



UNIVERSIDADE FEDERAL DA BAHIA
INSTITUTO DE BIOLOGIA
BACHARELADO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

**Diversidade micromorfológica da lâmina foliar do clado
Bowdichia-Leptolobium (Leguminosae-Papilionoideae)**

Fernanda Nascimento dos Santos

Trabalho de Conclusão do Curso
apresentado ao Instituto de Biologia
da Universidade Federal da Bahia
como exigência para obtenção do grau
de Bacharel em Ciências Biológicas

Salvador, BA
2023



UNIVERSIDADE FEDERAL DA BAHIA
INSTITUTO DE BIOLOGIA
BACHARELADO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Diversidade micromorfológica da lâmina foliar do clado Bowdichia-Leptolobium (Leguminosae-Papilionoideae)

Fernanda Nascimento dos Santos

Trabalho de Conclusão do Curso
apresentado ao Instituto de Biologia
da Universidade Federal da Bahia
como exigência para obtenção do grau
de Bacharel em Ciências Biológicas

Orientadora: M.Sc. Cássia Cristina Sacramento
Coorientador: Prof. Dr. Domingos Cardoso.

Salvador, BA
2023

Banca examinadora

Data da defesa: 12 de julho de 2023

M.Sc. Cássia Cristina Sacramento Silva
Orientadora

Profa. Dra. Jamile Fernandes Lima
Governo do Estado da Bahia
Universidade Federal da Bahia

M.Sc. Bárbara Passos da Silva Oliveira
Universidade Federal da Bahia

Agradecimentos

À Deus pela força e saúde para continuar e finalizar este ciclo, mesmo quando tudo parecia não fazer mais sentido, seja pelos diversos ataques à ciência e a Universidade ou pelas incertezas causadas pela pandemia.

Aos meus pais, José Messias e Janete, por toda dedicação e apoio todos esses anos, que desde a pré-escola sempre foram muito participativos, sem eles nada disso seria possível.

À minha vó dona Tina, por me abençoar a cada saída de casa, para aula ou para campo.

À Cássia, por toda orientação, puxões de orelha, direcionamento neste trabalho e incentivo em cada etapa.

Ao meu amor, Yuri, por toda paciência e incentivo nesse período, por segurar minha mão e me fazer acreditar que eu era capaz.

À minha prima Ilma, por influenciar a cursar o ensino superior, por sempre se interessar pelas coisas que eu aprendi no curso.

Aos meus amigos, em especial Minha Duplinha, ao Meu Quarteto, ao Coletivo e ao Sótão por deixarem o período da graduação mais leve, por viverem comigo experiências ótimas e por compartilharem boas memórias.

À minha querida amiga Adileiva (*in memoriam*) por sempre perguntar “E a facul?” pronta para ouvir os desabafos ou histórias sobre a graduação.

Aos coordenadores do LAVIM (Laboratório de Anatomia Vegetal e Identificação de Madeiras/IBIO-UFBA) pela disponibilidade do espaço, equipamentos e reagentes para o desenvolvimento deste estudo.

*“A vida não é fácil para nenhum de nós.
Mas e daí? Nós devemos ter persistência
e, acima de tudo, confiança em nós mesmos.
Devemos acreditar que somos talentosos em alguma coisa,
e que nossos objetivos podem ser alcançados.”*

Marie Curie

Resumo

Leguminosae ocupa a terceira posição em número de espécies e a segunda em importância econômica. Dentre as seis subfamílias em que suas espécies estão distribuídas, Papilionoideae se destaca contando com mais de 70% das espécies da família. A correta delimitação dos táxons tem recorrido a várias áreas do conhecimento biológico, porém, alguns grupos citados como filogeneticamente próximos, apresentam morfologia variada, como acontece com o clado Bowdichia, que representa uma das principais linhagens dentro do grande clado Genistoide e possui monofiletismo fortemente sustentado por dados moleculares. Enquanto as relações filogenéticas são bem sustentadas, existem dúvidas quanto à morfologia diversa observada dentro do clado, especificamente no subclado formado por pelos gêneros irmãos *Bowdichia* e *Leptolobium*. Os dados morfológicos e anatômicos são importantes ferramentas na busca pelo entendimento da evolução e delimitação de espécies e grupos taxonômicos. Neste sentido, esse trabalho se deu com a caracterização anatômica da estrutura foliar das espécies *Bowdichia nitida* Spruce ex Benth., *Bowdichia virgilioides* Kunth, *Leptolobium panamense* (Benth.) Sch. Rodr. & A.M.G. Azevedo e *Leptolobium tenuifolium* Vogel, além da indicação sobre os caracteres que os gêneros possuem separadamente ou em comum. Para a realização das análises foram feitos cortes paradérmicos e transversais da lâmina foliar, foi realizada reversão da herborização utilizando dissociação química através do método de FRANKLIN e as lâminas foram coradas com safranina hidroalcoólica, houve a preparação de lâminas de microscopia e elaboração de pranchas de fotografia para comparação. A análise da lâmina foliar dos gêneros *Bowdichia* e *Leptolobium* demonstrou que a anatomia deles não é tão diversa quanto sua morfologia, e que suas semelhanças podem ser reflexo de adaptações ambientais.

Palavras-chave: anatomia foliar, filogenia, caracteres, corte transversal, corte paradérmico.

Abstract

Leguminosae ranks third in terms of species number and second in economic importance. Among the six subfamilies in which its species are distributed, Papilionoideae stands out, accounting for over 70% of the family's species. Accurate delimitation of taxa has relied on various areas of biological knowledge. However, some groups that are phylogenetically close exhibit diverse morphology, such as the Bowdichia clade, which represents one of the main lineages within the large Genistoid clade and demonstrates strong monophyly supported by molecular data. While the connections are well-supported, there are doubts regarding the diverse morphology observed within the clade, specifically in the subclade composed by the sister genera *Bowdichia* and *Leptolobium*. Morphological and anatomical data are important tools in the search for understanding the evolution and delimitation of species and taxonomic groups. In this sense, this study aimed to characterize the leaf structure anatomy of the species *Bowdichia nitida* Spruce ex Benth., *Bowdichia virgilioides* Kunth, *Leptolobium panamense* Vogel, and indicate the characters that the genera possess separately or in common. For the analyses, sections of the leaf blade were made, microscopy slides were prepared, and photographic plates were produced for comparison. The analysis of the leaf blade of the genera *Bowdichia* and *Leptolobium* showed that their anatomy is not as diverse as their morphology, and their similarities may reflect environmental adaptations.

Key words: leaf anatomy, phylogeny, characters, transverse section, paradermal section.

SUMÁRIO

Introdução	8
Material e métodos	10
Amostragem dos táxons e coleta de material	10
Análises anatômicas	11
Secção paradérmica	11
Secção transversal	11
Elaboração de figuras	12
Resultados	13
Distribuição geográfica e características morfológicas	13
Variação anatômica foliar	15
Secção paradérmica	15
Secção transversal - Epiderme	19
Secção transversal - Nervura principal	23
Discussão	27
Considerações finais	33
Referências	34

Introdução

Entre as angiospermas, a família Leguminosae Adans., também conhecida como Fabaceae, ocupa a terceira posição em número de espécies e a segunda em importância econômica (LPWG, 2013, 2017). Com uma distribuição cosmopolita e uma enorme diversidade morfológica, fisiológica e ambiental (LEWIS et al., 2005; LPWG, 2013, 2017), essa família foi tradicionalmente dividida em três subfamílias: Caesalpinioideae, Mimosoideae e Papilionoideae. No entanto, atualmente, as espécies são classificadas em seis subfamílias: Duparquetioideae, Cercidoideae, Detarioideae, Dialioideae, Caesalpinioideae e Papilionoideae (LPWG, 2017).

Dentre essas subfamílias, Papilionoideae se destaca, contando com mais de 70% das espécies (cerca de 14.000 espécies e 503 gêneros) (LPWG, 2017). Esse grande número de espécies é acompanhado por uma heterogeneidade de formas, como diferentes hábitos (árvores, arbustos, subarbustos, ervas e lianas), tipos de frutos (legume e suas variações, como lomento, folículo, sâmara e drupa) (POLHILL, 1981; BARROSO et al., 1999; DOYLE et al., 2000) e morfologia floral (flores actinomorfas, pentâmeras, indiferenciadas, zigomorfas) (CARDOSO et al., 2012a; PENNINGTON et al., 2000).

Devido à notável pluralidade das leguminosas papilionadas, a correta delimitação dos táxons tem sido abordada de diversas maneiras, incluindo abordagens morfológicas, anatômicas, genéticas, ontogenéticas e bioquímicas. Os estudos realizados sobre as relações filogenéticas na subfamília têm avançado com dados moleculares (CARDOSO *et al.*, 2012a; RODRIGUES & TOZZI, 2012; RIBEIRO, 2017; SÃO-MATEUS, 2018; ARAÚJO, 2019), no entanto, alguns grupos apontados como filogeneticamente próximos apresentam morfologia variada. Estudos sobre as Papilionoideae parece ter avançado na área molecular, deixando lacunas no conhecimento da morfologia. Um exemplo da disparidade entre os achados moleculares e os achados morfológicos é o clado *Bowdichia* (**Fig. 1**). Este grupo representa uma das principais linhagens do grande clado Genistoide, com monofiletismo fortemente sustentado por dados moleculares, além de relações internas relativamente bem resolvidas (CARDOSO et al., 2012a). Apesar das conexões muito bem sustentadas, existem questionamentos sobre a morfologia

diversa observada no clado, mais especificamente o grupo irmão formado por *Bowdichia* Kunth e *Leptolobium* Vogel (**Fig. 1**), que embora molecularmente semelhantes apresentam morfologia floral e foliar discrepante (CARDOSO et al., 2012a).

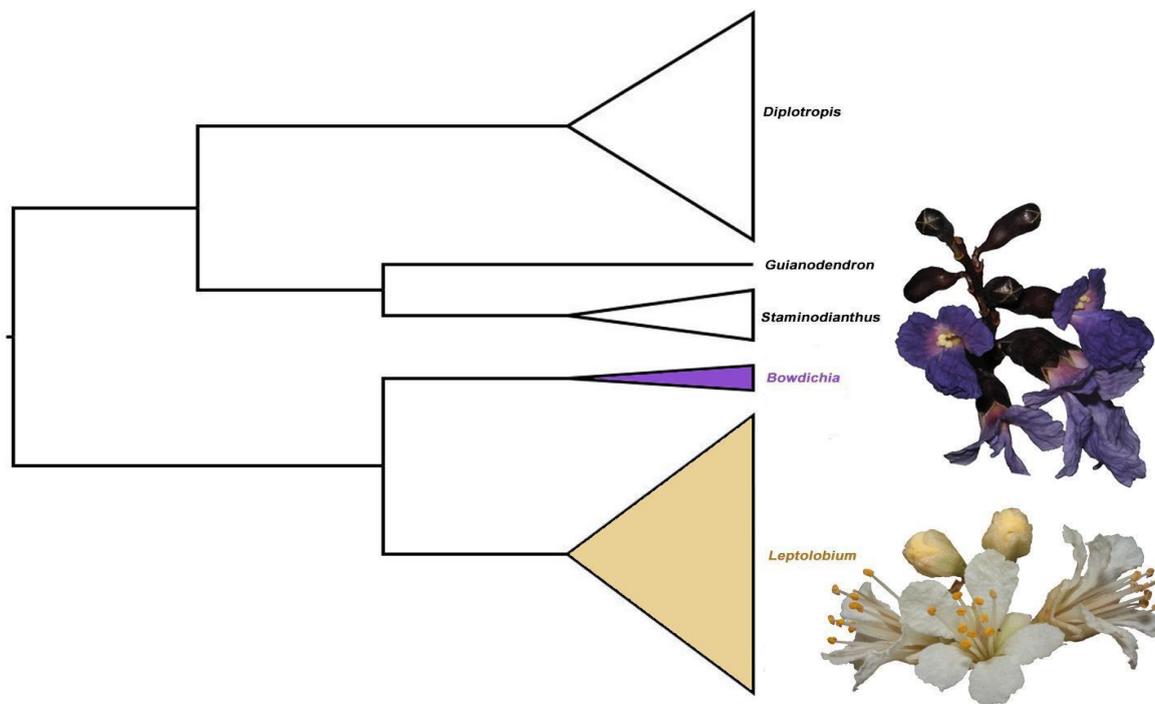


Figura 1: Representação da árvore filogenética do clado *Bowdichia* baseado em dados moleculares do DNA nuclear e plastidial publicados originalmente por CARDOSO et al. (2012). Terminais coloridos correspondem aos gêneros abordados neste trabalho: Roxo (*Bowdichia*), Bege (*Leptolobium*). Tamanho dos triângulos nos terminais é proporcional ao número de espécies dos gêneros: 2 espécies (*Bowdichia*); 12 espécies (*Leptolobium*).

Mesmo com o grande avanço do conhecimento sobre a filogenia molecular envolvendo os gêneros *Bowdichia* e *Leptolobium* (CARDOSO et al., 2012a), dados sobre a perspectiva da diversidade morfológica são encontrados com dificuldade, principalmente relacionados ao gênero *Leptolobium*. Estudos envolvendo anatomia têm demonstrado o valor dos caracteres foliares como fonte promissora de dados adicionais para a taxonomia (ARAÚJO et al., 2010). Ademais, pesquisas envolvendo caracteres anatômicos têm permitido um melhor entendimento sobre a evolução em várias linhagens das leguminosas (SARTORI, 2002; PALERMO, 2017; SILVÉRIO et

al., 2020). Neste sentido, os dados morfológicos e anatômicos são importantes ferramentas na busca pelo entendimento da evolução e delimitação de espécies e grupos taxonômicos (ENDRESS et al., 2000). Por isso, diante do poder informativo da anatomia foliar na compreensão das relações filogenéticas para as plantas no geral e principalmente para as leguminosas e visando compreender as relações e reconhecer os traços anatômicos que constituem os gêneros *Leptolobium* e *Bowdichia*, o presente estudo tem como objetivo caracterizar, anatomicamente, a estrutura foliar de quatro espécies, sendo duas de cada gênero, a fim de indicar os caracteres que *Bowdichia* e *Leptolobium* compartilham.

Material e métodos

Amostragem dos táxons e coleta de material

Todos os materiais utilizados no desenvolvimento deste trabalho foram obtidos a partir de material depositado e incorporado às coleções dos herbários Herbário Alexandre Leal Costa (ALCB) e Herbário da Universidade Estadual de Feira de Santana (HUEFS), de acordo com as siglas estabelecidas por Thiers (2014) (**Tabela 1**).

As espécies selecionadas para análise foram *Bowdichia nitida* Spruce ex Benth., *Bowdichia virgilioides* Kunth, *Leptolobium panamense* (Benth.) Sch. Rodr. & A.M.G. Azevedo e *Leptolobium tenuifolium* Vogel. O material foi escolhido com base nos seguintes critérios: um folíolo por espécie, proveniente da região mediana da folha, com aparência saudável (sem sinais de pastejo ou outros tipos de injúrias). Todo o material foi devidamente identificado e armazenado individualmente em freezer, onde permaneceu até ser submetido à rotina histológica e à confecção das lâminas de microscopia.

Tabela 1. Lista de espécies utilizadas para estudos anatômicos com seus respectivos autores, coletores, número de coleta e herbários.

Espécie	Autor	Voucher	Herbário
<i>Bowdichia nitida</i>	Spruce ex Benth.	D.Cardoso 2916	ALCB
<i>Bowdichia virgilioides</i>	Kunth	E.Matos 851	HUEFS
<i>Leptolobium panamense</i>	(Benth.) Sch. Rodr. & A.M.G. Azevedo	Hughes 1308	HUEFS
<i>Leptolobium tenuifolium</i>	Vogel	D.R.Ribeiro 811	ALCB

Análises anatômicas

Secção paradérmica

Para as análises em vista paradérmica, os fragmentos da região mediana passaram por um processo de reversão da desidratação com água e glicerina 5% em fogo brando por cerca de cinco minutos, modificado de SMITH & SMITH (1942 modificado). Em seguida, foram submetidos à dissociação química através do método de FRANKLIN (1945) modificado por KRAUS & ARDUIM (1997) (peróxido de hidrogênio 20 volumes e ácido acético glacial 1:1) por 24 horas. Após a dissociação, os fragmentos foram lavados em água destilada, separando-se as duas faces da epiderme foliar. Em seguida, as seções foram coradas com safranina hidroalcoólica a 1% e montadas em glicerina 50% entre lâminas e lamínulas e vedadas com esmalte incolor (KRAUS; ARDUIM, 1997; MACÊDO, 1997).

Secção transversal

Para cada folíolo foi retirado amostras de 1x1cm da região mediana da lâmina foliar. Os fragmentos passaram por um processo de reversão da desidratação com auxílio de NaOH 5% (hidróxido de sódio), por até 48h. Em seguida, as secções passaram por desidratação em série crescente de álcool etílico (10%, 20%, 30%, 40%, 50% e 60%), por 30 minutos cada (ANDERSON, 1963) e posterior estocagem em álcool etílico 70% (MACÊDO, 1997).

Os fragmentos de lâmina foliar foram desidratados em concentrações crescentes de álcool etílico (80%, 90% e 100%) por no mínimo duas horas em cada concentração (JOHANSEN, 1940) e incluídos em glicol-metacrilato, de acordo com as indicações do fabricante (Leica®). Cortes transversais com espessura variável (3-5 µm) foram realizados em micrótomo rotativo (Thermo Scientific™ HM325), com navalha de aço descartável, e posteriormente corados com azul de toluidina 0,05% em tampão fosfato pH 6,8 (O'BRIEN et al., 1964). Lâminas permanentes foram confeccionadas em Entelan®

As secções foram analisadas em microscopia de luz (ML) e fotomicrografadas em microscópio óptico Carl Zeiss, modelo Axio Scope A1, com câmera de captura acoplada Canon® EOS. A descrição das estruturas anatômicas seguiu as terminologias utilizadas por METCALFE & CHALK (1950), HOWARD (1979), BARTHLOTT et al., (1998); ROMA & SANTOS (2021) e APPEZZATO-DA-GLÓRIA (2012).

O desenvolvimento deste estudo ocorreu utilizando as dependências, equipamentos e reagentes do LAVIM (Laboratório de Anatomia Vegetal e Identificação de Madeiras) do Instituto de Biologia da Universidade Federal da Bahia (UFBA).

Elaboração de figuras

Para a elaboração da árvore filogenética (**Fig. 1**) foi utilizado o programa *FigTree*, seguido pelo editor de imagens Adobe Photoshop CS6, este que também foi utilizado para a criação das pranchas de imagens utilizadas neste trabalho.

Resultados

Distribuição geográfica e características morfológicas

O gênero *Bowdichia* é numericamente menos diverso que *Leptolobium* (PENNINGTON et al., 2005), apresentando duas espécies: *Bowdichia nitida* e *Bowdichia virgilioides*, ambas ocorrendo no Brasil, Paraguai e na Bolívia (PENNINGTON et al., 2005). Já o gênero *Leptolobium* é um gênero exclusivamente neotropical ocorrendo desde o sul do México até o norte da Argentina. Com 12 espécies, das quais, 11 ocorrem no Brasil, sendo sete espécies endêmicas do país (RODRIGUES & TOZZI, 2012).

Os gêneros *Bowdichia* e *Leptolobium* apresentam ampla distribuição no território brasileiro (**Fig. 2**), sendo encontrados nas 05 regiões do país, e em diferentes fitofisionomias, como por exemplo, Cerrado (*lato sensu*), Floresta Estacional Semidecidual, Floresta Ombrófila, Restinga, Savana Amazônica (**Fig. 2A-B**). Ambos os gêneros coocorrem em diversos estados do Brasil, sendo a exceção os estados da Paraíba (PB), Pernambuco (PE) e Rio Grande do Norte (RN) onde, até então, não houve registro de ocorrência de *Leptolobium* (**Fig. 2B**).

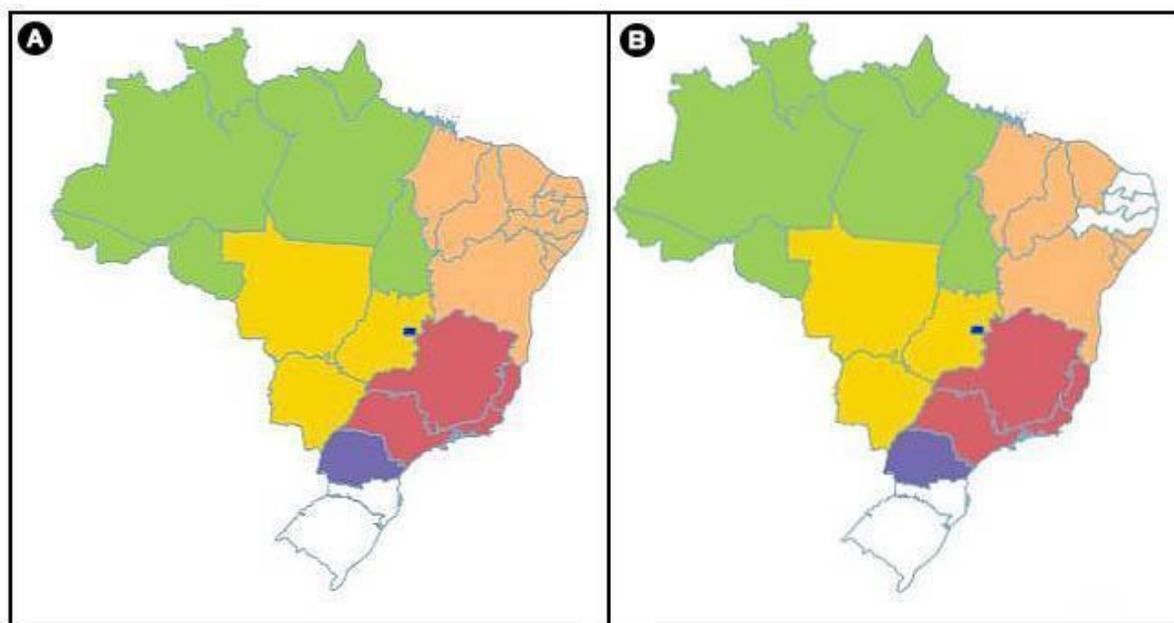


Figura 2: Distribuição geográfica dos gêneros **A.** *Bowdichia* (CARDOSO, 2020) e **B.** *Leptolobium* (RODRIGUES, 2020) no Brasil, segundo o **Flora e Funga do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.

Enquanto *Bowdichia* apresenta folhas com folíolos alternos ou subopostos, margem inteira, base simétrica, nervuras secundárias aproximadamente retas, paralelas, arqueadas apenas próximo às margens (CARDOSO *et al.*, 2020), *Leptolobium* dispõe de folhas alternas, imparipinadas, raro paripinadas, (1-)3-21 folíolos; estípulas lineares; folíolos com base simétrica, raramente assimétrica.

As inflorescências, em *Bowdichia* são panículas terminais, densas, amplas, eixos costados, bráctea e bractéolas com coléteres na axila, apresentam flores papilionadas, pétalas 5, lilás, tornando-se mais claras nas flores polinizadas, *Leptolobium* apresenta inflorescências paniculadas terminais, brácteas e bractéolas florais lineares ou linear-lanceoladas, glândulas na inserção do pedicelo e bractéolas, com flores pentâmeras; corola actinomorfa a levemente zigomorfa, pétalas brancas.

O fruto de *Bowdichia* é do tipo legume samaróide e contém sementes oval-elípticas, levemente plano-compressas, marrom-clara. Ao passo que o fruto observado em *Leptolobium* é do tipo legume, geralmente samaróide, ou raramente nucóide.

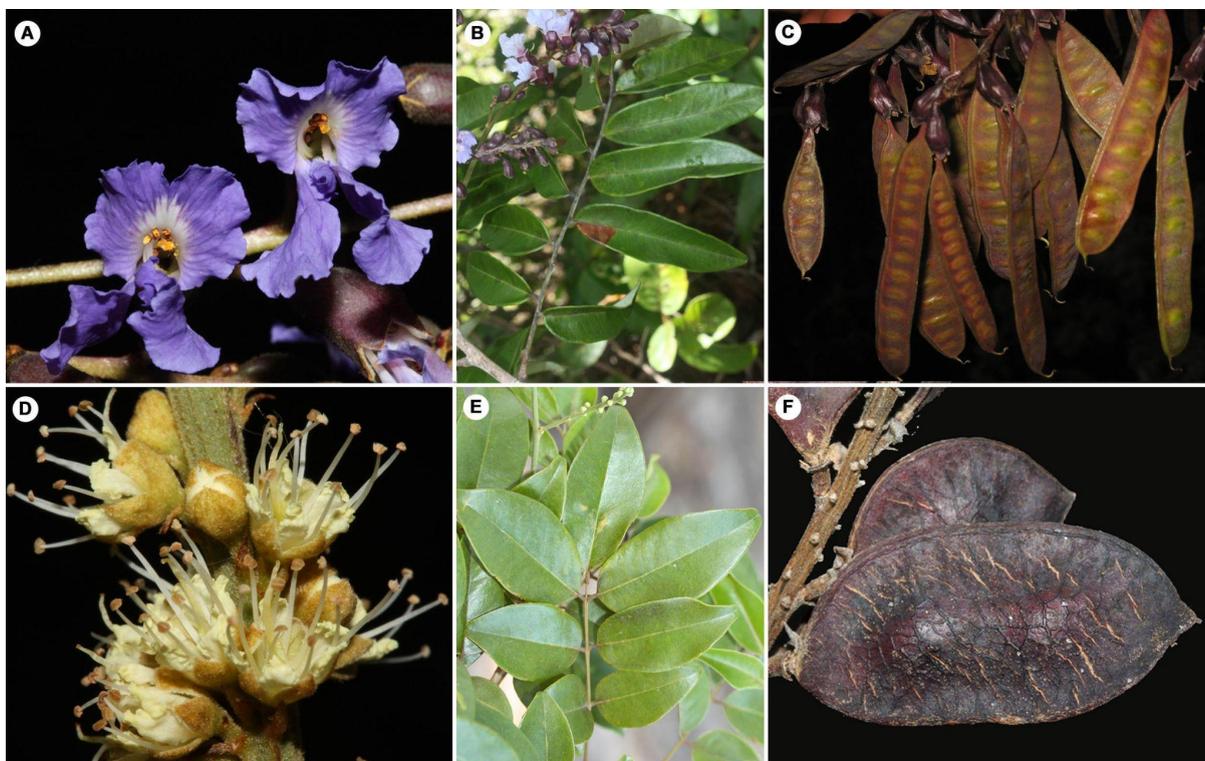


Figura 3: Diversidade morfológica entre os gêneros irmãos *Bowdichia* e *Leptolobium*, com destaque para a discrepância na simetria floral e exposição de estames e diferenciação das pétalas. **A-C.** Diversidade morfológica de *Bowdichia*. **D-F.** Diversidade morfológica de *Leptolobium*. **A.**

Inflorescência em panícula de *Bowdichia*. **B.** Folha com folíolos alternos. **C.** Legume samaróide. **D.** Inflorescência em panícula de *Leptolobium*. **E.** Folhas alternas, imparipinadas **F.** Legume samaróide. Fotos: Domingos Cardoso.

Variação anatômica foliar

Secção paradérmica

A análise paradérmica das espécies de *Bowdichia* revelou que na face adaxial da porção mediana da lâmina foliar *B. nitida* possui células epidérmicas com paredes anticlinais espessas e de contorno curvo (**Fig. 4-A**), enquanto em *B. virgilioides* exibiu as células epidérmicas com paredes anticlinais delgadas e de aspecto curvo (**Fig. 4-B**). Estrias epicuticulares foram observadas próximas às paredes em *B. virgilioides* (**Fig. 4-B**).

Na face abaxial, ambas as espécies apresentaram paredes celulares anticlinais delgadas, com contorno curvo em *B. nitida* (**Fig. 4-C**) e contorno reto em *B. virgilioides* (**Fig. 4-D**). Além disso, tricomas do tipo tector unicelular, unisseriado, com aspecto filiforme, foram encontrados de forma esparsa em toda a lâmina foliar em ambas as espécies (**Fig. 4-E**). As folhas de ambas as espécies são classificadas como hipoestomáticas, sendo observada uma predominância de estômatos do tipo paracítico. Além disso, a presença de substâncias ergásticas foi detectada na epiderme abaxial (**Fig. 4-F**).

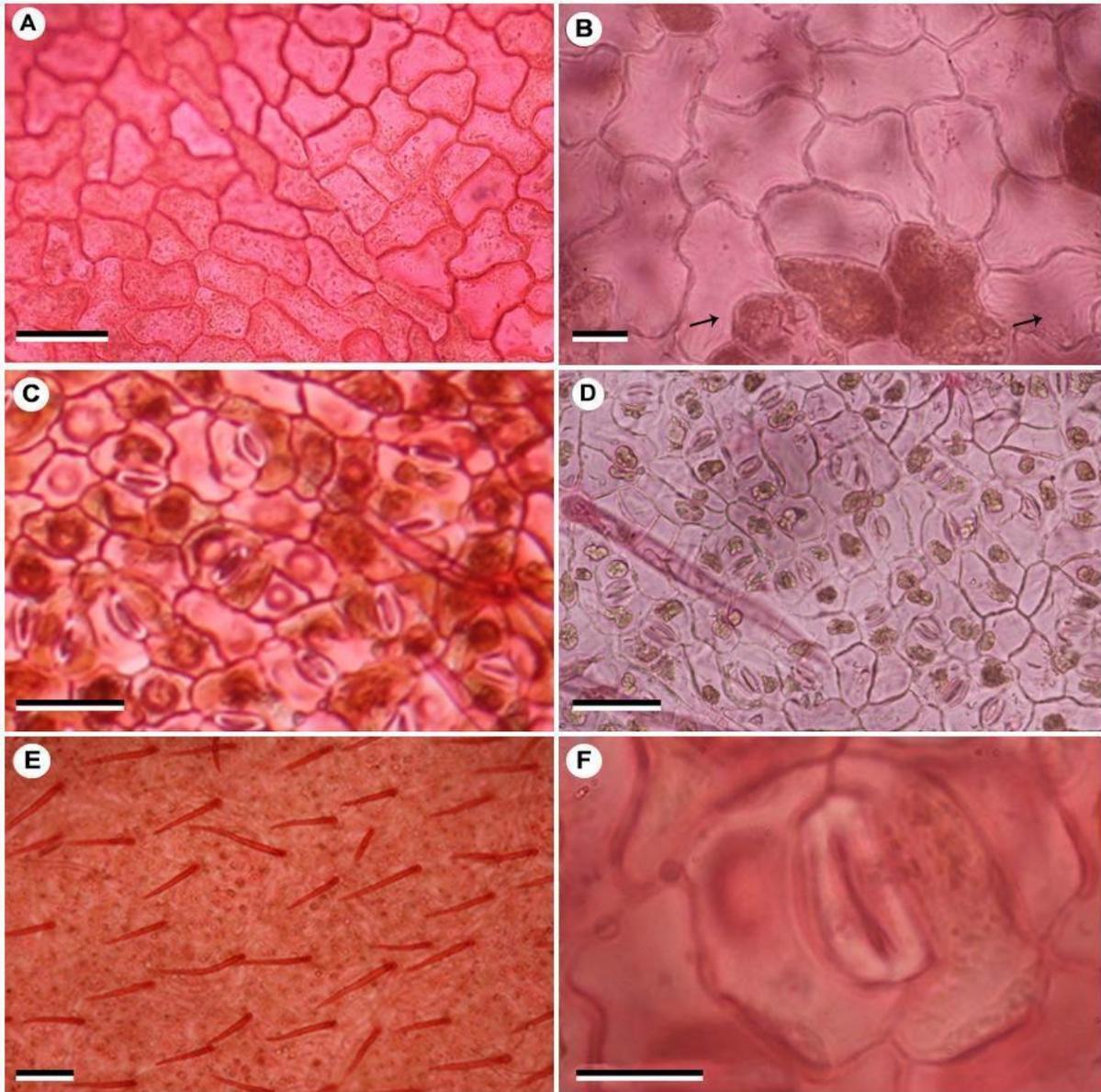


Figura 4. Vista paradérmica das faces adaxial e abaxial de *Bowdichia nitida* e *Bowdichia virgilioides*. **A,C.** *B. nitida*; **B,D.** *B. virgilioides*; **A.** vista da face adaxial de *B. nitida*; **B.** vista da face adaxial de *B. virgilioides*; **C.** vista da face abaxial de *B. nitida*; **D.** vista da face abaxial de *B. virgilioides*. **E.** Tricoma do tipo tector na face abaxial de *B. nitida*; **F.** estômatos do tipo paracítico; **Legenda:** Seta: Estrias epicuticulares. **Barra:** **A-B, F:** 5 μ m; **C-D:** 10 μ m; **E:** 20 μ m.

L. panamense possui células epidérmicas propriamente ditas com contornos acentuadamente curvos e paredes anticlinais delgadas (**Fig. 5-A**), enquanto *L. tenuifolium* apresenta células epidérmicas com contornos levemente curvos tendendo a retas, com paredes anticlinais de aspecto espesso com estrias epicuticulares sem uma organização distinta na face adaxial (**Fig. 5-B**). Na epiderme abaxial, ambas as espécies possuem células epidérmicas propriamente ditas com paredes anticlinais de contorno reto (**Fig. 5-C-D**), sendo as paredes delgadas em *L. panamense* (**Fig. 5-C**) e espessas em *L. tenuifolium* (**Fig. 5-D**). Ambas as espécies possuem folhas do tipo hipoestomática (**Fig. 5-C-D**). *L. panamense* apresenta estômatos do tipo paracítico (**Fig. 5-E**) e estômatos do tipo anomocítico com quatro células subsidiárias (**Fig. 5-I**). *L. tenuifolium* apresenta estômatos do tipo anisocítico (**Fig. 5-F-G**), anomocítico com quatro células subsidiárias (**Fig. 5-J**) com 5 células em roseta (**Fig. 5-K**) e com sete células (**Fig. 5-L**). Ambas as espécies não apresentaram tricomas.

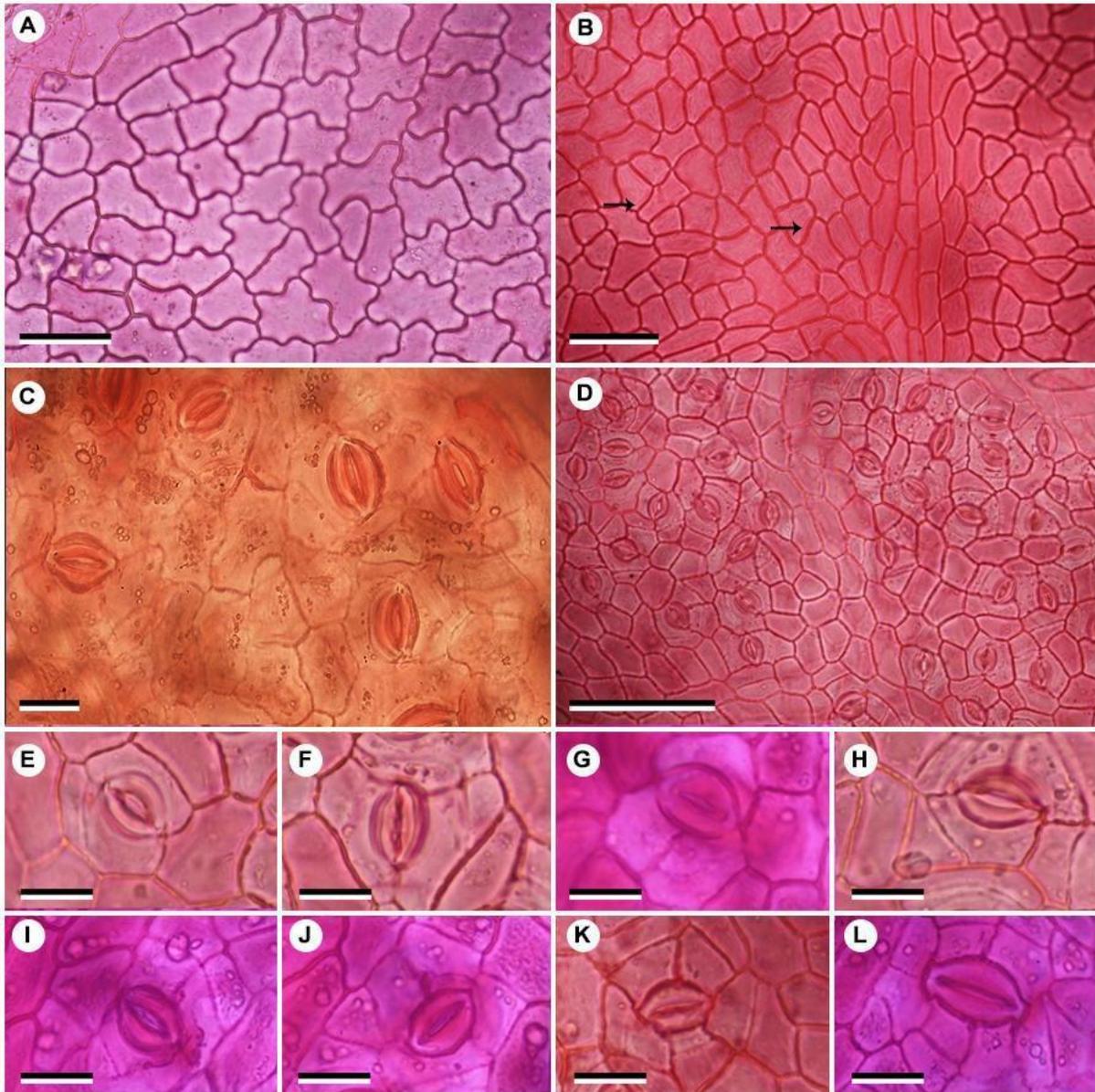


Figura 5: Vista paradérmica das faces adaxial e abaxial de *Leptolobium panamense* e *Leptolobium tenuifolium*. **A-B.** *L. panamense*; **C-D.** *L. tenuifolium*; **A.** vista da face adaxial de *L. panamense*; **B.** vista da face adaxial de *L. tenuifolium*; **C.** vista da face abaxial de *L. panamense*; **D.** vista da face abaxial de *L. tenuifolium*. **E-L.** Variação dos tipos estomáticos encontrados nas espécies de *Leptolobium*. **Barra:** **A-C:** 5 μ m; **D:** 10 μ m; **E-L** 2 μ m.

Secção transversal - Epiderme

Bowdichia apresenta epiderme unisseriada em ambas as faces da lâmina foliar, recobertas por uma camada de cutícula (**Fig. 6-A-D**). Na face adaxial, a cutícula é espessa (**Fig. 6-A-B**), enquanto na face abaxial é delgada (**Fig. 5-A-D**). Em *B. nitida*, as células epidérmicas são predominantemente alongadas e dispostas anticlinalmente (**Fig. 6-A**). Já em *B. virgilioides*, observa-se variação no formato das células epidérmicas, que podem ser alongadas periclinalmente, arredondadas ou quadrangulares (**Fig. 6-B**), uma variação que também ocorre na face abaxial. Comparativamente, as células epidérmicas da face adaxial são visualmente maiores do que as da face abaxial em ambas as espécies (**Fig. 6-A-B**). Além disso, as espécies apresentam a formação de papilas na parede periclinal externa, conferindo um aspecto papiloide às células epidérmicas da face abaxial (**Fig. 6-A-B**). Os estômatos de ambas as espécies estão presentes em um nível levemente abaixo das demais células epidérmicas (**Fig. 6-C-D**). O complexo estomático de *B. nitida* apresenta cristas externas e internas, ambas formadas por projeções periclinais das paredes internas das células-guarda (**Fig. 6-C**), além disso a presença de espaços intercelular abaixo do complexo estomático de forma consistente indica a presença de câmaras subestomáticas (**Fig. 6-C-D**). Já *B. virgilioides* apresenta o complexo estomático sem cristas mas com células subsidiárias projetando a parede periclinal delimitando uma câmara supraestomática e subestomática (**Fig. 6-D**).

As espécies do gênero *Leptolobium* apresentaram epidermes unisseriadas em ambas as faces, sendo que as células da face adaxial são visualmente maiores do que as células da face abaxial (**Fig. 6-E-F**). Com exceção de *L. panamense* em face abaxial, as epidermes são recobertas por uma cutícula espessa (**Fig. 6-E-G**). Tanto *L. panamense* quanto *L. tenuifolium* apresentaram células epidérmicas propriamente ditas na face adaxial com formatos variados, incluindo células arredondadas, quadrangulares e alongadas periclinalmente. De forma similar a face superior a face abaxial, as espécies também apresentaram células epidérmicas de formato variado tendo *L. panamense* apresentando predomínio de células com formato arredondado (**Fig. 6-E-F**), enquanto *L. tenuifolium* apresentou células com formato predominantemente alongado anticlinalmente (**Fig. 6-F**).

Em *Leptolobium*, os estômatos estão posicionados ligeiramente abaixo das células epidérmicas propriamente ditas (**Fig. 6-F-G**). O estômato é caracterizado por duas cristas, sendo uma externa e outra interna formadas pela projeção e espessamento da parede periclinal externa das células-guarda, (**Fig. 6-F-G**). A posição ocupada pelas células guardas em relação as células subsidiárias promove a formação de uma câmara supraestomática em ambas as espécies. Além disso, o complexo estomático possui espaços intercelulares abaixo dele, formando câmaras subestomáticas (**Fig. 6-E-G**).

Secção transversal - Mesofilo

O gênero *Bowdichia* apresenta mesofilo do tipo isobilateral (**Fig. 6-A-B**). Em *B. nitida*, são identificadas três camadas de parênquima paliçádico. A primeira camada dessas células é bem desenvolvida e densamente organizada, enquanto a segunda e a terceira camadas consistem em células de tamanho reduzido e organização frouxa. Além disso, *B. nitida* apresenta hipoderme descontínua, com células grandes e paredes delgadas próximas à epiderme adaxial e hipoderme contínua junto à epiderme abaxial (**Fig. 6-A**). Em *B. virgilioides*, também é observado mesofilo com três camadas de parênquima paliçádico, sendo que as células da primeira e segunda camadas são maiores e mais densamente organizadas em comparação com a terceira camada. A porção abaxial do mesofilo de *B. virgilioides* possui uma hipoderme contínua constituída por células grandes com paredes delgadas (**Fig. 6-B**). Em ambas as espécies, os feixes vasculares secundários estão posicionados na região mediana do mesofilo (**Fig. 6-A-B**) e estão acompanhados de extensões de bainha formadas por tecidos fortemente lignificados, que conectam o feixe vascular às faces adaxial e abaxial da lâmina foliar (**Fig. 6-A**). Além disso, foram observados cristais prismáticos nas fibras da bainha do feixe vascular (**Fig. 6-H**).

As espécies de *Leptolobium* apresentam mesofilo do tipo dorsiventral (**Fig. 6-E-F**), composto por 1-2 camadas de parênquima paliçádico. A primeira camada é constituída por células grandes, bem desenvolvidas e densamente organizadas em comparação com a segunda camada, que possui células mais curtas e organização mais frouxa. O parênquima lacunoso é formado por células pequenas, com formatos

variando de alongado a arredondado, conferindo um aspecto frouxo a essa região do mesofilo (**Fig. 6-E-F**). Próximo à epiderme abaxial, há uma hipoderme contínua, composta por células bem desenvolvidas, de paredes delgadas e, ocasionalmente, com aspecto plicado. Em ambas as espécies, os feixes vasculares secundários estão direcionados para a região abaxial da lâmina foliar. Fibras esclerenquimáticas circundam todo o feixe vascular, sem conectá-lo às epidermes da lâmina foliar (**Fig. 6-E-F**). Cristais prismáticos estão presentes nas proximidades dos tecidos vasculares em ambas as espécies (**Fig. 6-I**).

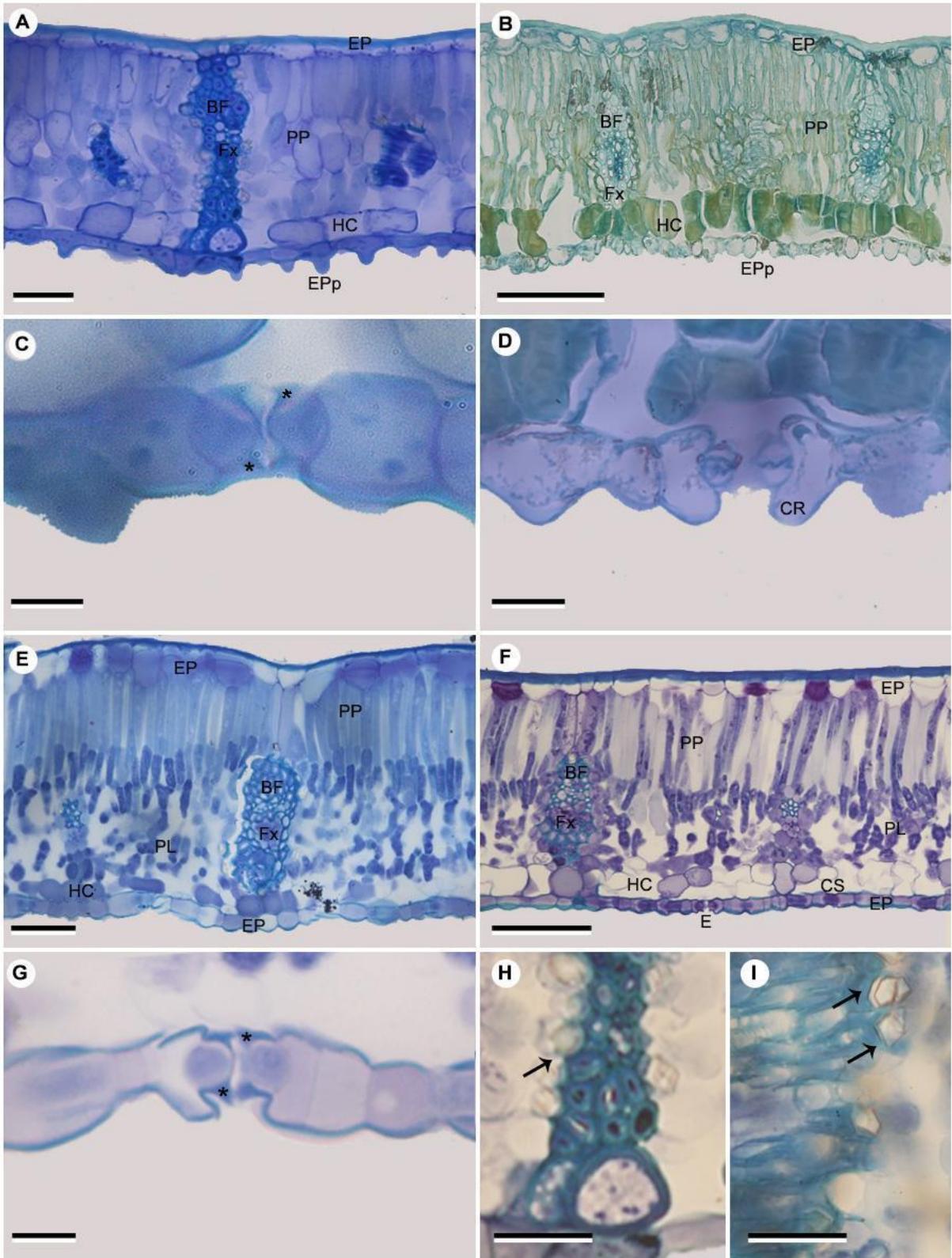


Figura 6: Vista transversal da região mediana da lâmina foliar de *Bowdichia nitida* Spruce ex Benth; *Bowdichia virgilioides* Kunth; *Leptolobium panamense* (Benth.) Sch. Rodr. & A.M.G. Azevedo; e *Leptolobium tenuifolium* Vogel. **A.** Mesofilo bilateral de *B. nitida*; **B.** Mesofilo bilateral de *B. virgilioides*; **C.** Detalhe do complexo estomático de *B. nitida*; **D.** Detalhe do complexo estomático de *B.*

virgilioides. E. Mesofilo dorsiventral de *L. panamense*; F. Mesofilo dorsiventral de *L. tenuifolium*; G. Detalhe do complexo estomático de *L. panamense*; H. Cristais prismáticos na bainha do feixe vascular de *Bowdichia*; I: Cristais prismáticos na bainha do feixe vascular de *Leptolobium* **Legendas:** BF: Bainha do feixe; CS: Câmara subestomática; CR: crista; E: estômato; EP: epiderme; EPp: epiderme papilosa; Fx: feixe vascular; HC: hipoderme contínua; PL: parênquima lacunoso; PP: parênquima paliçádico; asterisco: cristas interna e externa; setas: cristais prismáticos. **Barra: A:** 5µm; **B-D e F:** 10µm; **E:** 2,5µm; **G-I:** 2µm.

Secção transversal - Nervura principal

O gênero *Bowdichia* apresentou a nervura principal com formato côncavo-convexo (**Fig. 7-A-B**), com células epidérmicas da face adaxial semelhantes às encontradas na região da lâmina foliar (**Fig. 6-A-B**). Já as células epidérmicas da face abaxial apresentaram tamanho reduzido em relação às encontradas na lâmina foliar e um aspecto papiloide mais acentuado. Na porção adaxial da nervura principal, o feixe vascular está ligado às células epidérmicas por meio do parênquima regular bem desenvolvido, composta por 2-3 camadas de células grandes (**Fig. 7-A-B**). Na face abaxial, as células epidérmicas são seguidas por colênquima do tipo lacunar (1-2), seguido por 3-5 camadas de colênquima angular (**Fig. 7-A**). A região entre o colênquima e as fibras do feixe vascular apresenta células com cristais prismáticos. A nervura principal é formada por um único feixe vascular do tipo colateral, com o floema organizado em calotas (14-18) e formato de sifonostelo fechado (*sensu* HOWARD, 1979). Fibras fortemente esclerificadas circundam todo o feixe vascular, sendo a região central voltada para a face adaxial a porção mais desenvolvida; cristais prismáticos foram observados próximos ao tecido vascular (**Fig. 7-A-B**).

L. panamense apresentou a nervura principal com formato côncavo – convexo (**Fig. 7-C**) enquanto *L. tenuifolium* apresentou nervura principal plana – convexa (**Fig. 7-D**). Em ambas as espécies as células epidérmicas da face adaxial foram semelhantes às encontradas na região da lâmina foliar (**Fig. 6-C-D**), enquanto as células epidérmicas da face abaxial apresentaram um tamanho mais reduzido e formato papilóide (**Fig. 7-C-D**); esta foi a única região da face abaxial que *L. panamense* apresentou cutícula espessa (**Fig. 7-C**). *L. panamense* ainda apresenta um conjunto de células do parênquima regular contando com 2-3 camadas, de

paredes delgadas ligando o feixe vascular principal à epiderme adaxial (**Fig. 7-C**); próximo à epiderme abaxial 2-3 camadas de colênquima do tipo angular são seguidos por 1-2 camadas de colênquima lacunar (**Fig. 7-C**). *L. tenuifolium* apresentou 2-3 camadas de colênquima lacunar e parênquima regular ligando o feixe vascular à epiderme adaxial (**Fig. 7-D**), escassos esclereídes são observados (**Fig. 7-D**). Em face abaxial encontra-se colênquima lacunar anelar e angular próximo às fibras do feixe vascular (1-3) (**Fig. 7-D**). O gênero *Leptolobium* apresentou nervura principal formada por um único feixe vascular do tipo colateral (**Fig. 7-D-C**) com o floema organizado em calotas (5-9) (**Fig. 7-D-C**) e com formato sifonostelo fechado (*sensu* HOWARD, 1979) (**Fig. 7-D-C**); fibras fortemente esclerificadas circundando todo o feixe vascular (**Fig. 7D-C**).

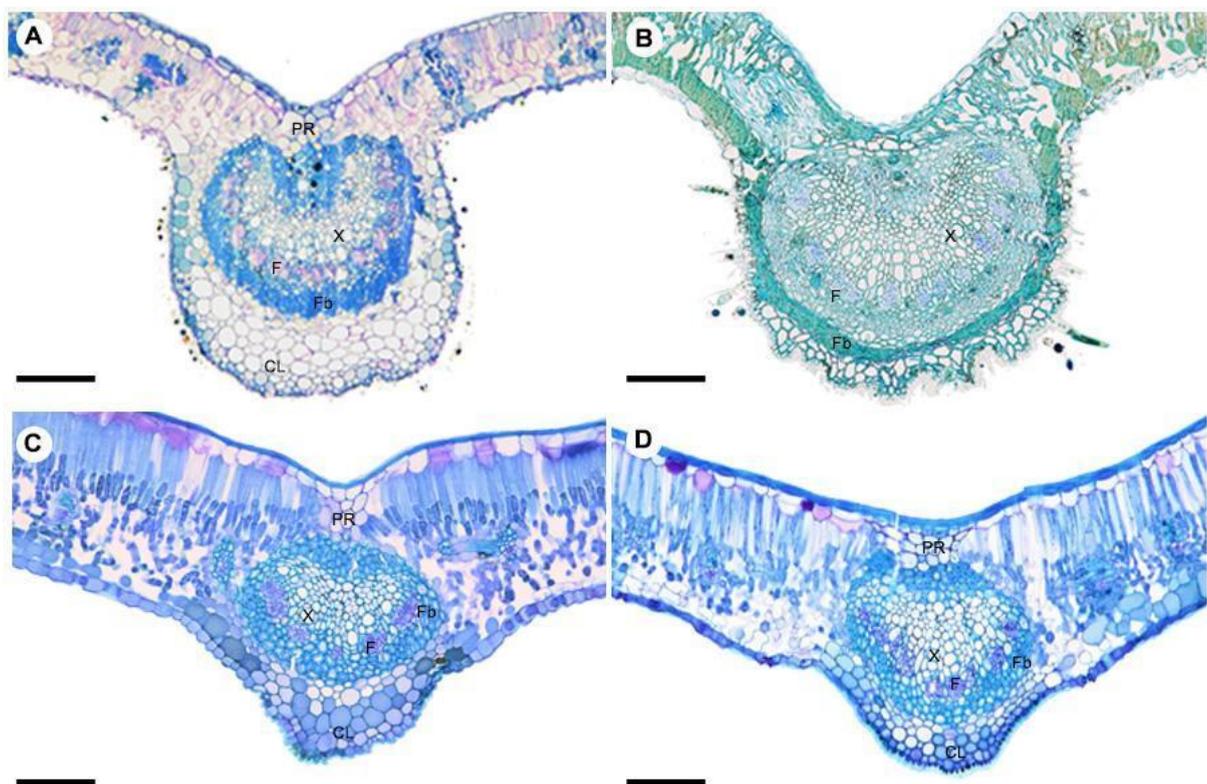


Figura 7: Vista transversal da nervura principal de *Bowdichia nitida*, *Bowdichia virgilioides*, *Leptolobium panamense* e *Leptolobium tenuifolium*. **A.** Nervura côncava-convexa de *B. nitida*; **B.** Nervura côncava-convexa de *B. virgilioides*; **C.** Nervura côncava-convexa de *L. panamense*; **D.** Nervura plana-convexa de *L. tenuifolium*. **Legendas:** CL: Colênquima, F: Floema; Fb: fibras; PR: parênquima regular; X: xilema. Barra: **A-D:** 200µm. Fotos Jamile Fernandes.

Tabela 2: Compilação de dados anatômicos observados nos gêneros *Bowdichia* e *Leptolobium*.

Espécie/Característica	<i>Bowdichia nitida</i>	<i>Bowdichia virgilioides</i>	<i>Leptolobium panamense</i>	<i>Leptolobium tenuifolium</i>
Células epidérmicas propriamente ditas em visão paradérmica adaxial				
Formato	Poligonal	Poligonal	Poligonal	Poligonal
Contorno	Curvas	Curvas	Curvas	Levemente curvas
Espessura das paredes anticlinais	Espessa	Delgada	Delgada	Espessa
Estria epicuticular	Ausente	Presente	Ausente	Presente
Células epidérmicas propriamente ditas em visão paradérmica abaxial				
Formato	Poligonal	Poligonal	Poligonal	Poligonal
Contorno	Curvas	Retas	Retas	Retas
Espessura das paredes anticlinais	Delgadas	Delgadas	Delgadas	Espessa
Estria epicuticular	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente
Quanto aos estômatos				
Localização dos estômatos	Hipoestomática	Hipoestomática	Hipoestomática	Hipoestomática
Tipo dos estômatos	Paracítico	Paracítico	Paracítico e anomocítico	Paracítico, anomocítico e anisocítico
Células subsidiárias: quantidade	2	2	2-4	2 - 7
Epiderme adaxial - Seção transversal				
Estratificação	Unisseriada	Unisseriada	Unisseriada	Unisseriada
Formato das células	Alongada anticlinalmente	Variado	Variado	Variado
Espessura da cutícula	Espessa	Espessa	Espessa	Espessa
Tricomas: presença	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente
Epiderme abaxial - Seção transversal				
Estratificação	Unisseriada	Unisseriada	Unisseriada	Unisseriada
Formato das células	Alongadas anticlinalmente -papilóide	Variado - papilóides	Variado -Arredondado	Variado - Alongadas anticlinalmente
Espessura da cutícula	Delgada	Delgada	Delgada	Espessa
Tricomas: presença	Presente	Presente	Ausente	Ausente

Tricomas: tipo	Tector	Tector	Ausente	Ausente
Tricomas: localização	Lâmina foliar	Lâmina foliar	Ausente	Ausente
Tricomas tectores: designer	Filiforme	Filiforme	Ausente	Ausente
Tricomas tectores: direção	Retos	Levemente reclinado	Ausente	Ausente
Tricomas: quantidade	Esparsos	Esparsos	Ausente	Ausente
Nível estômatos-epiderme	Abaixo	Abaixo	Abaixo	Abaixo
Mesofilo				
Tipo	Isobilateral	Isobilateral	Dorsiventral	Dorsiventral
Parênquima paliçádico: camadas	3	3	1 - 2	1 - 2
Parênquima lacunoso: densidade	Ausente	Ausente	Frouxo	Frouxo
Hipoderme: presença	Presente	Presente	Presente	Presente
Hipoderme: posição	Adaxial/Abaxial	Abaxial	Abaxial	Abaxial
Hipoderme: característica	descontínua/contínua	Continua	Continua	Continua
Nervura principal				
Formato do feixe vascular	Sifonostelo fechado	Sifonostelo fechado	Sifonostelo fechado	Sifonostelo fechado
Tipo do feixe vascular	Colateral	Colateral	Colateral	Colateral
Quantidade de feixes vasculares	1	1	1	1
Formato células epidérmicas adaxial:	Alongadas anticlinalmente	Variado	Variado	Variado
Formato células epidérmicas abaxial:	Papilóide	Papilóide	Papilóide	Papilóide
Colênquima: localização	Abaxial	Abaxial	Abaxial	Adaxial/Abaxial
Colênquima: tipo	Lacunar e angular	Lacunar e angular	Angular	Lacunar e angular

Discussão

Segundo Metcalfe & Chalk (1950) a subfamília Papilionoideae apresenta alguns caracteres anatômicos comuns a muitos gêneros, mas nenhum desses traços é suficientemente distinto para demarcar a subfamília.

O gênero *Bowdichia* ocorre naturalmente na Mata Atlântica, Caatinga, Cerrado e Pantanal. Apesar da ampla distribuição geográfica, suas espécies ocorrem com baixa densidade populacional (ALMEIDA et al., 1998; CARVALHO, 2008). Isso pode ser explicado pela exploração de espécies economicamente importantes, como *B. virgilioides*, pela ocorrência de dormência do tipo tegumentar em suas sementes e pela baixa porcentagem de germinação dessas sementes (COSTA et al., 2019). Além disso, pode ser atribuído a um viés metodológico, no qual poucos indivíduos atendem aos diferentes critérios de inclusão (COSTA & ARAÚJO, 2007).

Já *Leptolobium* é encontrado em áreas da Mata Atlântica, Amazônia e Cerrado (RODRIGUES, 2012). Ao contrário de seu clado irmão, *Leptolobium* tende a apresentar indivíduos com alta densidade nos ambientes que é encontrado (VELAZCO et al., 2018). Assim como *Bowdichia*, *Leptolobium* também possui grande importância econômica e ecológica (FAVA et al., 2020; VELAZCO et al., 2018).

A distribuição dos gêneros *Bowdichia* e *Leptolobium* nas diversas fitofisionomias sugere uma grande capacidade de adaptação desses indivíduos aos diferentes habitats. O que pode insinuar que grande parte do sucesso no estabelecimento das espécies nos diferentes ambientes pode estar ligada à capacidade de adaptação morfológica e anatômica às condições ambientais (plasticidade ecológica) das folhas (LEMOS et al., 2020; FAHN & CUTLER 1992 SOMAVILLA & GRACIANO-RIBEIRO, 2011), nesse contexto, as células epidérmicas são as primeiras a responder a essas variações.

Segundo Watson (1942), a sinuosidade das paredes das células epidérmicas propriamente ditas é uma resposta direta ao tipo de ambiente no qual se desenvolve. O autor relacionou o surgimento de paredes sinuosas à baixa

incidência luminosa, considerando que em ambientes mais escuros a cutícula endurece mais lentamente do que em ambientes com alta intensidade luminosa, e isso faz com que suas paredes permaneçam mais plásticas por um tempo maior, permitindo assim o aparecimento de sinuosidades.

Já Espírito Santo & Pugialli (1999) relacionaram a sinuosidade das células epidérmicas ao controle hídrico, onde células com paredes retas estariam relacionadas a características xeromórficas, enquanto paredes celulares sinuosas, por apresentarem maior área de contato seriam desvantajosas em ambientes com pouca disponibilidade de água. Os autores fizeram a mesma relação para o espessamento de parede celular, onde paredes mais espessas protegeriam da perda hídrica, enquanto paredes delgadas estariam ligadas a ambientes onde a água não é um fator limitante. O contorno das células epidérmicas propriamente ditas, curvos em face adaxial, e presença de paredes celulares delgadas na maioria dos indivíduos analisados sugerem que a água poderia não ser um fator limitante e que provavelmente não estavam em local a pleno sol. Sendo a exceção *Leptolobium tenuifolium* que apresentou paredes celulares espessas em ambas as faces da lâmina foliar.

Dos caracteres analisados em vista paradérmica, a presença de tricomas do tipo tector é uma característica que pode auxiliar na separação dos gêneros irmãos. Metcalfe & Chalk (1950) já defendiam que a diferenciação de tricomas pode ser um caráter de grande importância para a taxonomia nos mais diferentes grupos vegetais. A presença e os tipos de tricomas podem ser úteis para identificação nos mais diversos níveis taxonômicos (ANDRADE et al., 2014; METCALFE & CHALK, 1950; OLIVEIRA et al., 2008). Enquanto a presença e os tipos de tricomas podem constituir um importante traço taxonômico, sua abundância está relacionada ao ambiente. Lâminas foliares pilosas podem servir de barreira mecânica contra vários fatores externos, como herbívoros e patógenos, radiação ultravioleta, calor extremo e perda excessiva de água (VALKAMA et al., 2003; SANTOS-SIMPLÍCIO et al., 2022). Os tricomas tectores encontrados em *Bowdichia* são esparsos, sugerindo que não desempenham um papel fundamental na fotoproteção, o que pode indicar um papel mais voltado à prevenção da herbívora.

As folhas hipoestomáticas observadas em ambos os gêneros podem representar uma característica associada a menores taxas de fotoinibição e dessecação devido à exposição solar (DRAKE *et al.*, 2018). Isso ocorre porque a face abaxial da epiderme naturalmente fica menos exposta à radiação solar. As folhas hipoestomáticas representam uma vantagem evolutiva em ambientes com alta incidência luminosa e baixa disponibilidade hídrica (GIVINISH, 2002). A presença de estômatos abaixo das células epidérmicas propriamente ditas, além das câmaras supraestomáticas e câmaras subestomáticas são relacionadas à redução da transpiração em ambientes secos. Uma vez que a posição dos estômatos e a câmara supraestomática limitam a perda de vapor de água dos estômatos para a atmosfera, a partir da formação de uma camada de ar parado que reveste a região da folha. As câmaras subestomáticas podem proporcionar rotas de difusão de vapor de água entre o clorênquima e o ambiente no interior do mesofilo, dificultando a saída de água da planta. Assim, mesmo quando os estômatos estão abertos, a baixa densidade estomática e alta resistência cuticular e subestomática possibilitam baixas taxas de transpiração. (FAHN & CUTLER 1992; FERREIRA, 2015). Tais características são fundamentais para economia de água em plantas (FAHN & CUTLER, 1992).

Embora tenhamos registrado apenas estômatos do tipo paracítico em *B. virgilioides*, a literatura descreve também a presença de estômatos do tipo anomocítico (FERREIRA, 2015). Já o gênero *Leptolobium* apresentou uma grande variação dos tipos estomáticos em comparação ao seu grupo irmão. Segundo Metcalfe & Chalk (1950) o arranjo das células que cercam os estômatos é muito variável, nenhum tipo sendo constante em uma única tribo, mas sendo recorrente na subfamília os tipos paracíticos, encontrados aqui em *Bowdichia* e *Leptolobium*, e o rodeado por uma roseta de células, encontrado em *Leptolobium* (Fig. 5-K). Segundo Appezzato-da-Glória (2012), esse último tipo de estômato é raro de ser encontrado.

Em vista transversal observamos que todas as espécies apresentaram cutícula espessa em face adaxial, já na face abaxial apenas *L. tenuifolium*, apresentou cutícula espessa. De acordo com Burghardt & Riederer (2006) a cutícula é constituída por substâncias lipídicas, como cera e cutina, cujo objetivo é reduzir a difusão de vapor de água dos tecidos internos da folha para a atmosfera. O

espessamento desta camada aumenta a resistência à perda de água pela superfície foliar, ou seja, contribui para reduzir a transpiração cuticular e pode elevar a eficiência no uso de água nestas plantas. Além disso, a cera epicuticular aumenta acentuadamente a refletância (KAKANI *et al.*, 2003). Ou seja, cutículas espessas também podem oferecer proteção contra altas intensidades luminosas e radiação ultravioleta. O espessamento da cutícula age como mecanismo de proteção, pois a cera epicuticular reflete um mínimo de 10% a um máximo de 30% da radiação UV-B incidente (CEN & BORNMAN 1993; KAKANI *et al.*, 2003). A cutícula espessa na face adaxial indica estratégias de ambientes com alta incidência luminosa e/ou pouca disponibilidade hídrica (BURGHARDT & RIEDERER, 2006). A presença de cutícula espessa pode justificar o predomínio de células epidérmicas com paredes com contorno curvo na face adaxial.

Embora as espécies estudadas tenham apresentado células epidérmicas de formato variado, apenas as espécies do gênero *Bowdichia* apresentaram nas células epidérmicas da face inferior da lâmina foliar células papilosas. As células epidérmicas com papilas são comumente relacionadas a ambientes de altitude e a áreas sombreadas (ESPÍRITO SANTO & PUGIALLI, 1999). As papilas nas células atuam como lentes aumentando a eficiência dos feixes luminosos e por consequência a fotossíntese (BONE *et al.*, 1985). A presença de papilas na face abaxial parece um pouco controverso, dado que nessa posição a função de lente ficaria prejudicada, já que na superfície inferior da folha a incidência luminosa é menor e as células mais ativas para fotossíntese (parênquima paliçádico) está no lado oposto. A presença de células papilosas na face adaxial de alguns gêneros de Papilionoideae foi reportado por Solereder (1908) e Metcalfe & Chalk (1950) como uma característica recorrente a subfamília. Isso demonstra que embora a folha, e principalmente a epiderme, manifeste elevado nível de plasticidade em resposta ao ambiente, alguns dos caracteres ou estruturas presentes são bastante conservados e podem ser utilizados também em estudos de taxonomia.

Durante as observações anatômicas das espécies de *Bowdichia*, detectamos a presença de substâncias ergásticas na face abaxial. Porém, como não foram realizados testes histoquímicos não foi possível identificar a natureza da substância. Morretes & Ferri (1959), observaram a presença de agregados esféricos com

aparência de cristais de natureza desconhecida para *B. virgilioides*, enquanto Solereder (1908) descreveu a presença de mucilagem na mesma região do gênero *Bowdichia*, Metcalfe & Chalk (1950) descreveu como uma característica para a família.

O mesofilo em *Bowdichia* foi identificado aqui nesse estudo como isobilateral, com a presença de parênquima paliçádico ocupando mais de 50% do mesofilo e a presença constante de uma hipoderme bem desenvolvida próximo a epiderme abaxial. Outros estudos têm relatado o mesofilo de *Bowdichia virgilioides* como dorsiventral (BIERAS & SAJO 2009; MACHADO *et al.*, 2013). Mesofilo do tipo isobilateral e compacto como vemos em *B. nitida* e *B. virgilioides* é relacionado a adaptações xeromórficas, um atributo comumente relatado como resposta de tolerância à seca e a altas intensidades luminosas. Nesse gênero, especialmente em *B. virgilioides*, o parênquima possui poucos espaços intercelulares, o que pode impactar na capacidade de absorver dióxido de carbono (FERREIRA *et al.*, 2015). Tal perda pode ser atenuada, como visto acima, pela presença das câmaras subestomáticas que auxiliam na distribuição dos gases. Adicionalmente a presença de uma hipoderme contínua composta por células aclorofiladas, bem desenvolvidas, de paredes finas, como as encontrado em ambas as espécies de *Bowdichia*, atua como tecidos de reserva de água, compensando as perdas de absorção dos gases (BELOTO *et al.* 2014, DICKINSON, 2000).

Embora apresente um mesofilo ligeiramente distinto do seu grupo irmão, os traços exibidos por *Leptolobium* também estão relacionados ao ambiente xérico. Com um mesofilo dorsiventral com parênquima paliçádico bem desenvolvido e compacto com parênquima lacunoso frouxo indicando o investimento destas espécies em tecidos fotossintéticos, além da presença de uma hipoderme composta por células aclorofiladas, bem desenvolvidas. o conjunto dessas características também caracteriza plantas que estão expostas a altas intensidades luminosas (FERREIRA *et al.* 2015).

Ambos os gêneros ainda apresentaram extensão de bainha esclerenquimáticas envolvendo os feixes vasculares secundários. O traço é amplamente distribuído entre as Papilionoideae (SOLEREDER, 1908) e sua presença pode estar relacionado a baixos níveis de nitrogênio no solo (DICKINSON, 2000). Por outro lado, a presença de extensão da bainha em posição vertical no

mesofilo, como as encontradas aqui, é relacionada à proteção mecânica e proteção contra a dissecação, auxiliando na longevidade do órgão (SILVA *et al.*, 2006). Adicionalmente, a disposição das fibras perivasculares é considerada uma característica de interesse taxonômico para o grupo (SARTORI & TOZZI, 2002). Ainda na região dos feixes vasculares secundários e terciários, *Bowdichia* e *Leptolobium* apresentaram cristais prismáticos nas fibras perivasculares externas. A presença de cristais prismáticos em folhas está amplamente relacionado à proteção à herbívora, controle osmótico, desintoxicação de ácidos e metais pesados (BELOTO *et al.*, 2014; METCALFE & CHALK, 1988). Na nervura principal das espécies o gênero *Bowdichia* apresentou uma bainha cristalífera contendo cristais prismáticos e drusas envolve o sistema vascular.

Considerações finais

Com base na observação da anatomia foliar dos gêneros *Bowdichia* e *Leptolobium* nesse estudo temos a indicação que os grupos irmãos são semelhantes anatomicamente. Os gêneros são distintos quanto à presença de tricomas; presença de células epidérmicas papilosas; e quanto ao tipo de mesofilo.

Embora não tenhamos dados suficientes do ambiente onde cada espécie foi coletada, os dados anatômicos aqui estudados, indicam que tanto *Bowdichia* quanto *Leptolobium* apresentam adaptações a ambientes xéricos. O que pode explicar a semelhança dos gêneros. Um estudo com um maior número de indivíduos envolvidos e com o controle da origem ambiental, abrangendo a diversidade de ambientes que *Bowdichia* e *Leptolobium* ocorrem, poderá indicar com mais exatidão quais traços são taxonomicamente relevantes e quais apresentam maior plasticidade ambiental e de fato o quanto esses gêneros são semelhantes ou dissemelhantes estruturalmente.

Referências

ALMEIDA, S. P.; PROENÇA, C. E. B.; SANO, S. M.; RIBEIRO, J. F. Cerrado: espécies vegetais úteis. Planaltina: EMBRAPA-CPAC, 464. 1998.

ANDERSON, L. C. Studies on *Petradoria* (Compositae): anatomy, cytology, taxonomy. Transactions of the Kansas Academy of Science, p. 632-684, 1963.

ANDRADE, W. M.; LOEUILLE, B.; SINISCALCHI, C.; MELO-DE-PINNA, G. F.; PIRANI, J. R. Diversity of non-glandular trichomes in subtribe *Lychnophorinae* (Asteraceae: *Vernonieae*) and taxonomic implications. *Plant Systematics & Evolution*, 300(5), 2014.

APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B.; CARMELLO-GUERREIRO, S. M. Anatomia vegetal. Viçosa: Editora UFV, 2012.

ARAÚJO, A. S. F.; CARNEIRO, R. F. V., BEZERRA, A. A. C., & ARAÚJO, F. F. de. Coinoculação rizóbio e *Bacillus subtilis* em feijão-caupi e leucena: efeito sobre a nodulação, a fixação de N₂ e o crescimento das plantas. *Ciência Rural*, 40(1), 182–185. 2010.

ARAÚJO, W. V. Filogenia, biogeografia e evolução de estruturas secretoras de representantes da subtribo *Cajaninae* (Leguminosae, Papilionoideae, Phaseoleae). 2019. Tese (Doutorado) - Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2019.

BARROSO, G. M.; MORIM, M. P.; PEIXOTO, A. L.; ICHASO, C. L. F. Frutos e sementes: morfologia aplicada à sistemática de dicotiledôneas. Viçosa: Imprensa Universitária, 1999.

BARTHLOTT, W.; NEINHUIS, C.; CUTLER, D.; DITSCH, F.; MEUSEL, I.; THEISEN, I.; WILHELMI, H. Classification and terminology of plant epicuticular waxes. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 126(3), 237-260, 1998.

BELOTTO, E. M.; SOUZA-LEAL, T.; PARALUPPI, A. L.; FURTADO, A. L. F. F.; GASPI, F. O. G.; PEDROSO-DE-MORARES, C. Caracterização anatômica,

histoquímica e de classes de metabólitos secundários de folhas de *Guzmania lingulata* (L.) Mez. Revista Brasileira de Plantas Mediciniais, 16, 127-134, 2014.

BIERAS, A. C.; SAJO, M. G. Leaf structure of the cerrado (Brazilian savanna) woody plants. Trees, 23, 451-471, 2009.

BONE, R. A.; LEE, D. W.; NORMAN, J. M. Epidermal cells functioning as lenses in leaves of tropical rain-forest shade plants. Applied Optics, 24 (10), 1408-1412, 1985.

BURGHARDT, M.; RIEDERER, M. Cuticular transpiration. In: RIEDERER, M.; MÜLLER, C. (Ed.). Biology of the Plant Cuticle. Oxford: Blackwell. 292-311. 2006.

CARDOSO, D.B.O.S.; LIMA, H.; SCHÜTZ R. R.; QUEIROZ, L. PENNINGTON, R.; LAVIN, M. . The Bowdichia clade of Genistoid legumes: Phylogenetic analysis of combined molecular and morphological data and a recircumscription of Diplotropis. Taxon. 61. 1074-1087. 2012a.

CARDOSO, D.B.O.S., MAIA, T. A., LIMA, H. C. *Bowdichia* in Flora do Brasil 2020 . Jardim Botânico do Rio de Janeiro. 2020.

CARDOSO, D.; QUEIROZ, L. P. de; PENNINGTON, R. T.; LIMA, H. C. de; FONTY, É.; WOJCIECHOWSKI, M. F.; LAVIN, M. Revisiting the phylogeny of papilionoid legumes: New insights from comprehensively sampled early-branching lineages. American Journal of Botany, 99(12), 1991-2013, 2012b.

CARVALHO, P. E. R. Espécies arbóreas brasileiras. Brasília: EMBRAPA Informação Tecnológica; Colombo: EMBRAPA Florestas, 2008.

CEN, Y. P.; BORNMAN, J. The effect of exposure to enhanced UV-B radiation on the penetration of monochromatic and polychromatic UV-B radiation in leaves of *Brassica napus*. Physiologia Plantarum, 87, 249-255, 1993.

COSTA, I. R. D.; ARAÚJO, F. S. D. Organização comunitária de um enclave de cerrado sensu stricto no bioma Caatinga, chapada do Araripe, Barbalha, Ceará. *Acta Botanica Brasilica*, 21, 281-291, 2007.

COSTA, J. S.; LIMA, L. C.; LIMA, I. R. S. D. Estrutura e distribuição espacial de *Bowdichia virgilioides* Kunth. (Leguminosae-Papilionoideae) em um fragmento de Floresta Atlântica, Bahia, Brasil. *Revista da Biologia*, 19, 01-07, 2019.

DICKINSON, W. C. Integrative plant anatomy. San Diego: Harcourt Academic Press, 2000.

DOYLE, J. J.; CHAPPILL, J. A.; BAILEY, C. D.; KAJITA, T. Towards a comprehensive phylogeny of Legumes: evidence from *rbcL* sequences and non-molecular data. In: HERENDEEN, P. S.; BRUNEAU, A. (Eds.). *Advances in Legume Systematics* 9. Kew, Royal Botanic Gardens, 1-20, 2000.

DRAKE, P. L.; SCHYMANSKI, S. J.; VENEKLAAS, E. J. Two sides to every leaf: water and CO₂ transport in hypostomatous and amphistomatous leaves. *New Phytol*, 222(3), 1179-1187, 2018.

ELIAS, S. R.; ASSIS, R. M.; STACCIARINI-SERAPHIN, E.; REZENDE, M. H. Leaf anatomy in young plants of *Solanum lycocarpum* A. St.-Hil. (Solanaceae). *Brazilian Journal of Botany*, 26, 169-174, 2003.

ENDRESS, P. K.; BAAS, P.; GREGORY, M. Systematic plant morphology and anatomy: 50 years of progress. *Taxon*, 49(3), 401-434, 2000.

FAHN, A.; CUTLER, D. F. *Xerophytes*. Berlin: Gebruder Borntraeger, 1992.

FAVA, W. S.; DA COSTA, P. C.; LORENZ, A. P. Ecological niche modelling and genetic analyses reveal lack of geographic differentiation of *Leptolobium dasycarpum* (Leguminosae, Papilionoideae) across the Brazilian savannah. *Flora*, 264, 151566, 2020.

FERREIRA, C. S.; CARMO, W. S. D.; GRACIANO-RIBEIRO, D.; OLIVEIRA, J. M. F. D.; MELO, R. B. D.; FRANCO, A. C. Anatomia da lâmina foliar de onze espécies lenhosas dominantes nas savanas de Roraima. *Acta Amazonica*, 45, 337-346, 2015.

FRANKLIN, G. L. Preparation of thin sections of synthetic resins and wood-resin composites, and a new macerating method for wood. *Nature*, 155(3924), 51, 1945.

GIVNISH, T. J. Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox. *Silva Fenn.*, 703-743, 2002.

HOWARD, A. R. The petiole. In: METCALFE, C. R.; CHALK, L. (Eds.). *Anatomy of the dicotyledons: systematic anatomy of the leaf and stem*. Oxford: Clarendon, 1, 88-96, 1979.

JOHANSEN, D. A. *Plant microtechnique*. New York: McGraw-Hill, 1940.

KAKANI, V. G.; REDDY, K. R.; ZHAO, D.; MOHAMMED, A. R. Effects of ultraviolet-B radiation on cotton (*Gossypium hirsutum* L.) morphology and anatomy. *Annals of Botany*, 91(7), 817-826, 2003.

KRAUS, J. E.; ARDUIM, M. *Manual básico de métodos em morfologia vegetal*. Seropédica: Editora da Universidade Rural, 1997.

LEMOS, V. D. O. T.; LUCENA, E. M. P. D.; BONILLA, O. H.; EDSON-CHAVES, B.; FREITAS, M. A. Anatomia ecológica foliar de *Myrcia guianensis* (Aubl.) DC. na Restinga Cearense. *Ciência Florestal*, 30, 307-322, 2020.

LEWIS, G.; SCHRINE, B.; MACKINDER, B. & LOCK, M. . *Legumes of the world*. Royal Botanic Gardens, Kew, 577p. 2005.

MACÊDO, S. P. *Morfologia vegetal: noções básicas para cursos de graduação*. 2. ed. São Paulo: Editora UFPR, 1997.

MACHADO, V. M.; SANTOS, J. B.; PEREIRA, I. M.; LARA, R. O.; CABRAL, C. M.; AMARAL, C. S. Sensibilidade de mudas de espécies florestais nativas ao glyphosate. *Bioscience Journal*, 29, 1941-1951, 2013.

METCALFE, C. R.; CHALK, L. *Anatomy of the Dicotyledons*. Oxford: Clarendon Press, 1950.

METCALFE, C. R.; CHALK, L. *Anatomy of the Dicotyledons - leaves, stem, and wood in relation to taxonomy with notes on economic uses*. Vol. I. Oxford: Clarendon Press, 1988.

MORRETES, B. L.; FERRI, M. G. Contribuição ao estudo da anatomia das folhas de plantas do cerrado. *Boletim Da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo. Botânica*, 16, 5-70, 1959.

O'BRIEN, T. P. et al. General staining procedures. In: O'BRIEN, T. P. et al. (Eds.). *Staining methods in histochemistry*. New York: Academic Press, 1964. p. 380-393.

OLIVEIRA, R. P. D.; LONGHI-WAGNER, H. M.; LEITE, K. R. B. A contribuição da anatomia foliar para a taxonomia de *Raddia* Bertol. (Poaceae: Bambusoideae). *Acta Botanica Brasilica*, 22, 1-19, 2008.

PALERMO F.H.; TEIXEIRA S.P.; MANSANO V.F.; LEITE V.G.; RODRIGUES T.M. Espaços secretores em espécies do clado Dipterygeae (Leguminosae, Papilionoideae). *Acta Botanica Brasilica*, 31, 374–381. 2017

PENNINGTON, R. T.; KLITGAARD, B. B.; IRELAND, H. E. L. E. N.; LAVIN, M. A. T. T. New insights into floral evolution of basal Papilionoideae from molecular phylogenies. In: HERENDEEN, P. S.; BRUNEAE, A. (Eds.). *Advances in Legume Systematics 9*. Kew: Royal Botanic Gardens. 233-248. 2000.

PENNINGTON, R.T.; STIRTON, C.H. & SCHRIRE, B.D. Sophoreae. Pp. 227-249. In: G.P. Lewis; B. Schrire; B. Mackinder & M. Lock (eds.). *Legumes of the World* Kew, Royal Botanic Gardens. 2005.

POLHILL, R. M. & RAVEN, P. H. Advances in Legume systematics. Kew, Royal Botanical Gardens. 1981.

RIBEIRO, P. G. Filogenia molecular do grupo Piptadenia (Leguminosae, Caesalpinioideae, Clado Mimosoide) e taxonomia do gênero *Piptadenia* Benth. 2017. Tese (Doutorado Acadêmico em Botânica) - Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana.

Rodrigues, R.S. *Leptolobium* in Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. 2020.

RODRIGUES, R. & TOZZI, A. Revisão taxonômica de *Leptolobium* (Papilionoideae, Leguminosae). Acta Botanica Brasilica. 26, 146-164. 2012.

ROMA, L. P.; SANTOS, D. Y. A. A comprehensive review of the chemical composition and epicuticular wax morphology of the cuticle in Sapindales. Brazilian Journal of Botany, 1-10. 2021.

ESPÍRITO SANTO, A. D. & PUGIALLI, H. R. L. Estudo da plasticidade anatômica foliar de *Stromanthe thalia* (Vell.) JMA Braga (Marantaceae) em dois ambientes de Mata Atlântica. Rodriguésia, 50, 109-124. 1999.

SANTOS-SIMPLÍCIO, V.; CONCE, M. C.; DALLAGNOL, L. J. Tricomas: defesa ou vulnerabilidade para a planta na interação com microrganismos?. Revisão anual de Patologia de Plantas, seção 1, vol. 8, 184-199. 2022.

SÃO MATEUS, W. M. B. Filogenia molecular e tempo de divergência em Harpalyce (Leguminosae, Papilionoideae) e Sinopse Taxonômica da sect. Brasilianae. 2018.

SARTORI, A. L. B.; TOZZI, A. M. G. A. 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. 2002.

SILVA, I. V. D.; MEIRA, R. M. S. A.; AZEVEDO, A. A.; EUCYLDES, R. M. D. A. Estratégias anatômicas foliares de treze espécies de Orchidaceae ocorrentes em um campo de altitude no Parque Estadual da Serra do Brigadeiro (PESB): MG, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 20, 741-750. 2006.

SILVÉRIO J. P. P. Phylogenetic implications of the anatomical study of the Amburaneae clade (Fabaceae: Faboideae), *Botanical Journal of the Linnean Society*, Volume 194, Issue 1. 2020.

SMITH, F. H.; SMITH, E. C. Anatomy of the inferior ovary of *Darbya*. *American Journal of Botany*, 29(6), 464-471. 1942.

SOLEREDER, H. Systematic anatomy of the dicotyledons: a handbook for laboratories of pure and applied botany (Vol. 1). Clarendon Press, Oxford. 1908.

SOMAVILLA, N. S.; GRACIANO-RIBEIRO, D. Análise comparativa da anatomia foliar de Melastomataceae em ambiente de vereda e cerrado *sensu stricto*. *Acta Botanica Brasilica*, 25(4), 764-775. 2011.

(LPWG) THE LEGUME PHYLOGENY WORKING GROUP . A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. *Taxon* 66(1), 44-77. 2017.

(LPWG) THE LEGUME PHYLOGENY WORKING GROUP . Legume phylogeny and classification in the 21st century: progress, prospects and lessons for other species-rich clades. *Taxon* 62(2), 217-248. 2013.

THIERS, B. *Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. 2013.

VALKAMA, E.; SALMINEN, J. P.; KORICHEVA, J.; PIHLAJA, K. Comparative analysis of leaf trichome structure and composition of epicuticular flavonoids in Finnish Birch species. *Annals of Botany, London*, 91(6), 643-655, 2003.

VELAZCO, S. J. E.; GALVÃO, F.; KELLER, H. A.; BEDRIJ, N. A. Cerrados in Argentina: Structure, diversity and biogeography of the woody component of a savanna in the Misiones Province. *Rodriguésia*, 69, 335-349. 2018.

WATSON, R. W. The effect of cuticular hardening on the form of epidermal cells. *New Phytologist* Trust, 41(4), 223-229. 1942.