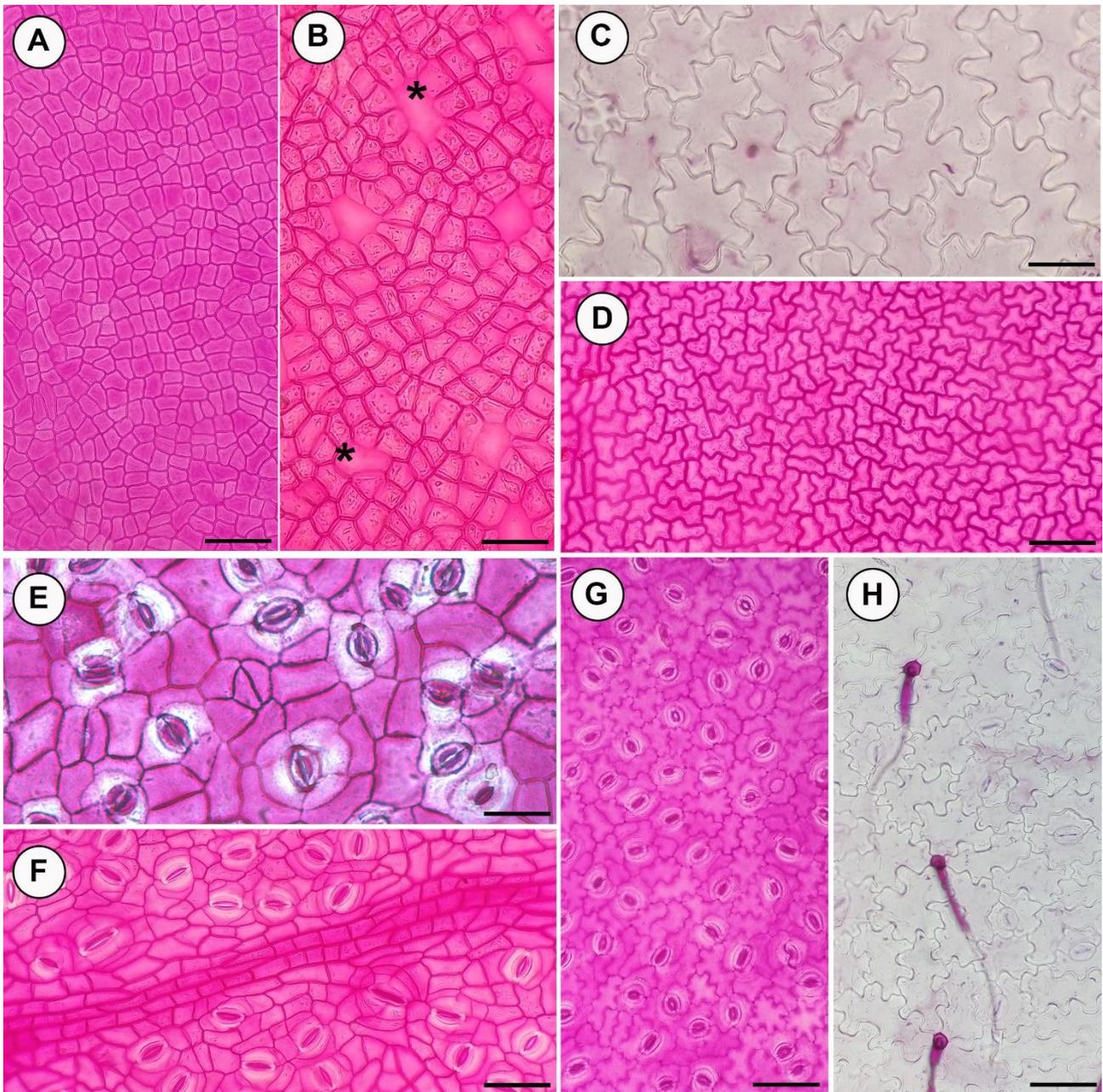


Figura 2. Epiderme foliolar em vista frontal de espécies do clado *Pterocarpus* (Leguminosae, Dalbergieae). A-D. Face adaxial da lâmina foliolar mostrando o contorno da parede celular reto a ondulado em: A. *Etaballia dubia*. e B. *Paramachaerium ormosioides*, células mucilaginosas (*). Contorno sinuoso em: C. *Cranocarpus mezii*. e D. *Grazilodendron rio-docensis*. E-H. Face abaxial da lâmina foliolar mostrando o contorno da parede celular reto a ondulado e diferentes tipos de estômatos em: E. *Acosmium difusissimum*. e F. *Paramachaerium ormosioides*. Contorno sinuoso em: G. *Acosmium lentiscifolium*. e H. *Cranocarpus mezii*. A-F: Barra 50 µm.

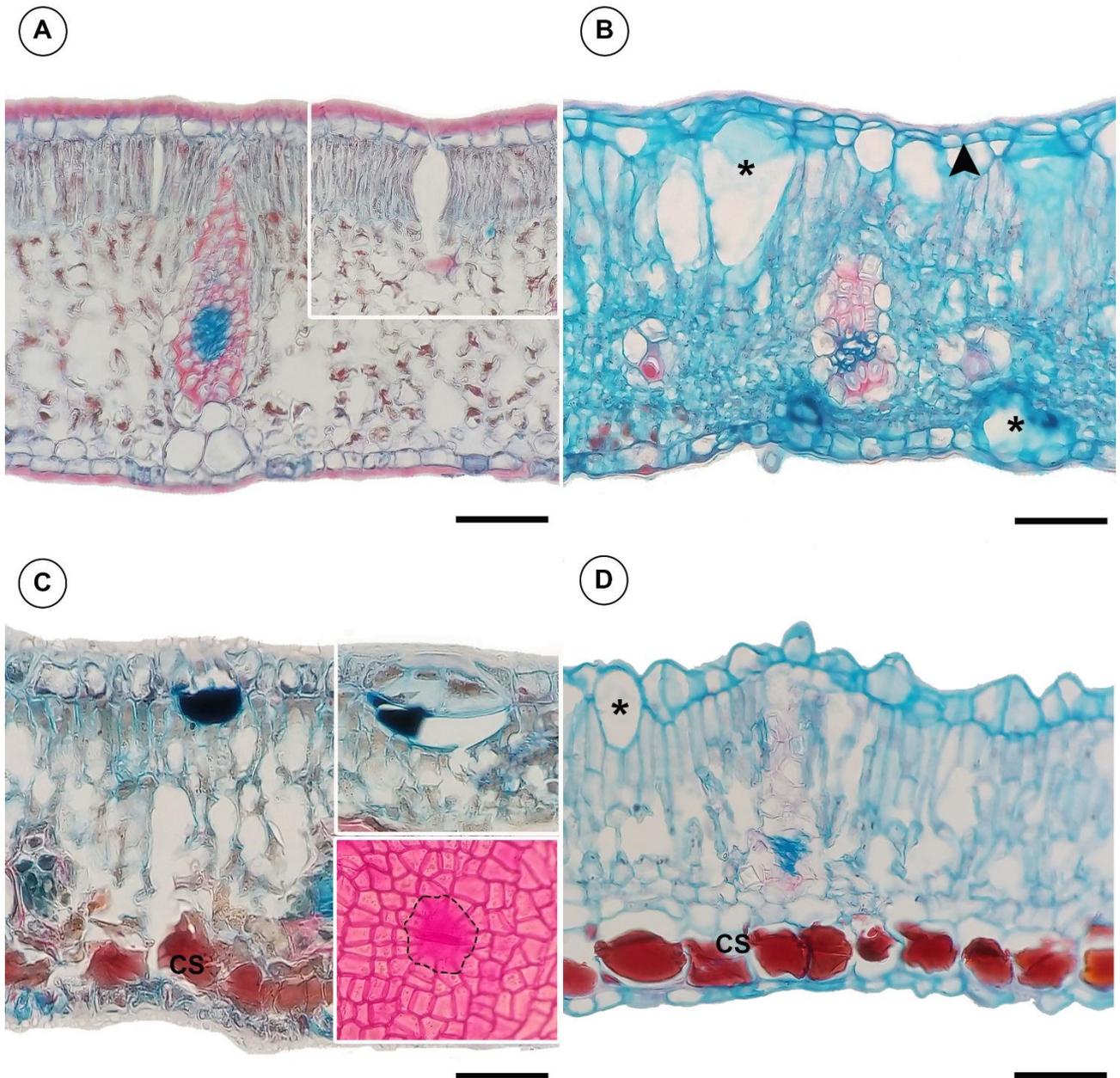


Figura 3. Secção transversal da região intercostal dos folíolos de espécies do clado *Pterocarpus* (Leguminosae, Dalbergieae). A. *Etaballia dubia* mostrando mesofilo dorsiventral, cutícula espessa e detalhe do idioblasto subepidérmico. B. *Acosmium cardenasii*, mostrando células mucilaginosas (*), subdivisões das células epidérmicas (ponta de seta) e feixe vascular secundário. C. *Paramachaerium shomburgkii*, mostrando camada subepidérmica (CS), célula mucilaginosa incluindo o detalhe e célula reniforme em vista frontal. D. *Tipuana tipu* mostrando mesofilo dorsiventral, epiderme papilosa, células mucilaginosas (*), e camada subepidérmica (CS) na face abaxial. A-D: Barra 50 µm.

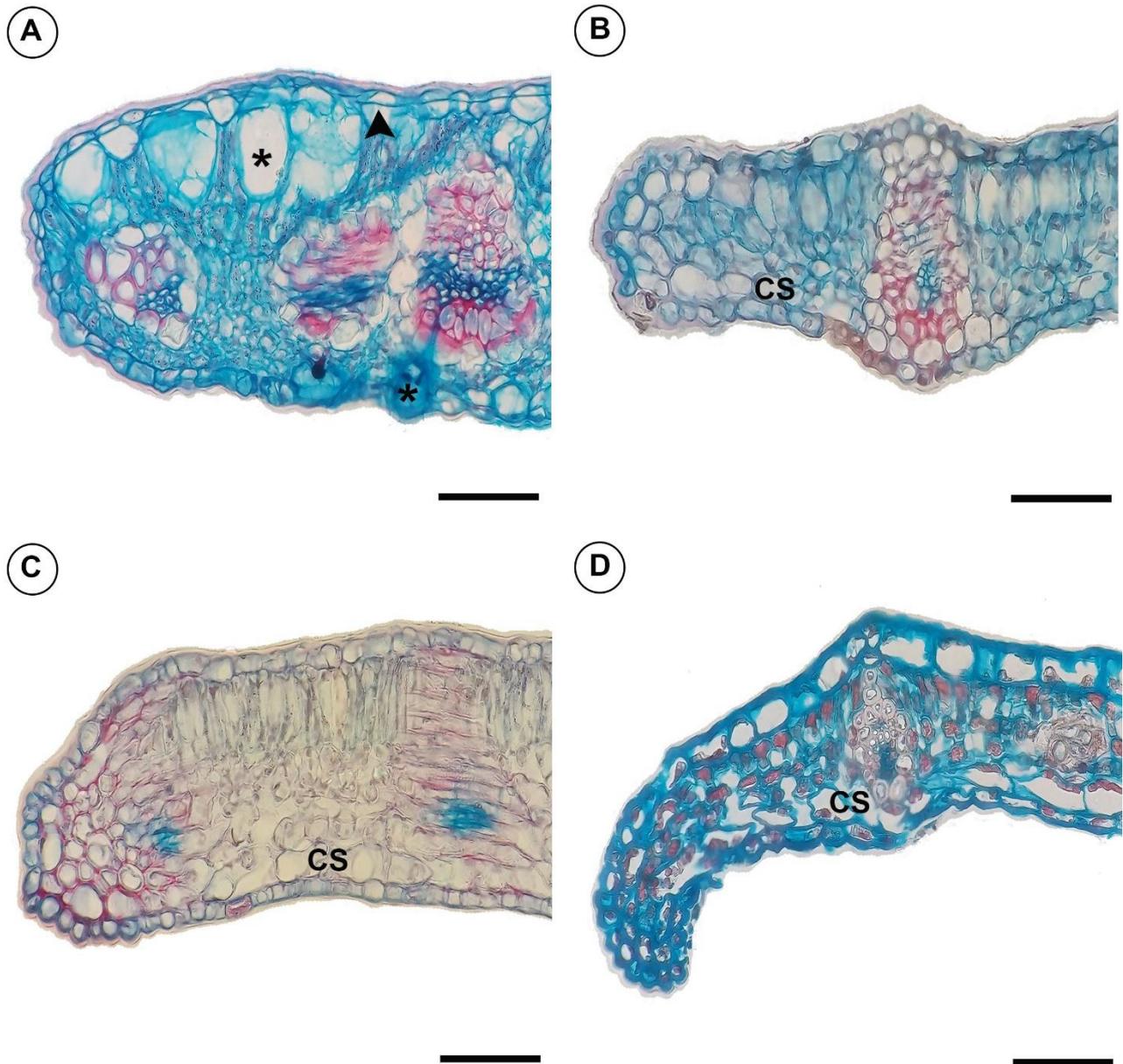


Figura 4. Secção transversal da margem dos folíolos de espécies do clado *Pterocarpus* (Leguminosae, Dalbergieae). A. Arredondada em *Acosmium cardenasii*, células mucilaginosas (*), subdivisões das células epidérmicas (ponta de seta) e feixes vasculares secundários. B. Afunilada em *Centrolobium paraense*, mostrando camada subepidérmica (CS) e feixe vascular secundário. C. Levemente curvada para baixo em *Grazielodendron rio-docensis*, mostrando camada subepidérmica (CS). D. Curvada para baixo em *Cranocarpus martii*, mostrando camada subepidérmica (CS) e feixe vascular. A-D: Barra 50 µm.



Figura 5. Secção transversal da nervura principal dos folíolos de espécies do clado *Pterocarpus* (Leguminosae, Dalbergieae), ilustrando o relevo epidérmico adaxial na nervura principal e as formas do sistema vascular e o contorno da nervura principal. A. *Cranocarpus martii* mostrando relevo epidérmico adaxial convexo e as unidades vasculares. B. *Grazilodendron rio-docensis*, mostrando relevo epidérmico adaxial ligeiramente côncavo, feixe vascular central com bainha esclerenquimática e epiderme papilosa (ponta de seta). C. *Paramachaerium ormosioides*, evidenciando relevo epidérmico adaxial côncavo, feixe vascular central reniforme com idioblastos e epiderme papilosa (ponta de seta). D. *Tipuana tipu*, evidenciando relevo epidérmico adaxial retilíneo, feixe vascular central cordiforme e extensão adaxial das fibras esclerenquimáticas. E. *Centrolobium tomentosum*, mostrando relevo epidérmico adaxial ligeiramente convexo, feixe vascular central com idioblastos e nervura principal com projeções epidérmicas. F. *Centrolobium yavizanum*, mostrando feixe vascular central ovóide com idioblastos e nervura principal com projeções epidérmicas. A-F: Barra 100 µm.

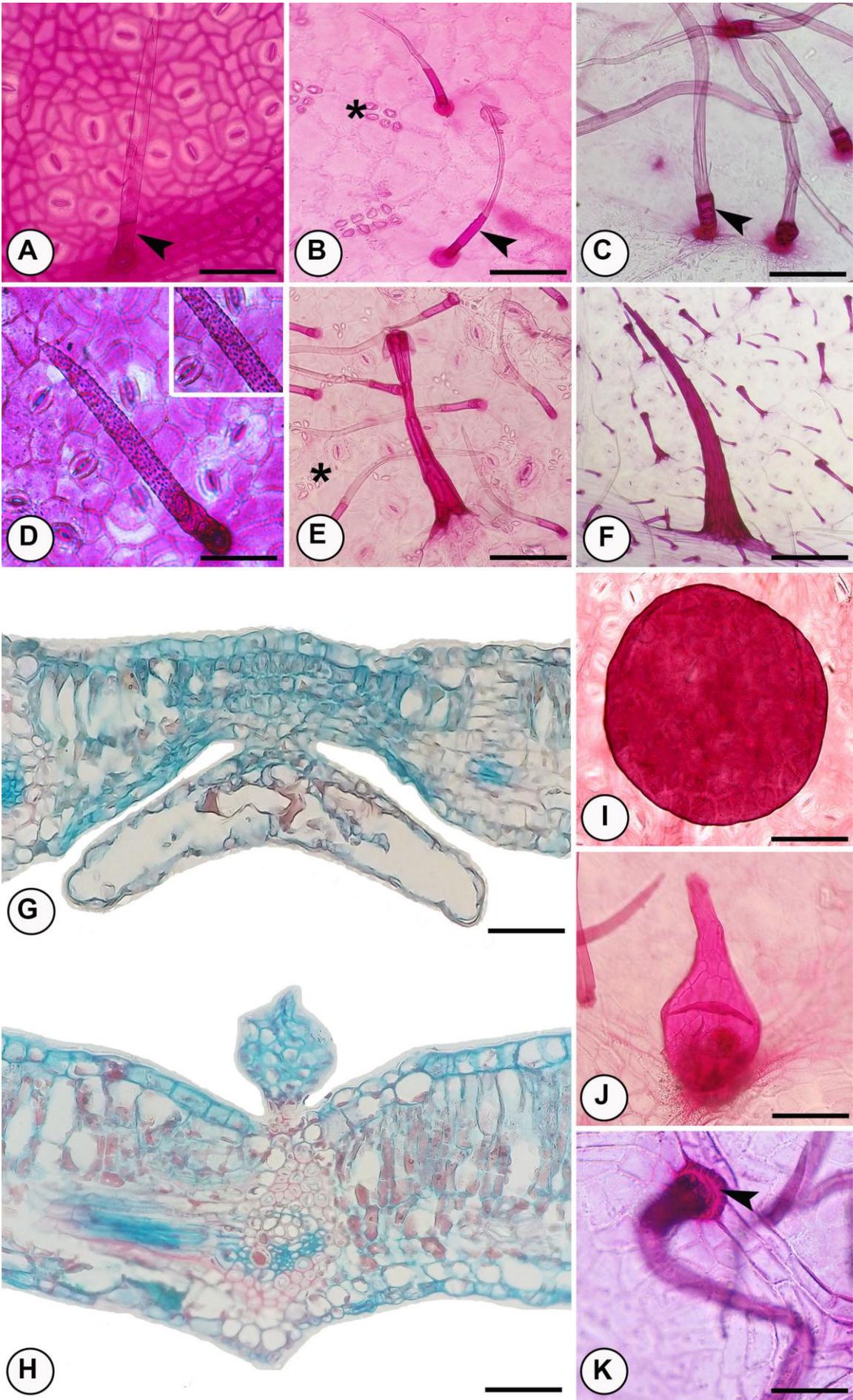


Figura 6. Epiderme foliolar de espécies do clado *Pterocarpus* (Leguminosae, Dalbergieae). A-F e I-K vista frontal. G, H secção transversal. A. *Paramachaerium ormosioides* evidenciando tricoma simple multicelular unisseriado com uma célula basal (ponta de seta). B. *Cranocarpus mezii* mostrando tricoma simple multicelular unisseriado com duas células basais (ponta de seta) e cristais (*). C. *Centrolobium tomentosum* mostrando tricoma simple multicelular unisseriado com três células basais (ponta de seta). D. Tricoma simple multicelular unisseriado com ornamentação granulosa na célula terminal em *Acosmium cardenasii*, mostrada em detalhe. E. Tricoma multicelular em forma de âncora em *Cranocarpus martii* evidenciando cristais (*). F. Tricoma multicelular cônico em *Cranocarpus mezii*. G. e I. Tricoma glandular peltado em *Centrolobium paraense* seção transversal e vista frontal, respectivamente. H. e J. Tricoma glandular piriforme em *Centrolobium tomentosum*, seção transversal e vista frontal, respectivamente. K. Tricoma simples multicelular unisseriado com célula da base ornamentada (ponta de seta) em *Centrolobium tomentosum*. A-K: Barra 50 µm.