

UNESP – UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

CAMPUS DE BOTUCATU

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

MORFOANATOMIA E ONTOGÊNESE DE *MACHAERIUM* PERS.

(FABACEAE: FABOIDEAE): FRUTO, SEMENTE E PLÂNTULA

DANIELA DIAS PINTO

Tese apresentada ao Instituto de
Biotecnologia, *Campus* de Botucatu, UNESP,
para obtenção do título de Doutor em
Ciências Biológicas (Botânica), AC:
Morfologia e Diversidade Vegetal

Botucatu - SP
- 2009 -

Ilustração capa: J. B. de Paula Fonseca

UNESP – UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

CAMPUS DE BOTUCATU

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

**MORFOANATOMIA E ONTOGÊNESE DE *MACHAERIUM* PERS.
(FABACEAE: FABOIDEAE): FRUTO, SEMENTE E PLÂNTULA**

DANIELA DIAS PINTO

PROFA. DRA. DENISE MARIA TROMBERT OLIVEIRA

ORIENTADORA

**Tese apresentada ao Instituto de
Biotecnologia, *Campus* de Botucatu, UNESP,
para obtenção do título de Doutor em
Ciências Biológicas (Botânica), AC:
Morfologia e Diversidade Vegetal**

**Botucatu - SP
- 2009 -**

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉCNICA DE AQUISIÇÃO E TRATAMENTO
DA INFORMAÇÃO
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CAMPUS DE BOTUCATU - UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: SELMA MARIA DE JESUS

Pinto, Daniela Dias.

Morfoanatomia e ontogênese de *Machaerium* Pers. (Fabaceae: Faboideae):
fruto, semente e plântula / Daniela Dias Pinto. – Botucatu : [s.n], 2009.

Tese (doutorado) – Universidade Estadual Paulista, Instituto de
Biociências de Botucatu 2009

Orientadora: Denise Maria Trombert de Oliveira

Assunto CAPES: 20300000

1. Morfologia vegetal 2. Botânica

CDD 581.4

Palavras-chave: Anatomia; Desenvolvimento pós-seminal; Embrião; Morfologia; Pericarpo; Tegumento

Aos meus pais, João Lopes Pinto e Ana da Conceição Dias Pinto, por terem aberto o caminho, servindo-me sempre como exemplos de dignidade e honestidade.

Aos meus irmãos, Marcela Dias Pinto e Jorge Luiz Dias Pinto, pela força e garra que sempre tiveram e que sempre me transmitiram.

Amo vocês!

Agradecimentos

Ficam aqui expressos os meus sinceros agradecimentos às pessoas e instituições que, por vias diretas ou indiretas, permitiram a realização deste trabalho.

À Profa. Dra. Denise Maria Trombert de Oliveira, orientadora, pela confiança, incentivo, amizade e pelas sábias críticas construtivas.

À Profa. Dra. Kátia Socorro Mathias Mourão, que um dia confiou na minha capacidade, abrindo as portas do mundo científico e acadêmico.

A todos os professores do curso de Pós-graduação em Botânica do Instituto de Biociências da UNESP, Câmpus de Botucatu, pela dedicação.

Aos técnicos Clemente José Campos e Kleber Alexandre Campos, pela colaboração solícita em todas as fases de elaboração do trabalho.

À Maria Olívia Gaspar Corrêa e Valdir Zucareli, pela presença, incentivo e pelas inúmeras “discussões” científicas, nos vários momentos do trabalho.

Às minhas amigas, Mônica, Monalissa e Rubia, por estarem sempre prontas a me ajudar nas coletas finais e intermináveis.

Aos meus colegas João Donizete Denardi, Juliana Marzinek e Inara Regiane Moreira Coneglian, pelo apoio emocional e logístico durante a tese, impossíveis de enumerar aqui.

Aos pós-graduandos do Departamento de Botânica, pela troca de informações e amizade durante o desenvolvimento desta tese.

Aos funcionários do Departamento de Botânica, em especial a Adriana Ribas Barduco, por me prestar favores enormes, apesar de tão atarefada.

Aos funcionários da Secção de Pós-graduação, Sérgio Primo Vicentini, Maria Helena Godoy e Luciene de Cássia Jerônimo Tobias, por todo auxílio prestado no decorrer do curso

À Capes, pela concessão da bolsa de doutorado.

Enfim, a todos que contribuíram de alguma forma para o desenvolvimento deste trabalho, muito obrigada!

Sumário

	Página
Resumo.....	1
Abstract.....	3
Introdução geral.....	5
Revisão da literatura.....	8
Organização do trabalho.....	21
Capítulo I.....	22
Resumo.....	24
Introdução.....	25
Material e métodos.....	26
Resultados.....	27
Discussão.....	30
Agradecimentos.....	33
Referências bibliográficas.....	33
Figuras.....	36
Capítulo II.....	43
Resumo.....	45
Introdução.....	46
Material e métodos.....	47
Resultados.....	48
Discussão.....	51
Agradecimentos.....	53
Referências bibliográficas.....	53
Figuras.....	56
Capítulo III.....	63
Resumo.....	65
Introdução.....	66
Material e métodos.....	67
Resultados.....	68
Discussão.....	72
Agradecimentos.....	74
Referências bibliográficas.....	74

Figuras.....	78
Considerações finais.....	85
Referências bibliográficas.....	86

PINTO, D.D. **MORFOANATOMIA E ONTOGÊNESE DE *MACHAERIUM* PERS. (FABACEAE: FABOIDEAE): FRUTO, SEMENTE E PLÂNTULA.** 2009. 92P. TESE (DOUTORADO) – INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS, UNESP – UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA, BOTUCATU.

RESUMO – Fabaceae apresenta ampla distribuição geográfica e compreende cerca de 727 gêneros e aproximadamente 19.320 espécies, sendo considerada a maior família depois de Asteraceae e Orchidaceae. Faboideae compõe a maior das subfamílias e possui as características mais derivadas. Dalbergieae é uma das tribos basais de Faboideae e apresenta 17 gêneros nos trópicos, concentrados na América tropical; *Machaerium* está incluído nesta tribo e sendo o maior número de espécies localizadas no Brasil, em diversas formações vegetais. O presente trabalho descreve a morfologia, anatomia e ontogênese dos frutos e sementes de *Machaerium brasiliense*, *M. hirtum*, *M. nyctitans*, *M. stipitatum* e *M. villosum*, comparando as espécies entre si e com a literatura; verifica-se, ainda, a morfologia das plântulas de *M. brasiliense*, *M. hirtum* e *M. villosum*, bem como é apresentada a análise anatômica comparada de cotilédones, eofilos e metafilos. O material coletado foi processado segundo técnicas usuais em microscopia de luz, utilizando-se principalmente, inclusão em metacrilato; para estudo da venação, eofilos e metafilos foram diafanizados. As cinco espécies estudadas apresentam o ovário típico das leguminosas, ocorrendo inúmeros tricomas tectores em toda a periferia, além de tricomas glandulares em *M. hirtum*; o ovário apresenta secção transversal ovada a elíptica, destacando-se a ocorrência de idioblastos fenólicos junto aos feixes vasculares. Após a fecundação, são reconhecidas grandes variações, ocorrendo inúmeras divisões celulares, as quais são mais numerosas no endocarpo externo. Durante a fase de alongamento e diferenciação celulares, destaca-se a formação do *seed cushion*, constituído por longos tricomas pluricelulares voltados para o interior exceto em *M. villosum* que o endocarpo interno é parenquimático, formando um tecido que preenche a cavidade seminal. A fase de amadurecimento dos frutos é marcada por lignificação em parte do mesocarpo e endocarpo, observando-se a formação de esclereídes mesocárpicas e a lignificação das fibras do endocarpo externo em todas as espécies. Formam-se sâmaras típicas, cujas peculiaridades estruturais são características dos frutos de Dalbergieae, corroborando dados da literatura. Os óvulos são campilótrofos e bitegmentados, típicos de Faboideae, formando-se sementes campilótrofas, unitegmentadas e exalbuminosas nas cinco espécies. Apresentam testa relativamente delgada e impregnada por compostos fenólicos, sendo resultante do coalescimento do tegumento interno ao externo; a camada paliçádica e as

células em ampulheta, estruturas típicas das sementes de leguminosas, encontram-se pouco diferenciadas. O embrião é único nas sementes de todas as espécies, exceto em *M. nyctitans*, onde se observou poliembrionia. O embrião exibe características típicas Faboideae, apresentando o eixo embrionário curvo e plúmula diferenciada, com exceção de *M. hirtum*, cujo eixo embrionário é levemente curvo e a plúmula é pouco diferenciada. Os cotilédones são plano-convexos, carnosos e ligeiramente assimétricos em secção transversal. As plântulas exibem rápido desenvolvimento, sendo fanero-epígeas em *M. brasiliense* e *M. villosum* e cripto-hipógeas em *M. hirtum*. O número de folíolos do primeiro par de eofilos é variável, sendo unifoliolado em *M. brasiliense*, plurifoliolado em *M. hirtum* e trifoliolado em *M. villosum*. Os cotilédones são carnosos e apresentam mesofilo homogêneo. Os eofilos e metafilos exibem principalmente estômatos paracíticos apenas na face abaxial do limbo, que apresenta mesofilo dorsiventral, com maior proporção de parênquima lacunoso. O padrão de venação dos eofilos e metafilos é do tipo broquidódromo para *M. brasiliense* e *M. villosum* e craspedódromo para *M. hirtum*. Diante do exposto, conclui-se que o pericarpo e semente das espécies de *Machaerium* estudadas exibem características bem homogêneas, compondo o padrão típico de Fabaceae. A heterogeneidade observada no tipo de plântula já foi descrita previamente para espécies de *Machaerium*, sendo comum em Dalbergieae.

Palavras-chave: morfologia, anatomia, pericarpo, tegumento, embrião, desenvolvimento pós-seminal

PINTO, D.D. **MORPHOLOGY, ANATOMY AND ONTOGENY OF *MACHAERIUM* PERS. (FABACEAE: FABOIDEAE): FRUIT, SEED AND SEEDLING.** 2009. 92P. DR THESIS – BIOSCIENCES INSTITUTE, UNESP – SÃO PAULO STATE UNIVERSITY, BOTUCATU.

ABSTRACT – Fabaceae presents wide geographic distribution and consists of approximately 727 genera and 19,320 species; it has been considered the third largest family, following Asteraceae and Orchidaceae. Faboideae represents the major subfamily and has the most derivative characteristics of such group. Dalbergieae is a basal tribe of Faboideae and presents 17 genera in the tropics, mainly in America; *Machaerium* is included in that tribe and has the largest number of species located in Brazil, in several biomes. The present work describes the morphology, anatomy and ontogeny of fruits and seeds from *Machaerium brasiliense*, *M. hirtum*, *M. nyctitans*, *M. stipitatum*, and *M. villosum*, through comparison between these species and with those in literature; besides, the morphology of seedlings of *M. brasiliense*, *M. hirtum* and *M. villosum* is analyzed and the comparative anatomical analysis of cotyledons, eophylls and metaphylls is presented. The material was collected and processed according to usual techniques of light microscopy, mainly through embedding in methacrylate; for venation study, eophylls and metaphylls were clarified. All studied species have typical leguminous ovary, with several non-glandular trichomes in all periphery, besides glandular trichomes in *M. hirtum*; the ovary presents ovate to elliptical transverse section, and phenolic idioblasts close to the vascular bundles are also detected. After fecundation, great variations are observed, with several cell divisions, which are more frequent in the outer endocarp. During cell elongation and differentiation, the seed cushion is originated by long pluricellular trichomes directed towards the interior, filling the seed chamber. Lignification is noted in part of the mesocarp and endocarp during fruit ripening, with formation of mesocarpic sclereids and outer endocarp fibers in all species. The samaras present typical structural peculiarities regarding those of Dalbergieae fruits, which agree with reports in literature. Campylotropous and bitegmic ovules, typical of Faboideae, originate campylotropous, unitegmic and exalbuminous seeds in all five species. The testa is relatively thin, impregnated with phenolic compounds and results from the coalescence between the inner and the outer integument; palisade and hourglass cells, which are typical structures of leguminous seeds, are little differentiated. The embryo is single in the seeds from all species, except *M. nyctitans*, in which polyembryony is observed. The embryo has typical Faboideae characteristics, presenting curved axis and differentiated plumule, except for *M. hirtum*, in which the embryo

axis is slightly curved and the plumule is little differentiated. Cotyledons are plano-convex, fleshy and slightly asymmetric in transverse section. Seedlings have fast development and are phanero-epigeal in *M. brasiliense* and *M. villosum*, and crypto-hypogeal in *M. hirtum*. The leaflet number in the first pair of eophylls is variable, since they can be unifoliolate in *M. brasiliense*, trifoliolate in *M. villosum* and plurifoliolate in *M. hirtum*. Cotyledons are fleshy and present homogenous mesophyll. Eophylls and metaphylls have mainly paracytic stomata only in the abaxial face of the leaf, which has dorsiventral mesophyll with higher proportion of spongy parenchyma. The venation pattern of eophylls and metaphylls is brochidodromous in *M. brasiliense* and *M. villosum*, and craspedodromous in *M. hirtum*. We conclude that the pericarp and seed of the studied *Machaerium* species have well-homogenous characteristics, which represent the typical Fabaceae pattern. The observed heterogeneity of seedling type was previously described in *Machaerium* species and is common in Dalbergieae.

Keywords: morphology, anatomy, pericarp, seed coat, embryo, post-seminal development

Introdução

Fabaceae é um dos maiores grupos vegetais nos trópicos, com 727 gêneros e cerca de 19.320 espécies, tradicionalmente dividida em três subfamílias: Caesalpinioideae, Mimosoideae e Faboideae. Esta última subfamília compreende, aproximadamente, 478 gêneros e 13.800 espécies (Lewis *et al.* 2005).

Dentre as Faboideae, Millettieae, Dalbergieae e Swartzieae são subtribos de ocorrência principalmente pantropical, sendo consideradas grupos ancestrais (Polhill 1981a). Apesar de muitos estudos com espécies dessas tribos (Mansano & Tozzi 1999, 2001, Mendonça Filho 2002, Mendonça-Filho *et al.* 2007), há ainda muitas dificuldades taxonômicas que permanecem por resolver; estudos estruturais com esses grupos constituem importante base para a compreensão das Faboideae (A.M.G.A. Tozzi, com. pes.).

Apesar de haver grande variação carpológica em Fabaceae, trabalhos estruturais sobre a morfologia de seus frutos são ainda escassos. Dentre os autores que estudaram os órgãos reprodutivos no grupo destacam-se Barroso *et al.* (1999), que consideraram de grande importância o estudo da morfologia do fruto nas leguminosas. É de conhecimento geral que as leguminosas passaram por uma série de adaptações, por meio das quais derivaram variados tipos de frutos; por isso, é necessário que se qualifiquem detalhadamente essas formas, para individualizá-las e empregá-las no reconhecimento dos vários táxons das Fabaceae, já que a tipologia variável do fruto (folículos, legumes, sâmaras, lomentos, craspédios, entre outros) constitui caráter taxonômico relevante no grupo.

Corner (1951, 1976), descrevendo sementes de Fabaceae, destacou como características típicas de Faboideae a presença de hilo relativamente grande, com fissura mediana e uma barra de traqueídes no tecido sub-hilar, duplicação da paliçada sobre o hilo, suprimento vascular sem extensões pós-calazais e rafe mais curta que a anti-rafe, sendo a semente derivada de óvulo campilótropo. O autor generalizou ainda que, com raras exceções, são sementes exalbuminosas, cuja radícula é longa e as células cotiledonares geralmente possuem paredes delgadas. Na tribo Dalbergieae, o endurecimento da testa da semente e o tamanho da radícula são considerados importantes para delimitação genérica, mas precisam ser analisados dentro do contexto ecológico (Polhill 1981b).

Também a morfologia das plântulas e plantas jovens tem papel relevante nos estudos de vegetação, seja para compreender o ciclo de vida e processos de germinação e crescimento de suas espécies, seja para a obtenção de mudas ou mesmo para classificar indivíduos jovens visando à sua identificação (Duke 1965). Esses estudos são fundamentais também para trabalhos de regeneração da vegetação (Compton 1912, Duke 1965, Lima 1989-

1990, Oliveira 1999b). Como os dados estruturais ainda são escassos, é difícil compreender todo o processo de desenvolvimento estrutural, fisiológico e ecológico das plantas nos estágios iniciais e em diversos biomas (Mourão *et al.* 2002).

Lima (1989-1990) estudou a morfologia de frutos, sementes e plântulas de espécies de Dalbergieae, com ênfase em atributos taxonômicos, justificando o seu trabalho pela grande variedade de morfologia de frutos dentro da tribo e até mesmo em alguns gêneros.

Machaerium é predominantemente neotropical, encontrado do México ao Brasil e Argentina; é um dos maiores gêneros arbóreos tropicais de Faboideae e o terceiro maior de Dalbergieae, com aproximadamente 130 espécies, popularmente conhecidas como jacarandá (Lewis *et al.* 2005). Várias das espécies de *Machaerium* são encontradas em diferentes vegetações e têm sido utilizadas para variados fins, dentre os quais recomposição de áreas degradadas e uso medicinal (Lorenzi 1992, 1998; Pott & Pott 1994; Bortoluzzi *et al.* 2003). Alguns estudos taxonômicos foram realizados com *Machaerium* ocorrentes em diferentes regiões brasileiras (Bastos 1987, Lewis 1987, Lima *et al.* 1994, Mendonça-Filho 1996, 2002, Menonça-Filho *et al.* 2007, Sartori & Tozzi 1998, Bortoluzzi *et al.* 2003), resultando em novos arranjos de espécies e novas denominações para as espécies do grupo.

Mendonça-Filho (2002) ressaltou que, mesmo existindo grande número de trabalhos realizados com *Machaerium*, existe ainda necessidade de mais estudos com o gênero, devido aos inúmeros problemas taxonômicos decorrentes de caracteres intermediários entre vários grupos de espécies. Apenas oito espécies do gênero tiveram a morfologia e anatomia de frutos, sementes e plântulas estudadas. A utilização dessas características com a função de ampliar as informações sobre Fabaceae tem sido de grande importância para a delimitação de gêneros e espécies.

Considerando a ampla distribuição neotropical, a indiscutível importância ecológica e a aplicabilidade de estudos morfoanatômicos de frutos, sementes e plântulas visando à resolução de problemas taxonômicos para *Machaerium*, o presente trabalho tem como objetivos:

1- Caracterizar estruturalmente frutos e sementes, por meio de estudo morfoanatômico e ontogenético de *Machaerium brasiliense*, *M. hirtum*, *M. nyctitans*, *M. stipitatum* e *M. villosum*, avaliando seu potencial taxonômico.

2- Verificar a possível ocorrência de padrões estruturais entre as cinco espécies referidas no item 1.

3- Analisar estruturalmente o processo de desenvolvimento pós-seminal, descrevendo detalhadamente a morfologia da plântula e verificando a ocorrência de nodulação

de *M. brasiliense*, *M. hirtum* e *M. villosum*.

4- Descrever e comparar a estrutura de cotilédones, eofilos e metafilos das três espécies referidas no item 3.

REVISÃO DE LITERATURA

1. Fabaceae

Entre as Angiospermas, Fabaceae é a maior família depois de Asteraceae e Orchidaceae (Gunn 1984). Com relação à importância econômica, é superada apenas por Poaceae, visto que algumas Fabaceae são apontadas como uma das principais fontes de produção de proteína vegetal, destacando-se também na produção de óleos, resinas, perfumes, tinturas, medicamentos, inseticidas, adubo, forragem e por apresentar madeiras com grande valor comercial no mundo (Judd *et al.* 1999).

Muitas espécies de leguminosas são características de áreas abertas, perturbadas, apresentando alto potencial de colonização inicial e expansão rápida; essa característica é devida, principalmente, à associação das raízes com bactérias do gênero *Rhizobium*, fixadoras de nitrogênio atmosférico, e com ectomicorrizas (Lewis 1987).

Segundo Corby (1981), a presença de nodulação é mais comum em Mimosoideae e Faboideae, sendo rara em Caesalpinioideae. Faria *et al.* (1989) estudaram a ocorrência de nodulação em leguminosas, verificando que, dos 14 gêneros descritos de Dalbergieae, 13 apresentaram nodulação; das 20 espécies analisadas de *Machaerium*, 16 apresentaram nodulação.

Espécies de leguminosas arbóreas são amplamente utilizadas na recuperação de áreas degradadas, visto que essas espécies, pela simbiose com microrganismos que fixam nitrogênio, dispensam total ou parcial adubação nitrogenada e ainda contribuem para que, em conjunto com outras espécies consorciadas ou em sucessão, garanta-se a auto-sustentabilidade dos sistemas ecológicos, sejam eles agrícolas, florestais ou de reabilitação (Siqueira 1993). As espécies de leguminosas arbóreas apresentam grande concentração de nitrogênio associada à grande produção de biomassa (folhas, galhos, raízes, nódulos, entre outros), possibilitando, após sua incorporação, uma contribuição significativamente maior de matéria orgânica para o solo, com baixa relação C:N (Moreira 1994).

Tradicionalmente, Fabaceae é dividida em três subfamílias: Mimosoideae, Caesalpinioideae e Faboideae (Lewis *et al.* 2005). Considerando-se as recentes análises filogenéticas, as Fabaceae passaram a ser divididas em quatro grupos: Caesalpinioideae, subfamília parafilética, e Cercidae, Faboideae e Mimosoideae, grupos monofiléticos (Souza & Lorenzi 2005). Devido ao elevado número de espécies, a família ainda apresenta muitos problemas taxonômicos e inúmeros trabalhos têm sido realizados com o objetivo de determinar os agrupamentos mais adequados.

Fabaceae apresenta distribuição geográfica ampla, sendo que Caesalpinioideae restringe-se aos trópicos e subtropicais, sendo muito numerosa na América e possuindo, aproximadamente, cinco tribos, 152 gêneros e cerca de 2.250 espécies. A maioria das Caesalpinioideae possui hábito arbóreo ou arbustivo, havendo poucas espécies herbáceas. As Caesalpinioideae apresentam muitas espécies com tipos morfológicamente isolados que podem ser considerados ramos terminais da árvore filogenética, porém ocorrem espécies que são citadas como as leguminosas mais primitivas, de modo que a subfamília é considerada o grupo ancestral das demais. Na América do Sul, são encontrados representantes que evidenciam ligações entre Caesalpinioideae e Faboideae, muitos deles limitados à região tropical (Polhill *et al.* 1981).

As Mimosoideae distribuem-se pelos trópicos e subtropicais, com muitas espécies no hemisfério sul e alguns gêneros em regiões temperadas, num total de quatro tribos, 63 gêneros e, aproximadamente, 3.270 espécies (Polhill *et al.* 1981, Lewis *et al.* 2005).

As Faboideae compõem a maior das subfamílias e apresentam características mais derivadas, sendo encontradas em quase todo mundo com exceção dos pólos e algumas ilhas como a Nova Zelândia; são representadas por um maior número de gêneros lenhosos, no hemisfério sul e trópicos, e por gêneros herbáceos em regiões de clima temperado, totalizando 28 tribos, 440 gêneros e cerca de 13.800 espécies (Polhill *et al.* 1981, Lewis *et al.* 2005).

Wojciechowski *et al.* (2004) realizaram estudos filogenéticos da família, com ênfase em Faboideae, e destacaram que os seus resultados corroboram os trabalhos filogenéticos anteriores realizados com leguminosas, confirmando a origem monofilética de Faboideae.

Para as Faboideae, Polhill & Raven (1981) destacaram características como flores com tempo prolongado de vida, estandarte diferenciado, zigomorfismo, poucos óvulos, frutos lenhosos a membranáceos e indeiscentes, como características que indicam que a subfamília é a mais derivada de Fabaceae.

Dentre as tribos de Faboideae, Dalbergieae apresenta 17 gêneros nos trópicos, concentrados na América tropical, com porte arbóreo ou arbustivo, às vezes trepador por gavinhas lenhosas. São plantas com folhas imparipinadas, que produzem racemos, racemos corimbiformes ou panículas; o androceu apresenta dez estames e é gamostêmone, podendo-se apresentar monoadelfo ou diadelfo; o ovário é estipitado, com ou sem disco nectarífero basal; os frutos são samaróides, sempre indeiscentes (Polhill 1981a).

2. *Machaerium*

O nome *Machaerium* tem origem grega da palavra *machaira*, que significa punhal ou faca grande, referindo-se à forma dos frutos e/ou à forma das estípulas de algumas espécies (Lewis *et al.* 2005).

Machaerium Pers. está incluído em Dalbergieae e apresenta aproximadamente 130 espécies, com distribuição neotropical que se estende do sul do México à América Central e do Sul (Rudd 1977, Lewis *et al.* 2005). O Brasil apresenta o maior número de espécies de *Machaerium*, em diversas formações vegetais; são encontradas desde árvores até plantas escandentes, que predominam na região amazônica; em alguns casos, apresentam espécies endêmicas de determinados biomas, como *M. acutifolium*, que ocorre exclusivamente em áreas de cerrado (Hoehne 1941, Ducke 1949).

Lavin *et al.* (2001), em recentes análises cladísticas, relataram que Dalbergieae não é monofilética e descreveram o clado *Dalbergia*, constituído por *Dalbergia*, *Machaerium* e mais 14 gêneros, anteriormente pertencentes à tribo Aeschynomeneae.

Muitas espécies florestais, incluindo as de *Machaerium*, apresentam produção irregular de sementes, sendo abundante em determinado ano e escassas em outros, motivo pelo qual estudos com essas espécies tornam-se necessários para garantir a demanda anual de sementes para programas de reflorestamento, visando a recuperação de ecossistemas degradados ou para coleções de plantas medicinais (Carneiro & Aguiar 1993).

Embora *Machaerium* apresente grande produção de sementes, há perda rápida de viabilidade em condições ambientais. Medeiros & Zanon (2000), ao estudarem o armazenamento de sementes de *M. stipitatum*, verificaram que não há registro de informação específica sobre a germinação de *Machaerium*, ressaltando a importância de estudos com o objetivo de detectar qual o melhor substrato e temperatura para germinação de plantas do gênero. Carvalho (1994) estudou a germinação de *M. scleroxylon* e verificou que as sementes, quando armazenadas em câmara fria, mantêm a capacidade de germinação por até dois anos.

Muitas espécies de *Machaerium* apresentam potencial medicinal como descrito por Marquesini (1995), que relatou a utilização da casca de *M. stipitatum* pelos índios Kaingáng, como remédio para curar ferida e infecções na boca (o chamado “sapinho”). Espécies amazônicas e pantaneiras também são utilizadas com finalidades medicinais, como *M. kegelii*, *M. lunatum* e *M. hirtum* (Rudd 1977, 1987, Pott & Pott 1994). Muhammad *et al.* (2001) analisaram compostos químicos retirados de *M. multiflorum*, confirmando ação anti-malárica e anti-bactericida.

Várias espécies do gênero destacam-se no comércio madeireiro, conhecidas como “jacarandá”, que no passado forneceram madeiras nobres para construção civil ou confecção de mobiliário de luxo. Atualmente, são árvores raras ou pouco comuns, devido à exploração predatória e redução do seu hábitat natural, entretanto possuem grande potencial de uso para ornamentação urbana e recuperação de áreas degradadas (Lorenzi 1998).

Bentham (1860) classificou 56 espécies conhecidas de *Machaerium* em séries, utilizando caracteres vegetativos, principalmente a forma e venação de folíolos e a ocorrência de estípulas espinoscentes. Taubert (1894) manteve as séries, denominadas agora de seções: *Machaerium* sect. *Penninervea*, *M.* sect. *Lineata*, *M.* sect. *Oblonga*, *M.* sect. *Reticulata* e *M.* sect. *Acutifolia*.

Estudos taxonômicos realizados por Sartori & Tozzi (1998) confirmaram a ocorrência de 17 espécies de *Machaerium* no estado de São Paulo. As autoras atualizaram as descrições e ilustrações das espécies, bem como apresentaram informações sobre a distribuição geográfica e produziram chave de identificação.

Mendonça-Filho *et al.* (2002) descreveram características cromossômicas de 18 espécies de *Machaerium* de diferentes seções, coletadas em diferentes biomas brasileiros nas regiões sudeste e nordeste; neste trabalho, foi verificada, pela primeira vez, a ocorrência de poliploidia em três espécies de *Machaerium* o que, segundo os autores, demonstra um papel secundário de especiação, por ser encontrada em apenas três espécies. O estudo ressalta que foram utilizadas apenas 14% de espécies descritas de *Machaerium*, e que informações do habitat, em conjunto com análises cromossômicas e descrições morfológicas dessas espécies, podem levar ao melhor entendimento das relações filogenéticas entre as espécies, culminando em melhor classificação para o gênero.

Mendonça-Filho *et al.* (2007) elaboraram uma revisão taxonômica de *Machaerium* sect. *Oblonga*, descrevendo 12 espécies; ressaltaram a necessidade de novos estudos com o gênero, com o intuito de ampliar o atual conhecimento taxonômico de *Machaerium*, considerando a escassez de revisões taxonômicas recentes.

Ribeiro & Lima (2007) realizaram estudo taxonômico de cinco espécies de *Machaerium* em Mata Atlântica. Neste trabalho, verificaram que os caracteres morfológicos mais relevantes para a taxonomia das espécies são o indumento das folhas, os estames e forma do fruto, principalmente do núcleo seminífero.

3. Espécies estudadas

As cinco espécies estudadas neste trabalho pertencem às seções *Machaerium*. sect. *Reticulata* (*Machaerium brasiliense*), *M.* sect. *Lineata* (*M. hirtum*), *M.* sect. *Oblonga* (*M.*

nyctitans) e *M. sect. Acutifolia (M. villosum)*; *M. stipitatum* não se enquadra em nenhuma das seções definidas.

3.1. *Machaerium brasiliense* Vogel (Fig. A)

A espécie é arbórea de 8 a 14m, conhecida popularmente como pau-sangue, jacarandá e sapuva. É encontrada do Maranhão ao Paraná. Sua madeira é utilizada em construções e ferramentas, sendo também aplicada para a recuperação de áreas degradadas. Sua floração ocorre de junho a agosto e o amadurecimento dos frutos ocorre de abril a maio (Lorenzi 1998).

3.2. *Machaerium hirtum* (Vell.) Stellfeld (Fig. B)

Árvore com altura de 4 a 8m, a espécie é caracterizada por apresentar espinhos retilíneos e achatados, folíolos oblongos ou estreito-oblongos, brilhantes na face adaxial, o que a diferencia de *M. aculeatum*, sempre com hábito escandente. *Machaerium hirtum* ocorre em várias vegetações, como cerrado de solos argilosos e arenosos, cerradão, floresta estacional decidual e semidecidual, e floresta ombrófila densa aluvial (Polido & Sartori 2007). Floresce de maneira vigorosa nos meses de fevereiro e março e frutifica de março a agosto, sendo as flores muito visitadas por abelhas. A madeira é empregada para construções rústicas e suas cinzas foram utilizadas, antigamente, para fazer sabão (Lorenzi 1998).

3.3. *Machaerium nyctitans* (Vell.) Benth. (Fig. C)

Árvore que varia de 5 a 20m de altura, com folhas compostas imparipinadas, estipuladas, com 11 a 35 folíolos ferrugíneo-pubescentes na face abaxial. Apresenta floração de janeiro a outubro e frutificação de fevereiro a novembro. Seu hábitat é a floresta costeira, floresta de araucária, província paranaense, preferencialmente em solo arenoso. A espécie é encontrada na Argentina, Bahia, Minas Gerais, Paraná, Rio de Janeiro e São Paulo. Conhecida popularmente como bico-de-pato, jacarandá bico-de-pato, bico-de-pato-grande ou chimbé, possui madeira utilizada para a produção de ferramentas. Como planta pioneira, é ótima para plantios em áreas degradadas e de preservação. Suas flores são perfumadas e melíferas (Lorenzi 1998, Mendonça-Filho *et al.* 2007).



Figuras A-E. Aspecto geral das espécies estudadas. **A.** *Machaerium brasiliense* Vogel. **B.** *Machaerium hirtum* (Vell.) Stellfeld. **C.** *Machaerium nyctitans* (Vell.) Benth. **D.** *Machaerium stipitatum* Vogel. **E.** *Machaerium villosum* Vogel. As figuras C-D são reproduzidas de Lorenzi (1998).

3.4. *Machaerium stipitatum* Vogel (Fig. D)

Machaerium stipitatum, vulgarmente conhecida como sapuva, sapuvinha ou pau-de-malho, é uma árvore de 10 a 20m de altura, tronco canelado com 40 a 50cm de diâmetro, com folhas imparipinadas com 9 a 15 folíolos glabros e membranáceos, formando frutos do tipo sâmara. Ocorre no Rio de Janeiro, Minas Gerais, Mato Grosso do Sul até o Rio Grande do Sul, e floresce durante os meses de fevereiro a abril, com a maturação dos frutos ocorrendo de setembro a outubro. A espécie tem grande potencial ornamental e pode ser recomendada para plantios mistos na recuperação de ecossistemas degradados, tanto nas baixadas úmidas

como nos terrenos pedregosos, embora apresente nítida preferência por solos férteis (Lorenzi 1998).

3.5. *Machaerium villosum* Vogel (Fig. E)

A espécie é conhecida popularmente como jacarandá-paulista, jacarandá-do-mato, jacarandá-pardo e jacarandá-do-cerradão. *Machaerium villosum* ocorre em cerrado de solos arenosos e em floresta estacional semidecidual. Floresce em setembro e outubro, sendo observados frutos em agosto e setembro. Apresenta catafilos evidentes nos ramos, folíolos oblongo-lanceolados ou elípticos, o que a distingue de *M. acutifolium* (Polido & Sartori 2007). A madeira é empregada na marcenaria de luxo e considerada própria para obras expostas, como postes, estacas e dormentes (Lorenzi 1998).

4. Estudos morfoanatômicos

4.1. Frutos e sementes

Analisando a literatura sobre frutos e sementes de Fabaceae, observa-se que existe uma ampla bibliografia, podendo-se referir, Corner (1951), Fahn & Zohary (1955), Quinlivan (1971), Dudik (1981), Gunn (1981), Oliveira (1999b), Kirkbride *et al.* (2003), Meireles & Tozzi (2008) entre outros. As Fabaceae também têm sido destacadas em trabalhos que enfocam vários grupos como os de Martin (1946), Corner (1976), Roth (1977), Spjut (1994), Werker (1997) e Barroso *et al.* (1999).

Martin (1946), em amplo estudo descreveu a morfologia interna das sementes de 155 famílias de Angiospermas, propôs uma classificação ampla, com base na proporção do embrião em relação ao endosperma, bem como envolvendo diferenças de forma e posição do embrião no interior da semente. Segundo o autor, a maioria dos órgãos reprodutivos é relativamente estável, com poucas variações entre gêneros e espécies; quando presentes, essas variações podem ter significado filogenético.

Corner (1951) estudou espécies de leguminosas, comparando as sementes pertencentes às três subfamílias; foram descritas características do tegumento, aeração das sementes e discutida a relação entre a estrutura mecânica do tegumento e a impermeabilidade da semente. Posteriormente, Corner (1976), em sua extensa publicação sobre a anatomia de sementes de dicotiledôneas, detalhou as sementes de numerosas espécies das três subfamílias.

Fahn & Zohary (1955) descreveram pericarpo de 50 gêneros de leguminosas, considerando a diferença na orientação das micelas da parede celular como responsável pela deiscência do fruto, além de discutirem a possível relação entre a ancestralidade dos gêneros

estudados e o processo de deiscência. Anatomicamente, detalharam alguns tipos de pericarpo, que receberam o nome de um dos gêneros que os apresentaram. Concluíram que é possível traçar uma linha evolutiva dentro da família, baseando-se em estudos anatômicos do pericarpo, e consideraram Mimosoideae a subfamília de estrutura mais primitiva, passando por Caesalpinioideae e chegando a Faboideae, tida como derivada.

Kopooshian & Isely (1966) relacionaram as diferenças morfológicas existentes entre as sementes de Fabaceae, separando o grupo composto por Mimosoideae e Caesalpinioideae das Faboideae. Expuseram algumas considerações filogenéticas baseadas nos dados obtidos, destacando que a relação de Mimosoideae com o restante da família permanece obscura, pois, ao mesmo tempo em que possuem características menos derivadas, outras são especializadas. Afirmaram que, seguramente, as outras subfamílias não derivaram de Mimosoideae, sugerindo que seria mais plausível que Mimosoideae tenha derivado diretamente de uma espécie de Caesalpinioideae pouco especializada.

Quinlivan (1971) estudou a impermeabilidade tegumentar de sementes de leguminosas, incluindo espécies das três subfamílias. Ao relacionar impermeabilidade e estrutura tegumentar, o autor concluiu não haver uma relação forte entre estas, sendo, então, a composição química dos tegumentos a provável causa da impermeabilidade.

Roth (1977) elaborou uma extensa revisão bibliográfica, onde enfoca os tipos de frutos de angiospermas pelas suas características morfológicas e anatômicas, descrevendo detalhadamente os frutos de Fabaceae.

Segundo Roth (1977), a presença do *seed cushion* é característica das famílias Rutaceae e Fabaceae, nesta mais evidenciado em Faboideae. A formação desse tecido ocorre por indução hormonal da semente, que provoca o início de divisões periclinais na epiderme interna do ovário, formando um tecido parenquimático, translúcido, que oferece proteção mecânica e contra o ressecamento, garantindo o crescimento da semente sem danos, nos casos em que a semente apresenta desenvolvimento tardio em relação ao pericarpo.

Dudik (1981) baseou-se na morfologia dos frutos e sementes de Fabaceae e elaborou uma lista de tendências evolutivas desses órgãos. O autor considerou que: frutos poliméricos derivam para monoméricos; da polispermia à monospermia; de frutos deiscetes para indeiscetes; de pericarpo e sementes independentes para adnatos; de semente anátropa para campilótropa; de sementes albuminosas para exalbuminosas; de sementes aladas para não aladas; e, finalmente, de sementes ariladas para não ariladas.

Gunn (1981) relatou características morfológicas e anatômicas das sementes da família, complementando o que Corner (1976) e outros autores relataram, distinguindo as três subfamílias e apresentando ilustrações comparativas. O autor embasou-se em ampla revisão sobre sementes de leguminosas, visando à aplicação sistemática.

De acordo com Pate & Kuo (1981), os frutos de leguminosas apresentam grande riqueza de características anatômicas, que pode servir de subsídio para a taxonomia. Neste trabalho, os autores dividiram o pericarpo nas camadas tradicionais (exocarpo, mesocarpo e endocarpo) e destacaram, em cada uma delas, as principais características de valor taxonômico.

Pijl (1982) considerou a monospermia constante nos frutos secos indeiscentes e nas drupas, embora Barroso *et al.* (1999) descreveram que sâmaras e legumes samaróides apresentam de uma a poucas sementes.

Spjut (1994) partiu das classificações tipológicas mais tradicionais e apresentou um trabalho sistemático, propondo 95 tipos de frutos. Para Fabaceae, o autor referiu oito tipos, separando-os nas três subfamílias: para Caesalpinioideae, citou frutos tipo câmara, legume e sâmara; para Mimosoideae, câmara, legume, *craspedium* e *lomentum*; e para Faboideae, câmara, cipsela, *diclesium*, legume, *lomentum* e utrículo.

Werker (1997) apresentou ampla descrição dos aspectos estruturais e funcionais das sementes; seu enfoque é a descrição da morfologia e anatomia, sem a preocupação de caracterizar grupos taxonômicos. A autora aborda todos os aspectos relacionados com as sementes, desde sua estrutura externa, como coloração, topografia, dessecação, passando pelo embrião, reservas, estruturas secretoras, processos de dispersão de sementes, dormência, chegando até a fisiologia e modificações na germinação.

Von Teichman & Van Wyk (1991) afirmaram que a morfologia de sementes e frutos apresenta, normalmente, pequena plasticidade fenotípica. Por sua vez, caracteres embriológicos são usualmente constantes dentro dos gêneros funcionando como significativos indicadores de afinidades taxonômicas. Contudo, os autores destacaram que ainda são poucos os estudos descritivos e ontogenéticos da estrutura seminal.

Barroso *et al.* (1999) descreveram a morfologia de frutos e sementes aplicada à sistemática, dando maior destaque às espécies nativas do Brasil. Para Fabaceae, o trabalho descreve que, além do legume típico, podem ser observados legume bacóide, núcula, folículo, lomento, lomento drupáceo, criptolomento, craspédio, criptossâmara, drupa, sâmara, sacelo, legume nucóide e legume samaróide. Para Faboideae, foram destacados frutos do tipo

folículo, legume, sâmara, craspédio, criptossâmara, lomento, legume bacóide, legume nucóide, legume samaróide e drupa, mostrando a grande variação carpológica na subfamília.

Oliveira (1999a) estudou os embriões de 15 espécies de Fabaceae, cinco de Faboideae, com objetivo de comparar as estruturas e fornecer subsídios para trabalhos de sistemática e filogenia. O trabalho apresentou dados sobre os tecidos meristemáticos, grau de diferenciação da plúmula, tipos de cotilédones e eixo embrionário.

Kirkbride *et al.* (2003) reuniram as características gerais de frutos e sementes de numerosas espécies de Faboideae, fazendo descrição comparativa com as outras subfamílias, a partir de descrições detalhadas dos gêneros, apresentando também chave para identificação genérica.

Diretamente relacionados aos frutos e sementes de Faboideae, podem ser citados, dentre outros, trabalhos como os de Souza (1981, 1984), Paoli (1991, 1992), Martins & Oliveira (2001), Nakamura & Oliveira (2005), Oliveira & Paiva (2005), Pinto (2005) e Meireles & Tozzi (2008).

Souza (1981) analisou as sementes de *Lonchocarpus muehlbergianus*, por meio de estudos morfoanatômicos relacionando os estádios de desenvolvimento da semente aos do pericarpo. A formação do proembrião em *L. muehlbergianus* ocorre muito cedo na semente, por isso o mecanismo protetor também se desenvolve precocemente, com a organização do endocarpo parenquimático multiestratificado (*seed cushion*), característica que parece diferir em espécies que possuem padrões histológicos distintos de diferenciação do pericarpo.

Souza (1984) relatou o desenvolvimento do pericarpo de *Lonchocarpus muehlbergianus*, que apresenta fruto do tipo folículo indeiscente, com endocarpo esclerenquimático e presença de *seed cushion*. O autor ressaltou que este tipo de fruto é considerado filogeneticamente ancestral, porém alguns aspectos, como indeiscência na maturidade, número reduzido de sementes, forma pouco alongada e a existência de um único estrato esclerenquimático interno, são considerados características derivadas.

Com relação aos frutos e sementes de Dalbergieae, Lima (1989-1990) descreveu a morfologia e anatomia como caracteres de valor taxonômico. Em algumas famílias, como nas leguminosas em geral, esses caracteres são utilizados como decisivamente para o reconhecimento de determinados grupos. Apesar disso, ainda são escassos os trabalhos que tratam da análise morfológica e anatômica dos frutos e sementes.

Polhill (1981a) descreveu os frutos de Dalbergieae como indeiscentes, formando cavidades seminais delimitadas e protegidas pelo endocarpo lenhoso, sendo que, na maioria dos casos, são monospérmicos.

Paoli (1991) estudou o desenvolvimento de sementes e aspectos da geminação de *Dalbergia nigra*, enumerando diversas características típicas de sementes de Faboideae, como óvulo e semente campilótopos, sementes exalbuminosas, embrião com radícula longa e as células cotiledonares com paredes delgadas; no que se refere ao hilo, nenhuma das estruturas típicas de Faboideae foi observada. Em relação à germinação, a autora relatou que a pré-lavagem das sementes é muito importante, pois elimina os compostos fenólicos existentes no tegumento, facilitando a germinação.

Paoli (1992) estudou o desenvolvimento do fruto de *Dalbergia nigra* e destacou que o endocarpo esclerenquimático é uma característica comum as Faboideae. A autora ressaltou também a presença de tricomas envolvendo a cavidade seminal, relacionando sua ocorrência com possível função de manter a umidade na cavidade seminal durante o desenvolvimento das sementes.

Martins & Oliveira (2001) descreveram os frutos e sementes de *Tipuana tipu* com o objetivo de esclarecer a origem da ala pericárpica e verificar a ocorrência de poliembriõnia. O estudo revelou que a ala pericárpica tem origem dorso-apical e que apenas 2% das sementes coletadas apresentaram poliembriõnia. Este resultado levou os autores a concluir que seria necessária a coleta de sementes de um número maior de indivíduos, para verificar se esta proporção é mantida já que o estudo utilizou apenas cinco matrizes.

Posteriormente, Nakamura & Oliveira (2005), estudando *Pterocarpus violaceus*, também analisaram a origem da ala pericárpica e a possível ocorrência de poliembriõnia. Foi verificado que a origem da ala é dorso-ventral, basal e apical, constituindo sâmara suborbicular, de ala circular; com relação à poliembriõnia, não foram encontradas sementes poliembriônicas para essa espécie. Neste trabalho, as autoras também relataram a transferência da função de proteger o embrião do tegumento para o pericarpo, comum quando este é indeiscente e apresenta-se lenhoso, característica também descrita para *Tipuana tipu* (Martins & Oliveira 2001) e *Centrolobium tomentosum* (Oliveira *et al.* 2007).

Estudos realizados por Oliveira & Paiva (2005) descreveram a estrutura da semente de *Pterodon emarginatus*; os autores concluíram que, embora a estrutura observada seja típica das Fabaceae, nesta espécie não ocorre reabsorção do tegumento interno, mas concrecimento ao externo.

Pinto (2005) realizou um estudo morfoanatômico e ontogenético dos legumes samaróides de *Dalbergia miscolobium* e das sâmaras de *Machaerium acutifolium*, ressaltando dois tipos diferentes de tricomas encontrados nos ovários das duas espécies e suas possíveis funções. A origem do estrato esclerenquimático no pericarpo também foi destacada como uma importante diferença entre os frutos, sendo de origem mesocárpica em *D. miscolobium* e endocárpica em *M. acutifolium*.

Estudando oito espécies de *Poecilanthe* (Fabaceae, Faboideae), Meireles & Tozzi (2008) caracterizaram morfológicamente sementes e embriões, dividindo o gênero em quatro grupos: tipo *P. amazonica*, tipo *P. effusa*, tipo *P. parvilora* e tipo *P. grandiflora*. Os autores ressaltam que *Poecilanthe* apresenta grande diversidade na morfologia da semente e no embrião, que reforça os resultados de estudos anteriores que afirmam que esse gênero não é monofilético.

4.2. Plântulas

Estudos morfoanatômicos de plântulas e plantas jovens são escassos e, para Fabaceae, vale ressaltar os de Compton (1912), Duke & Polhill (1981), Smith (1981, 1983), Saint-Martin (1984), Smith & Scott (1985, 1995), Oliveira & Beltrati (1992), Scott & Smith (1998), Oliveira (1999b, 2001) e Moreira-Coneglian & Oliveira (2006).

Compton (1912) estudou tipo de germinação e anatomia de plântulas de leguminosas; neste trabalho, o autor elaborou uma descrição detalhada da anatomia das diferentes estruturas de plântulas (cotilédones, eofilos e caule) para cada subfamília, realizando uma ampla discussão sobre as possíveis relações de características anatômicas das plântulas com as estruturas vegetativas adultas.

Labouriau *et al.* (1963) ressaltou a importância do conhecimento sobre o comportamento germinativo e o desenvolvimento das plântulas. O autor utilizou as características morfológicas de plântulas para estudar a regeneração natural do cerrado, identificando as espécies que regeneravam a partir de sementes pela observação das plântulas que apresentavam evidências de germinação.

Smith (1981, 1983) analisou a anatomia dos cotilédones de leguminosas. Os resultados destacam a ocorrência de endopoliploidia, reservas nas paredes celulares, presença de grãos de amido e padrão de mobilização das reservas, sugerindo que as diferenças morfoanatômicas encontradas podem ter implicações filogenéticas, taxonômicas e fisiológicas.

A estrutura de cotilédones e eofilos de 162 espécies de Faboideae foi descrita por Saint-Martin (1984), que comparou e elaborou uma proposta filogenética para o grupo estudado.

Analisando a vascularização dos cotilédones de Caesalpinioideae e Mimosoideae, Smith & Scott (1985, 1995) indicaram a ocorrência de um padrão de venação para duas subfamílias, sendo observados quatro feixes vasculares no pecíolo originando sete feixes primários no limbo cotiledonar.

Oliveira (1999b, 2001) descreveu a morfologia de plântulas e de plantas jovens de várias espécies das três subfamílias de Fabaceae, fornecendo informações sobre o tipo de germinação, formação de nódulos radiculares, além de comparar as tribos dentro das subfamílias. Os resultados sugeriram a importância de estudos complementares com maior número de espécies e em ambientes específicos, devido à grande variação existente tanto na família, quanto nas subfamílias.

Moreira-Coneglian & Oliveira (2006) estudaram a anatomia de dez espécies de Caesalpinioideae (Fabaceae), comparando os limbos cotiledonares e eofilares. No trabalho, as autoras concluíram que existe tendência de aumento da complexidade estrutural dos limbos dos eofilos em relação aos dos cotilédones, o que foi explicado pelas funções desempenhadas e pelo curto período de manutenção destes últimos.

Alguns autores destacaram as dificuldades para identificar plantas no estágio juvenil, tendo em vista que as características morfológicas externas, no início do desenvolvimento, são diferentes da planta adulta. Além disso, plântulas de espécies afins, normalmente, apresentam semelhanças nas características externas, dificultando ou até impossibilitando sua identificação (Oliveira 1999b, 2001, Mourão *et al.* 2002).

Conforme estabelecido pelo Conselho da Área do Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Botânica), os resultados obtidos durante a execução deste Projeto de Doutorado foram reunidos em artigos científicos para publicação, os quais são apresentados de acordo com as normas da *Revista Brasileira de Botânica*:

Capítulo I: Morfoanatomia e ontogênese do pericarpo de cinco espécies de *Machaerium* Pers. (Fabaceae, Faboideae)

Capítulo II: Estrutura e ontogênese da semente de cinco espécies de *Machaerium* Pers. (Fabaceae, Faboideae)

Capítulo III: Estrutura da plântula de três espécies de *Machaerium* Pers. (Fabaceae, Faboideae), com ênfase na seqüência heterofílica juvenil

Capítulo I

**Morfoanatomia e ontogênese do pericarpo de cinco espécies de *Machaerium* Pers.
(Fabaceae, Faboideae)**

DANIELA DIAS PINTO¹ E DENISE MARIA TROMBERT OLIVEIRA^{2,3}

Título resumido: Pericarpo de *Machaerium*

-
1. UNESP – Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências, UNESP, Departamento de Botânica, Caixa Postal 510, 18618-000 Botucatu, SP, Brasil.
 2. Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de Ciências Biológicas, Departamento de Botânica, Av. Antônio Carlos, 6627, Pampulha, Caixa Postal 486, 31270-901 Belo Horizonte, MG, Brasil.
 3. Autor para correspondência: dmtoliveira@icb.ufmg.br

RESUMO – (Morfoanatomia e ontogênese do pericarpo de cinco espécies de *Machaerium* Pers. (Fabaceae, Faboideae)). Dalbergieae é considerada uma tribo basal entre as Faboideae (Fabaceae) com grande variação carpológica, e *Machaerium* apresenta aproximadamente 130 espécies, com distribuição neotropical, que se estende do sul do México à América Central e do Sul. O objetivo deste trabalho é descrever a morfologia, anatomia e ontogênese do pericarpo de *M. brasiliense*, *M. hirtum*, *M. nyctitans*, *M. stipitatum* e *M. villosum*, verificando a ocorrência de padrões estruturais entre as espécies estudadas e possíveis caracteres diagnósticos para as mesmas. As espécies estudadas apresentam o ovário típico das leguminosas, ocorrendo inúmeros tricomas tectores em toda a periferia, além de tricomas glandulares em *M. hirtum*; o ovário apresenta secção transversal ovada a elíptica. Após a fecundação, são reconhecidas grandes variações, ocorrendo inúmeras divisões celulares, as quais são mais numerosas no endocarpo externo. Durante a fase de alongamento e diferenciação celulares, destaca-se a formação do *seed cushion*, constituído por longos tricomas pluricelulares voltados para o interior formando um tecido laxo, que preenche a cavidade seminal, exceto em *M. villosum*, que apresenta *seed cushion* de origem parenquimática. A fase de amadurecimento dos frutos é marcada por lignificação no mesocarpo e endocarpo, observando-se a formação de esclereídes mesocárpicas e a lignificação das fibras do endocarpo externo em todas as espécies estudadas. Tipicamente, formam-se sâmaras com ala de origem apical, cujas características estruturais são peculiares aos frutos de Dalbergieae, corroborando dados da literatura.

Palavras-chave – ala pericárpica, Dalbergieae, desenvolvimento, morfologia, núcleo seminífero

Introdução

As espécies de Dalbergieae (Fabaceae, Faboideae) apresentam frutos indeiscentes, formando cavidades seminais em geral monospérmicas, delimitadas e protegidas pelo endocarpo lenhoso. Dalbergieae é considerada um grupo ancestral, ocorrendo com diversidade de tipos de frutos, especialmente os alados, que apresentam ampla variação no modo de formação da ala pericárpica, podendo ter origem da expansão da estípite ou do estilete, por atenuação da margem do fruto ou ainda pela fusão e achatamento das valvas (Polhill 1981b).

Machaerium Pers. (Dalbergieae) apresenta aproximadamente 130 espécies de distribuição neotropical, que se estende do sul do México à América Central e do Sul (Rudd 1977). O Brasil apresenta o maior número de espécies de *Machaerium*, em diversas formações vegetais; são encontradas desde árvores até plantas escandentes, predominantes na região amazônica; em alguns casos, são espécies endêmicas, como *M. acutifolium* que ocorre exclusivamente em cerrado (Hoehne 1941, Ducke 1949).

Segundo Barroso *et al.* (1999), existe uma grande diversidade morfológica dos frutos de leguminosas, pois estes, com o decorrer da evolução, passaram por uma série de adaptações que culminaram em tipos diferenciados. O conhecimento estrutural de frutos de espécies da família é necessário, já que este é importante caráter taxonômico para o grupo.

Bastos (1987) estudou a morfologia de frutos em dez espécies de *Machaerium* da Amazônia, abordando a morfologia da ala relacionando-a ao tipo de dispersão, anemocórica ou hidrocórica. A autora conclui que a análise do comprimento da ala permite reconhecer prováveis linhas de derivação, confirmando também a importância da morfologia e escultura do núcleo seminífero como elementos diferenciais para o gênero.

Lima (1989-90), em seu amplo estudo sobre morfologia dos frutos de Dalbergieae, enfatizou a importância de trabalhos adicionais sobre morfologia de frutos com aplicação na sistemática, visando a indicar possíveis tendências evolutivas nos frutos da tribo e, com isso, fornecer subsídios para a delimitação dos gêneros. Lima (1991) descreveu o fruto de *Machaerium* como sâmara de ala reticulado-venosa e de posição apical como a principal diferença que o distingue de *Dalbergia*. Outra característica marcante, também ressaltada neste trabalho, é a ampla variação do comprimento da ala no fruto de *Machaerium*, considerada um excelente exemplo da transição entre sâmaras e núculas.

Mendonça-Filho (2002) descreveu a morfologia do fruto em 19 espécies de *Machaerium*, contribuindo com importantes subsídios à taxonomia do gênero, auxiliando na

delimitação de espécies correlatas, reconhecendo afinidades entre as seções e aperfeiçoando a classificação infragenérica.

Apesar dos estudos morfológicos, descrições anatômicas são raras, sendo o objetivo principal deste trabalho caracterizar estruturalmente o pericarpo de *Machaerium brasiliense*, *M. hirtum*, *M. nyctitans*, *M. stipitatum* e *M. villosum*, por meio de estudo morfoanatômico e ontogenético, verificando a ocorrência de padrões estruturais entre as espécies estudadas e de possíveis caracteres que possam ser diagnósticos para as mesmas.

Material e métodos

O material botânico foi coletado de indivíduos de *Machaerium brasiliense* Vogel, *M. nyctitans* (Vell.) Benth. e *M. villosum* Vogel, no Jardim Botânico do Instituto de Biociências da Unesp (22°53'22,18" S e 48°29'25,26" W) e *M. hirtum* (Vell.) Stellfeld e *M. stipitatum* Vogel, às margens da Estrada da Indiana (22°53'51,0" S e 48°25'26,0" W), todas ocorrentes na região de Botucatu, São Paulo, Brasil. As exsicatas foram incluídas no Herbário "Irina D. Gemtchujnicov" (BOTU), do Departamento de Botânica do Instituto de Biociências, UNESP, Botucatu, registradas sob os números: 25.781 (*M. brasiliense*), 25.782 (*M. hirtum*), 25.778 (*M. nyctitans*), 25.779 (*M. stipitatum*), 25.780 (*M. villosum*).

As características morfológicas dos frutos foram descritas e ilustradas a partir de amostras de 50 unidades, provenientes de diferentes indivíduos de cada uma das espécies. A nomenclatura utilizada para as descrições morfológicas e anatômicas foi baseada em Radford *et al.* (1974), Roth (1977), Barroso *et al.* (1999) e Kirkbride *et al.* (2003).

Para o estudo anatômico e ontogenético, amostras de botões florais, flores em antese e frutos nas diversas fases de desenvolvimento foram fixadas em FAA 50 (Johansen 1940) e conservadas em etanol 70%.

Para o laminário permanente, as amostras foram desidratadas em série etílica, infiltradas e incluídas em (2-hidroxil-etil)-metacrilato Leica®, segundo o protocolo do fabricante, seccionadas em micrótomo rotativo, coradas com azul de toluidina 0,05%, pH 4,7 (O'Brien *et al.* 1964) e montadas em resina sintética.

Foram preparadas algumas seções a mão livre para a realização de testes histoquímicos, utilizando-se os seguintes corantes e reagentes: Vermelho de Rutênio, para identificar polissacarídeos diversos e pectinas (Jensen 1962); floroglucinol em meio ácido, para evidenciar paredes lignificadas (Sass 1951); Sudan IV, para a localização de substâncias lipídicas; lugol, para a localização de amido e cloreto férrico, para verificar a ocorrência de compostos fenólicos (Johansen 1940).

Para a análise da venação, os frutos maduros foram diafanizados segundo a metodologia de Fuchs (1963); a descrição foi adaptada da terminologia proposta por Hickey (1979).

Os resultados foram analisados macroscopicamente, sob estereomicroscópio e em microscópio de luz, descritos e registrados por meio de fotografias, em fotomicroscópio Zeiss, e desenhos em detalhe.

Resultados

Estádio I – O estágio inicial é representado pelo ovário de botões florais, onde não são observadas divisões celulares.

O ovário das cinco espécies é unicarpelar, súpero, estipitado (figura 1), de secção transversal ovada a elíptica (figuras 2-4). A epiderme externa é unisseriada (figuras 1-8), com a presença de estômatos verificada em, *M. nyctitans* (figura 5) *M. brasiliense* e *M. stipitatum*. Em *M. brasiliense* (figuras 4, 6), observou-se a presença de tricomas tectores ao longo da região ventral, sendo que, dorsalmente, foram observados tricomas apenas no ápice do ovário. Em *M. hirtum*, o ovário apresenta tricomas tectores e glandulares por toda sua extensão, já em *M. nyctitans*, *M. stipitatum* e *M. villosum*, o ovário apresenta apenas tricomas tectores. *Machaerium stipitatum* possui menor densidade de tricomas, quando comparada às outras espécies.

Os tricomas tectores são multicelulares, com duas ou mais células basais e uma célula apical, esta de conteúdo fenólico. Em *M. brasiliense*, os tricomas tectores apresentam duas colunas de células basais, revestidas por cutícula evidente (figura 6). Os tricomas glandulares encontrados em *M. hirtum* apresentam pedúnculo bicelular e bisseriado, já a sua porção apical é globosa e formada por inúmeras células que apresentam citoplasma denso, recobertas por cutícula espessa (figura 7).

O mesofilo ovariano é composto por células parenquimáticas, entre as quais se inserem dois feixes ventrais, um dorsal (figuras 2-4) e cordões procambiais na região lateral (figuras 4, 8). Idioblastos fenólicos são localizados próximos aos feixes vasculares (figura 4), exceto em *M. stipitatum* que não apresenta idioblastos fenólicos (figuras 3, 8). Em *M. nyctitans*, os idioblastos fenólicos também estão presentes na camada adjacente à epiderme externa.

A epiderme interna do ovário é unisseriada, com células de formato cubóide, menores que as da epiderme externa (figura 8).

Em *M. villosum*, na região de sutura do ovário, foi observada a presença da epiderme diferenciada (figura 9).

Estádio II – Esta fase é representada pelo ovário em flor em antese e pela fase imediatamente pós-antese. Ao final do período, ainda se observam algumas peças florais, como o cálice que é persistente. No estágio II, são observadas as primeiras modificações estruturais, derivadas da grande atividade mitótica.

O exocarpo das cinco espécies mantém-se similar à epiderme externa do ovário (figuras 10-11), apresentando apenas divisões anticlinais.

O mesocarpo mantém-se parenquimático, com poucas variações em relação ao mesofilo ovariano; observam-se muitas divisões periclinais, anticlinais e oblíquas, principalmente nas regiões mais internas do mesocarpo. Ocorre também um aumento de tamanho e quantidade de idioblastos fenólicos imersos no mesocarpo, especialmente nas camadas mais próximas ao exocarpo (figuras 12-13). Próximo aos feixes laterais em diferenciação, são encontrados idioblastos cristalíferos em *M. hirtum* (figura 14), *M. stipitatum* e *M. villosum*.

No endocarpo, ocorrem divisões periclinais (figuras 11, 14), produzindo duas faixas nítidas de células, o endocarpo externo e interno, o primeiro composto por células alongadas tangencialmente e de pequeno diâmetro, mais densas, e o segundo com células maiores e mais vacuoladas (figura 15). Em *M. stipitatum* e *M. villosum*, o endocarpo interno forma tricomas em direção a cavidade seminal (figura 15).

Estádio III – Nesta fase, o fruto jovem apresenta intenso alongamento celular por todo o pericarpo.

Observam-se pequenas variações no exocarpo, diminuindo a densidade de tricomas tectores (figuras 16-20); em *M. hirtum*, tricomas glandulares são mantidos até o final desta fase (figura 18).

Com relação ao mesocarpo, nas cinco espécies estudadas, as células apresentam considerável aumento em volume e número de camadas e, no final desta fase, tem aproximadamente o dobro das camadas encontradas no mesofilo ovariano. As células parenquimáticas são volumosas, menores mais internamente, de paredes delgadas, muito vacuoladas, de núcleos arredondados e evidentes (figuras 16-19, 22-23).

Nos feixes laterais, ocorre diferenciação significativa (figura 19) e fibras são diferenciadas junto aos feixes dorsal (figura 17) e ventrais (figura 20). Os idioblastos fenólicos, anteriormente restritos aos feixes ventrais e dorsal em *M. brasiliense*, nesta fase são encontrados em grande número entre os feixes laterais. Para as demais espécies, exceto em *M.*

stipitatum, ocorre aumento de volume dos idioblastos fenólicos (figuras 19-23). Em *M. nyctitans*, as três primeiras camadas do mesocarpo apresentam antocianina, que dão ao fruto coloração avermelhada, principalmente no núcleo seminífero, durante todo seu desenvolvimento.

No endocarpo externo das cinco espécies, observam-se de duas a três camadas de células alongadas periclinal e horizontalmente, de extremidades afiladas e núcleos evidentes, encontradas na região de ala (figura 19) e núcleo seminífero (figuras 22-23). O endocarpo interno é formado por tricomas multicelulares, unisseriados, direcionados para a cavidade seminal, os quais, no final desta fase, apresentam-se entrelaçados preenchendo toda a cavidade seminal (figura 18), exceto em *M. villosum*, que é formado por um tecido parenquimático, em maior proporção dorsalmente, que envolve a semente e preenche a cavidade seminal (figura 22); na ala, também é evidente a presença do endocarpo interno (figura 19). Idioblastos cristalíferos são presentes no mesocarpo em todas as espécies estudadas; em *M. brasiliense* e *M. villosum*, verificou-se também a presença desses idioblastos no *seed cushion* (figura 23).

Estádio IV – O fruto maduro é estipitado, seco e indeiscente, do tipo sâmara (figuras 24-28). Sua coloração é marrom-escuro e resquícios de peças florais ainda podem ser vistos (figura 25). A ala é apical e apresenta aspecto papiráceo e bem vascularizado; o núcleo seminífero é evidente, sub-basal (figuras 24-28), mais rígido e espesso que a ala.

Nas cinco espécies, a ala apresenta margem inteira, com venação partindo da região basal e dorsal (nervura primária) em direção à região ventral. Em *M. brasiliense* (figura 24), *M. hirtum* (figura 25) e *M. villosum* (figura 28), a ala apresenta nervuras secundárias mais aparentes, partindo da região dorsal, enquanto *M. nyctitans* (figura 26) e *M. stipitatum* (figura 27) apresentam nervuras com espessura diferenciada partindo da base do fruto. Em *M. hirtum*, as nervuras são inclinadas com relação à base do fruto e paralelas entre si, formando aréolas que tendem a mais retangulares (figuras 30, 35), enquanto que as outras espécies apresentam nervuras menos inclinadas, formando aréolas de formato poligonal (figuras 29, 31-34, 36-38). Em *M. brasiliense* (figura 34) e *M. villosum* (figura 38), ocorrem vênulas com (figura 34) e sem ramificações (figura 38). Nas cinco espécies, as nervuras ficam mais esparsas no ápice da ala.

O aspecto mais marcante deste estágio de amadurecimento do pericarpo das espécies estudadas é a lignificação de determinadas camadas de células, que pode ser verificada nas figuras 39-43.

O exocarpo mantém-se unisseriado (figuras 39-45), ocorrendo aumento da

espessura cuticular e observando-se poucos estômatos dispersos. Neste estágio, a maioria dos tricomas desprende-se, aparecendo em menor densidade em *M. hirtum* (figura 40) e *M. nyctitans* (figura 41) e estando totalmente ausentes nas outras espécies (figuras 39, 42-43).

Nas cinco espécies estudadas, o núcleo seminífero apresenta intensa lignificação das fibras que acompanham os feixes ventrais (figuras 39-43), os laterais (figuras 39, 41, 44) e o dorsal. Em *M. brasiliense* (figuras 39, 44), *M. stipitatum* (figura 42) e *M. villosum* (figuras 43, 45), também se diferenciam esclereídes dispostas nas camadas adjacentes ao exocarpo, estando em *M. brasiliense* as esclereídes de paredes mais espessas (figura 44). No mesocarpo do núcleo seminífero, há proliferação de células parenquimáticas, que aumentam o número de camadas desta região (figura 43).

O endocarpo externo lignifica-se no núcleo seminífero, sendo constituído por fibras curtas, espessadas, dispostas em várias camadas de sentidos variáveis (figuras 44, 46-47), diminuindo em direção à ala. O endocarpo interno é tricomatoso, apresentando espaços intercelulares nítidos, para todas as espécies estudadas, exceto pra *M. villosum*, que é parenquimático (figura 46), como descrito no estágio anterior, nas cinco espécies observa-se idioblastos fenólicos (figuras 44, 46-47) e cristalíferos. O endocarpo interno, no fruto seco, encontra-se comprimido, devido ao crescimento da semente, que preenche a cavidade seminal.

Na ala, o exocarpo é similar ao do núcleo seminífero, como pode ser visto nas figuras 48-52. No mesocarpo, ocorrem idioblastos fenólicos com menor tamanho e em menor número, quando comparado ao núcleo seminífero. O endocarpo externo (figuras 48, 50-53, 55-57) apresenta de duas a três camadas lignificadas, com fibras dispostas em várias posições, com paredes mais delgadas que as da mesma região no núcleo seminífero. Em *M. nyctitans*, observa-se que o espessamento das paredes das fibras é mais sutil que o encontrado nas outras espécies (figura 55) e, em *M. hirtum*, o endocarpo externo não apresenta lignificação nessa região só se diferenciando o endocarpo interno (figuras 49, 54).

Discussão

O desenvolvimento do ovário das espécies estudadas segue do padrão descrito para leguminosas (Souza 1984, 1988, 1993, Paoli 1991, 1992, Oliveira & Beltrati 1993, 1994, Martins & Oliveira 2001, Paiva & Oliveira 2004, Pinto 2005), porém há algumas características que diferenciam as cinco espécies, como a presença e distribuição de tricomas.

Em *M. brasiliense*, o ovário possui tricomas tectores ao longo da face ventral e apenas no ápice do ovário na região dorsal; tricomas glandulares e tricomas tectores estão

presentes em *M. hirtum*, com grande densidade se comparado às outras espécies; já em *M. stipitatum*, a densidade de tricomas é muito baixa em comparação as demais e em *M. villosum* a densidade de tricomas é a mais elevada. É provável que tais estruturas estejam relacionadas à defesa da planta contra herbivoria e à manutenção da umidade dos tecidos em estádios jovens, pois, após a fecundação e início do crescimento do fruto, muitos desses tricomas entram em abscisão. Em *M. hirtum* e *M. nyctitans* a densidade de tricomas diminui durante o desenvolvimento do pericarpo, sendo observados tricomas até o estágio final de desenvolvimento do fruto. Isso difere do descrito para *Pterocarpus violaceus* (Dalbergieae) por Nakamura & Oliveira (2005), em que houve perda total dos tricomas após primeiro estágio de desenvolvimento. Tricomas glandulares também foram descritos nos frutos jovens de *Dalbergia miscolobium* (Pinto 2005), sendo semelhantes aos registrados em *M. hirtum*.

As espécies de *Machaerium* estudadas apresentam idioblastos fenólicos, distribuídos por toda a extensão do pericarpo, durante todas as fases de desenvolvimento, exceto em *M. stipitatum*, que apresenta idioblastos fenólicos próximo da maturação, localizados no *seed cushion*. Relatos sobre grandes quantidades de substâncias fenólicas nos frutos de Fabaceae são muito comuns, havendo inúmeros trabalhos que destacam que essa característica pode estar ligada ao combate à herbivoria e à proteção desses órgãos contra ação de fungos e bactérias, possuindo uma relevante importância ecológica e desempenhando papel significativo na determinação do sucesso evolutivo dessas plantas (Rosenthal & Janzen 1979, Swain 1979).

A ocorrência de variações quanto à formação da ala pericárpica em espécies de Dalbergieae foi descrita por Polhill (1981b): em *Platypodium* Vogel, onde a ala é originada na expansão da estípite; em *Centrolobium* Mart. ex Benth. e *Tipuana* Benth., a ala se origina no estilete e da atenuação da margem do fruto; e em *Pterocarpus* L. e *Fissicalyx* Benth., da fusão e achatamento das valvas.

A análise dos dados aqui obtidos e de literatura recente confirma a proposição de Polhill (1981b) para as Dalbergieae. A ala das espécies estudadas é apical e levemente expandida para a face ventral, corroborando os dados apresentados para *Machaerium acutifolium* por Pinto (2005). Para *Tipuana tipu*, Martins & Oliveira (2001) reconheceram ativa participação da face ventral e região apical. Em *Pterocarpus violaceus*, a ala é periférica e há regiões derivadas da atenuação das margens dorsal e ventral, além de porções produzidas por atividade meristemática apical e basal (Nakamura & Oliveira 2005). Segundo Oliveira *et al.* (2007), *Centrolobium tomentosum* apresentou a ala pericárpica de origem látero-estilar.

As espécies estudadas apresentam grupos de esclereídes mesocárpicas, comumente encontradas em frutos secos, que têm sido descritas para diversas espécies de leguminosas em diferentes tipos de frutos. Assim, há registros de esclereídes no mesocarpo dos legumes indeiscentes de *Inga fagifolia* (Oliveira & Beltrati 1993) e de *Hymenaea stigonocarpa* (Paiva & Oliveira 2004), e nos legumes samaróides de *Dalbergia nigra* (Paoli 1992). Roth (1977) afirmou que, em leguminosas, a existência de esclereídes é comum, podendo estar isoladas, em grupos ou em camadas contínuas, sendo que seu número, forma e distribuição constituem caráter taxonômico.

Segundo Fahn & Zohary (1955), Faboideae apresenta o maior número de gêneros com apenas uma camada de fibras compondo o estrato esclerenquimático no pericarpo. Esses autores definiram que um dos fatores responsáveis pela deiscência do fruto é a presença de duas camadas de fibras esclerenquimáticas, com inclinação divergente, o que já indica parte das razões da indeiscência dos frutos das espécies estudadas. Segundo os referidos autores, a presença de duas camadas de fibras com orientações diversas e a deiscência delas resultante constituem caráter plesiomórfico entre as leguminosas, ocorrendo frequentemente em espécies de Caesalpinioideae e Mimosoideae. Considerando-se a ausência de qualquer resquício de aparelho de deiscência, ou seja, a ausência de tecido de separação, presença de calota de fibras externa ao feixe dorsal e ao conjunto dos ventrais, ausência de antagonismo entre as camadas de fibras das duas valvas do fruto, verifica-se que os frutos indeiscentes de *Machaerium* representam a situação mais convencional para as Faboideae, subfamília considerada a mais derivada entre as leguminosas. Deve-se destacar que Dudik (1981), listando as tendências evolutivas para frutos de Fabaceae, inclui a monospermia e indeiscência como caracteres derivados, ambas as situações encontradas nas espécies de *Machaerium*.

Roth (1977) ressaltou que o endocarpo pode ter composição homogênea ou heterogênea. Este trabalho ilustra endocarpo heterogêneo, fibroso externamente e composto por tricomas longos ou parênquima, que preenchem a cavidade seminal. Em *M. nyctitans* e *M. hirtum*, na região da ala, a camada fibrosa é menos espessada ou inexistente, respectivamente, aspectos que tendem a favorecer a eficiência da dispersão anemocórica destas espécies pela produção de ala com menor diferenciação de estruturas lignificadas.

Tricomas similares aos endocárpicos de *Machaerium* foram descritos por Kaniewsky & Wazynska (1970) em *Acer pseudoplatanus*, afirmando que provavelmente a água evaporada pelos tricomas seja conservada na cavidade em que as sementes estão se desenvolvendo, favorecendo sua formação. Tricomas endocárpicos foram também descritos

por Paoli (1992) para *Dalbergia nigra* e Pinto (2005) para *Dalbergia miscolobium*. Esta pode ser mais uma característica a indicar proximidade entre *Machaerium* e *Dalbergia*.

Estudando o padrão de venação dos frutos, foi observada uma nítida diferença na forma e distribuição das aréolas, tornando possível separar dois grupos: um em que as aréolas apresentam vênulas simples e ramificadas; e outro que não apresenta vênulas. Trabalhos sobre morfologia de sâmaras utilizando características do núcleo seminífero e da ala demonstram que estas constituem importante ferramenta na delimitação de um grande número de gêneros para Dalbergieae (Lima 1989-90). Os frutos de *Machaerium* foram apontados por Bastos (1987) como o órgão que apresenta elementos diferenciais de maior importância para sua classificação infragenérica, porque, além de uma divisão em dois grupos pelo tipo de dispersão, apresentam peculiaridades que oferecem subsídios para o reconhecimento das espécies, como a forma da ala e escultura do núcleo seminífero.

Agradecimentos - À CAPES, pela bolsa de doutorado concedida a D.D. Pinto e ao CNPq, pela bolsa de produtividade em pesquisa de D.M.T. Oliveira; à FAPESP-Programa BIOTA (Proc. 00/12469-3), pelo auxílio financeiro; ao especialista Rodrigo Augusto Camargo, pela identificação das espécies.

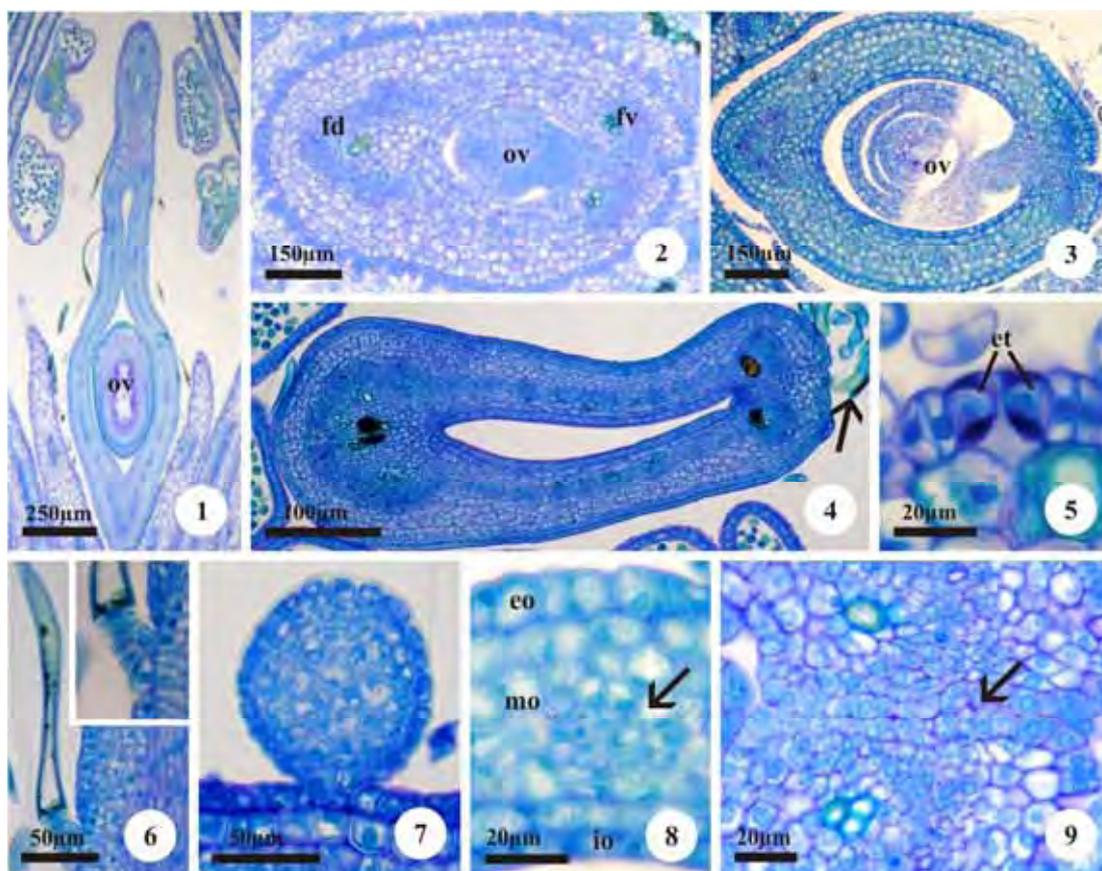
Referências bibliográficas

- BARROSO, G.M., MORIM, M.P., PEIXOTO, A.L. & ICHASO, C.L.F. 1999. Frutos e sementes: morfologia aplicada à sistemática de dicotiledôneas. Editora UFV, Viçosa.
- BASTOS, M.N.C. 1987. Contribuição ao estudo de algumas espécies do gênero *Machaerium* Persoon (Leguminosae-Papilionoideae), ocorrentes na Amazônia brasileira. Boletim do Museu Paraense de História Natural 3:183-278.
- DUCKE, A. 1949. As leguminosas da Amazônia Brasileira. Boletim Técnico do Instituto Agrônômico do Norte 18:4-248.
- DUDIK, N.M. 1981. Morphology of the pods of Leguminales (Fabales). *In Advances in legume systematics*. (R.M. Polhill, P.H. Raven, eds.). Royal Botanical Gardens, Kew. p. 897-901.
- FAHN, A. & ZOHARY, M. 1955. On the pericarpial structure of the legumen, its evolution and relation to dehiscence. *Phytomorphology* 5:99-111.
- FUCHS, C.H. 1963. Fuchsin staining with NaOH clearing for lignified elements of whole plants or plants organs. *Stain Technology* 38:141-144.

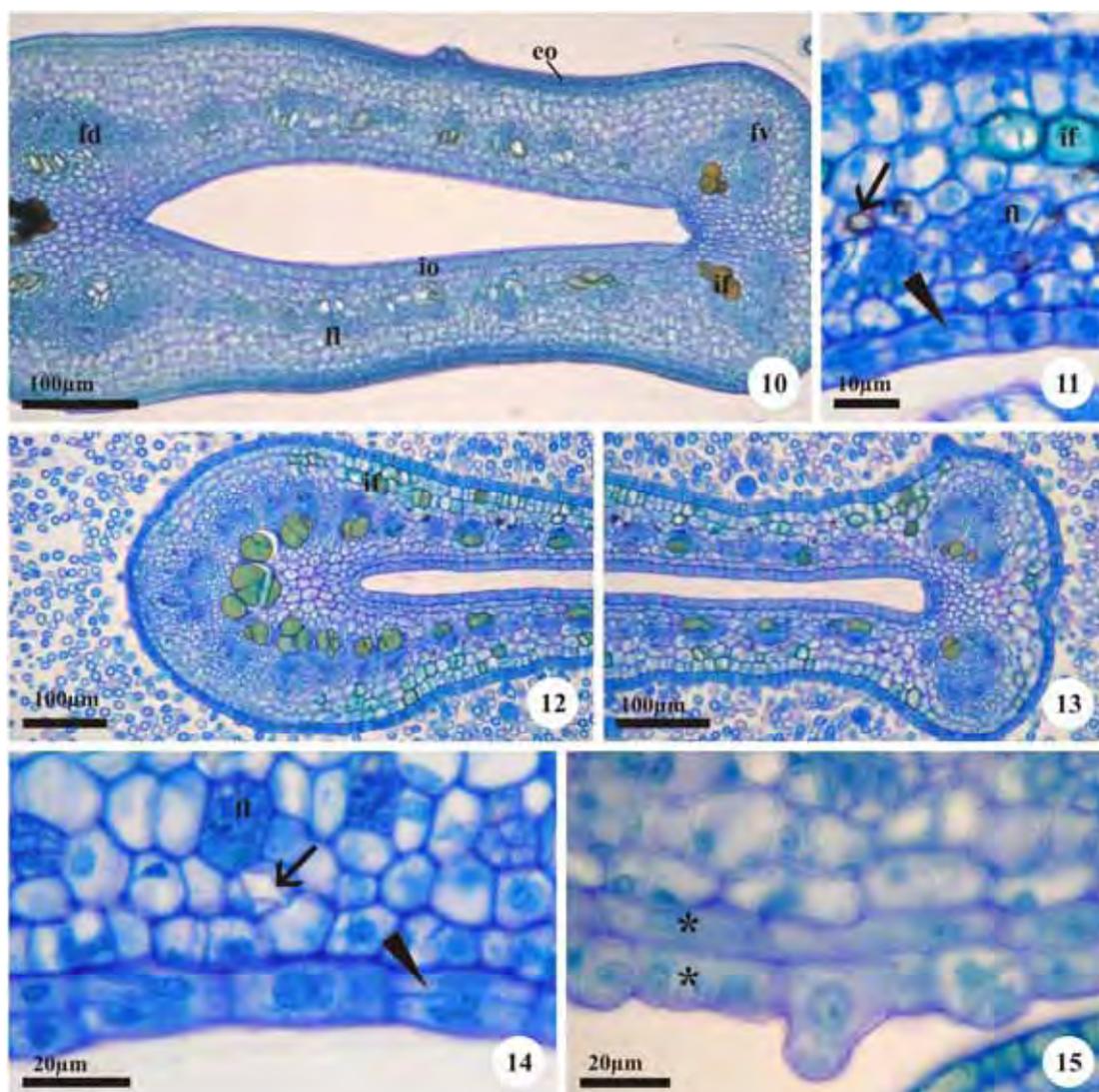
- HICKEY, L.J. 1979. A revised classification of the architecture of dicotyledonous leaves. *In* Anatomy of the Dicotyledons (C.R. Metcalfe & L. Chalk eds.). Oxford, Clarendon Press. v. 1, p.25-39
- HOEHNE, F.C. 1941. Leguminosas Papilionadas (*Machaerium* e *Paramacherium*). *Flora Brasílica* 25:1-99.
- JENSEN, W. A. 1962. Botanical histochemistry: principles and practice. W.H. Freeman, San Francisco.
- JOHANSEN, D.A. 1940. Plant microtechnique. McGraw-Hill Book, New York.
- KANIEWSKY, K. & WAZYNSKA, Z. 1970. Sclerenchymatous endocarp with hairs in the fruit of *Acer pseudoplatanus* L. *Bulletin de l'Académie Polonaise des Sciences, Série des Science Biologiques* 18:413-420.
- KIRKBRIDE, J.H.Jr., GUNN, C.R. & WEITZMAN, A.L. 2003. Fruits and seeds of genera in the subfamily Faboideae (Fabaceae). *Technical Bulletin, United States Department of Agriculture* 1890:1-635.
- LIMA, H.C. 1989-1990. 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.
- MARTINS, M.A.G. & OLIVEIRA, D.M.T. 2001. Morfo-anatomia e ontogênese do fruto e semente de *Tipuana tipu* (Benth.) O. Kuntze (Fabaceae: Faboideae). *Revista Brasileira de Botânica* 24:109-121
- MENDONÇA FILHO, C.V. 2002. Citotaxonomia de *Machaerium* Pers. e revisão taxonômica de *Machaerium* sect. *Oblonga* (Benth.) Taub. (Leguminosae-Papilionoideae). Tese de doutorado. Unicamp, Campinas.
- NAKAMURA, A.T. & OLIVEIRA, D.M.T. 2005. Morfoanatomia e ontogênese da sâmara de *Pterocarpus violaceus* Vogel (Fabaceae: Faboideae). *Revista Brasileira de Botânica* 28:375-387.
- O'BRIEN, T.P., FEDER, N. & McCULLY, M.E. 1964. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. *Protoplasma* 59:368-373.
- OLIVEIRA, D.M.T., SIQUEIRA, A.C.N. & NAKAMURA, A.T. 2007. Anatomia e ontogênes da sâmara de *Centrolobium tomentosum* Guill. ex Benth. (Leguminosae: Papilionoideae). *Rodriguésia* 58:231-247.
- OLIVEIRA, D.M.T. & BELTRATI, C.M. 1993. Aspectos anatômicos dos frutos e sementes em desenvolvimento de *Inga fagifolia* Willd. (Fabaceae: Mimosoideae). *Revista Brasileira de Biologia* 53:625-636.

- OLIVEIRA, D.M.T. & BELTRATI, C.M. 1994. Morfologia e anatomia dos frutos e sementes de *Inga fagifolia* Willd. (Fabaceae: Mimosoideae). *Revista Brasileira de Biologia* 54:91-100.
- PAIVA, E.A.S. & OLIVEIRA, D.M.T. 2004. Ontogenesis of the fruit pulp layer of *Hymenaea stigonocarpa* (Fabaceae: Faboideae). *Australian Journal of Botany* 52:677-683.
- PAOLI, A.A.S. 1991. Morfo-anatomia e aspectos da germinação das sementes de *Dalbergia nigra* (Vell.) Fr. All. (Leg. - Papilionoideae). *Ecosistema* 16:28-36.
- PAOLI, A.A.S. 1992. Desenvolvimento morfo-antatômico do fruto de *Dalbergia nigra* (Vell.) Fr. All. (Leg. -. Papilionoideae). *Acta Botanica Brasilica* 6:65-72.
- PINTO, D.D. 2005. Morfoanatomia e ontogênese do fruto e semente de *Dalbergia miscolobium* Benth. e *Machaerium acutifolium* Vog. (Fabaceae: Faboideae). Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Botucatu.
- POLHILL, R.M. 1981. Tribe 4. Dalbergieae Bronn ex DC (1825). *In* Advances in legume systematics (R.M. Polhill & P.H. Raven, eds.). Crown Copyright, Kew, p.233-242.
- RADFORD, A.E., DICKSON, W.C., MASSEY, J.R. & BELL, C.R. 1974. Vascular plant systematics. Harper & Row Publishers, New York.
- ROSENTHAL, G.A. & JANZEN, D.H. 1979. Herbivores. Their interaction with secondary plant metabolites. Academic Press, New York.
- ROTH, I. 1977. Fruits of Angiosperms. Berlin, Gebrüder Borntraeger. (Handbuch der Pflanzenanatomie).
- RUDD, V.E. 1977. The genus *Machaerium* (Leguminosae) in Mexico. *Boletín de la Sociedad Botanica de Mexico* 37:119-146.
- SASS, J.E. 1951. Botanical microtechnique. State Press, Iowa.
- SOUZA, L.A. 1984. Anatomia do desenvolvimento do pericarpo de *Lonchocarpus muehlbergianus* Hassler (Leguminosae-Faboideae). *Revista Unimar* 6:5-19.
- SOUZA, L.A. 1988. Anatomia de estádios em desenvolvimento da semente de *Lonchocarpus muehlbergianus* Hassl. (Leguminosae-Faboideae). *Garcia de Orta, Série de Botânica* 10:1-9.
- SOUZA, L.A. 1993. Morfo-anatomia do desenvolvimento de fruto de *Acacia paniculata* Willd. (Leguminosae). *Arquivos de Biologia e Tecnologia* 36:851-871.
- SWAIN, T. 1979. Tanins and lignins. *In* Herbivorous: their interactions with secondary plant metabolites. (G.A. Rosenthal, D.H. Janzen, eds.). Academic Press, New York, p.657-674.

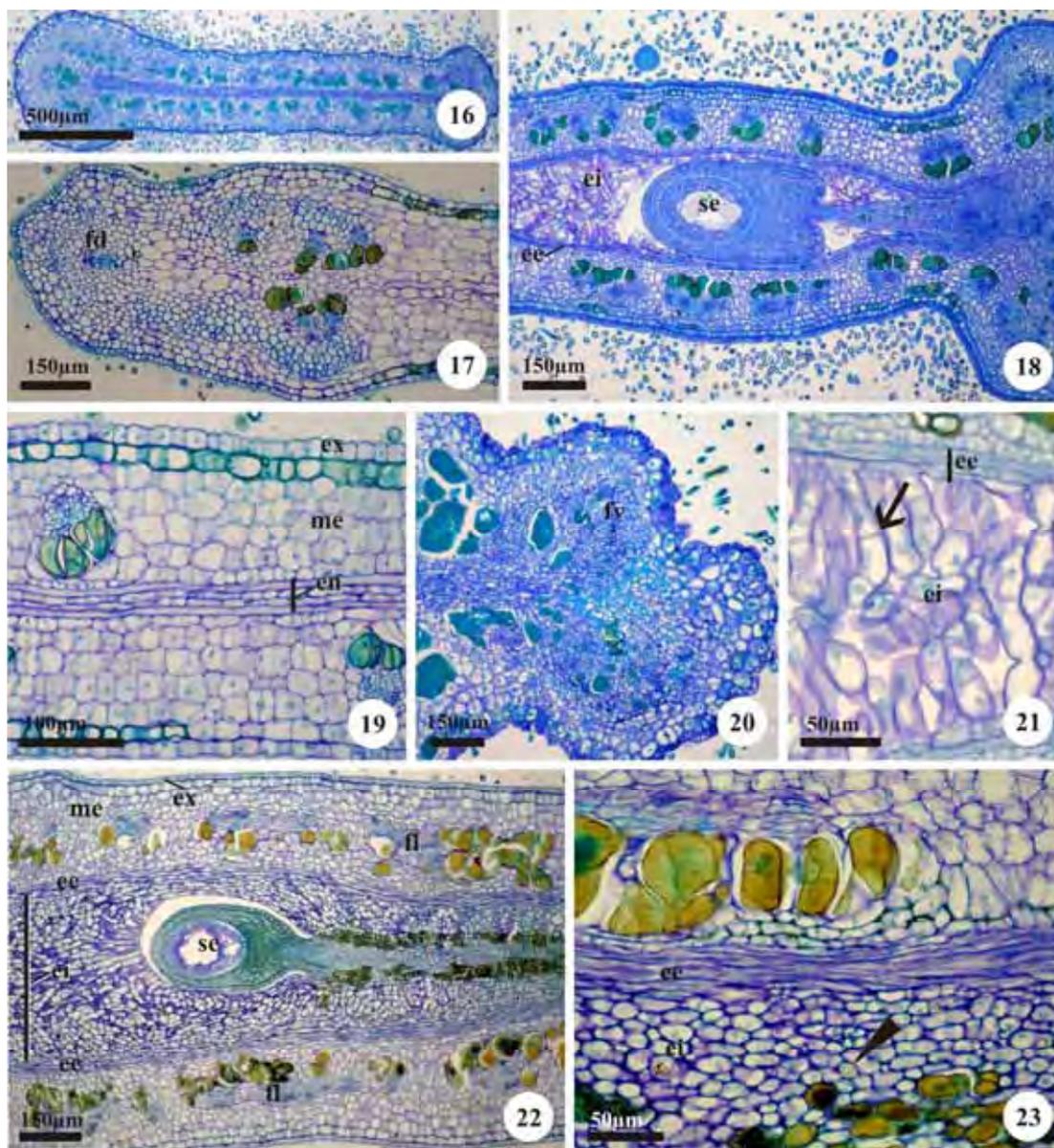
Figuras



Figuras 1-9. Ovario de botão floral (estádio I) de *Machaerium brasiliense* Vogel (4, 6), *M. hirtum* (Vell.) Stellfeld (7), *M. nyctitans* (Vell.) Benth. (5), *M. stipitatum* Vogel (1, 3, 8), *M. villosum* Vogel (2, 9) em seções longitudinais (1, 6) e seções transversais (2-5, 7-9). 1. Aspecto geral. 2. Aspecto geral, mostrando o feixe dorsal e os dois ventrais. 3. Aspecto geral do ovário, destacando ausência de tricomas. 4. Vista geral do ovário, destacando os tricomas agrupados na região ventral (seta). 5. Detalhe da parede ovariana, mostrando epiderme externa com estômato. 6. Detalhe do tricoma tector de base bisseriada e célula apical única; no destaque, notar as duas séries de células basais. 7. Detalhe do tricoma glandular. 8. Detalhe da parede ovariana, sem divisões celulares; notar cordão procambial lateral (seta). 9. Detalhe da região ventral, mostrando a sutura carpelar (seta). (eo = epiderme externa do ovário; et = estômato; fd = feixe dorsal; fv = feixe ventral; io = epiderme interna do ovário; mo = mesofilo ovariano; ov = óvulo).



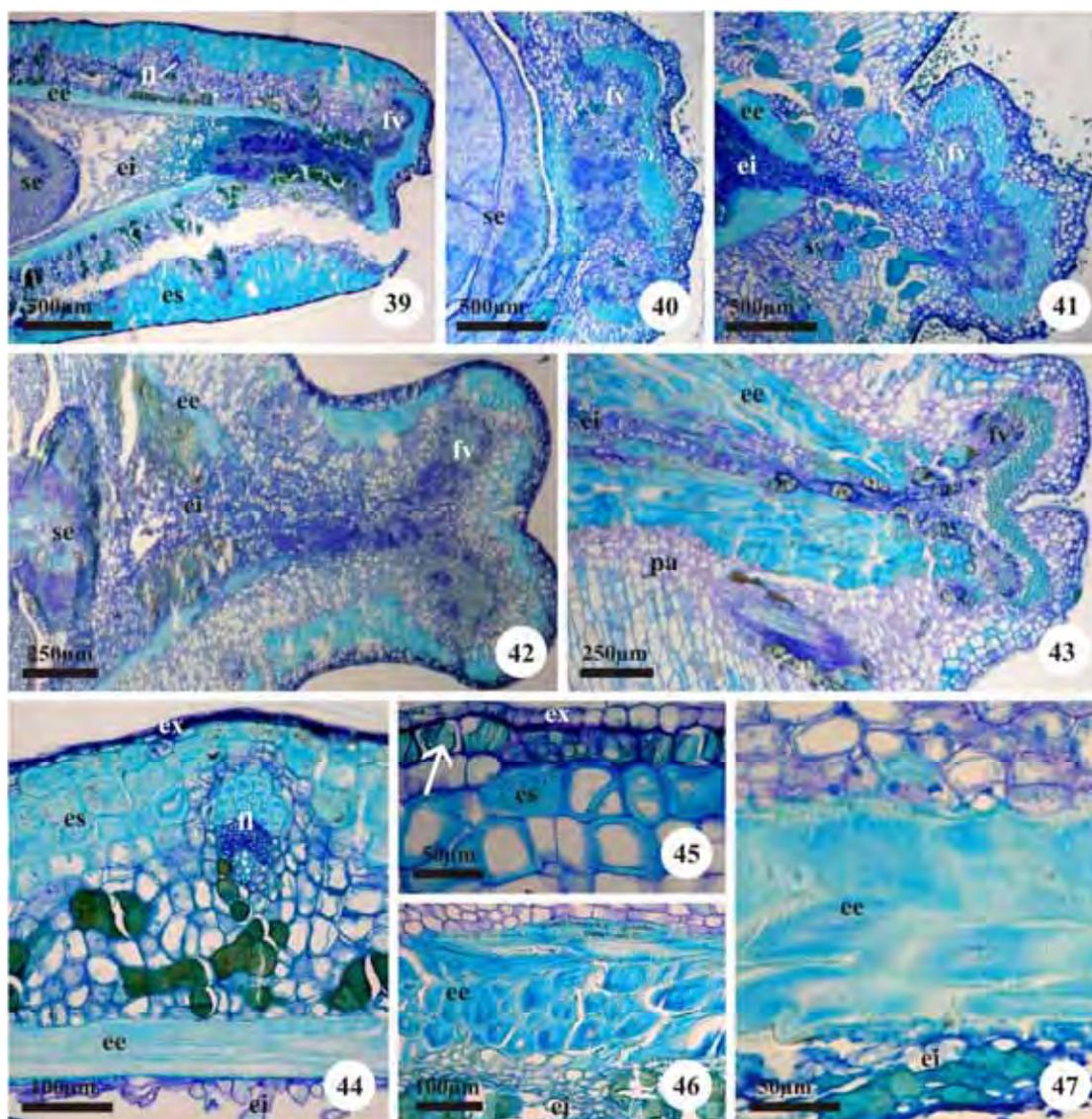
Figuras 10-15. Ovário de flor em antese (estádio II) de *Machaerium brasiliense* (10), *M. hirtum* (11-14), *M. stipitatum* (15) em secções transversais. 10. Aspecto geral. 11. Detalhe da parede ovariana, mostrando as primeiras divisões celulares na epiderme interna (ponta de seta); notar a presença de cristais (seta). 12-13. Respectivamente, região dorsal e ventral. 14. Detalhe da epiderme interna do ovário, com as primeiras divisões periclinais (ponta de seta), formando duas camadas de células (seta: cristal). 15. Desenvolvimento de tricomas endocárpicos internos que constituem o *seed cushion* (asterisco: camadas produzidas pela epiderme interna). (eo = epiderme externa do ovário; fd = feixe dorsal; fl = feixe lateral; fv = feixe ventral; if= idioblasto fenólico; io = epiderme interna do ovário).



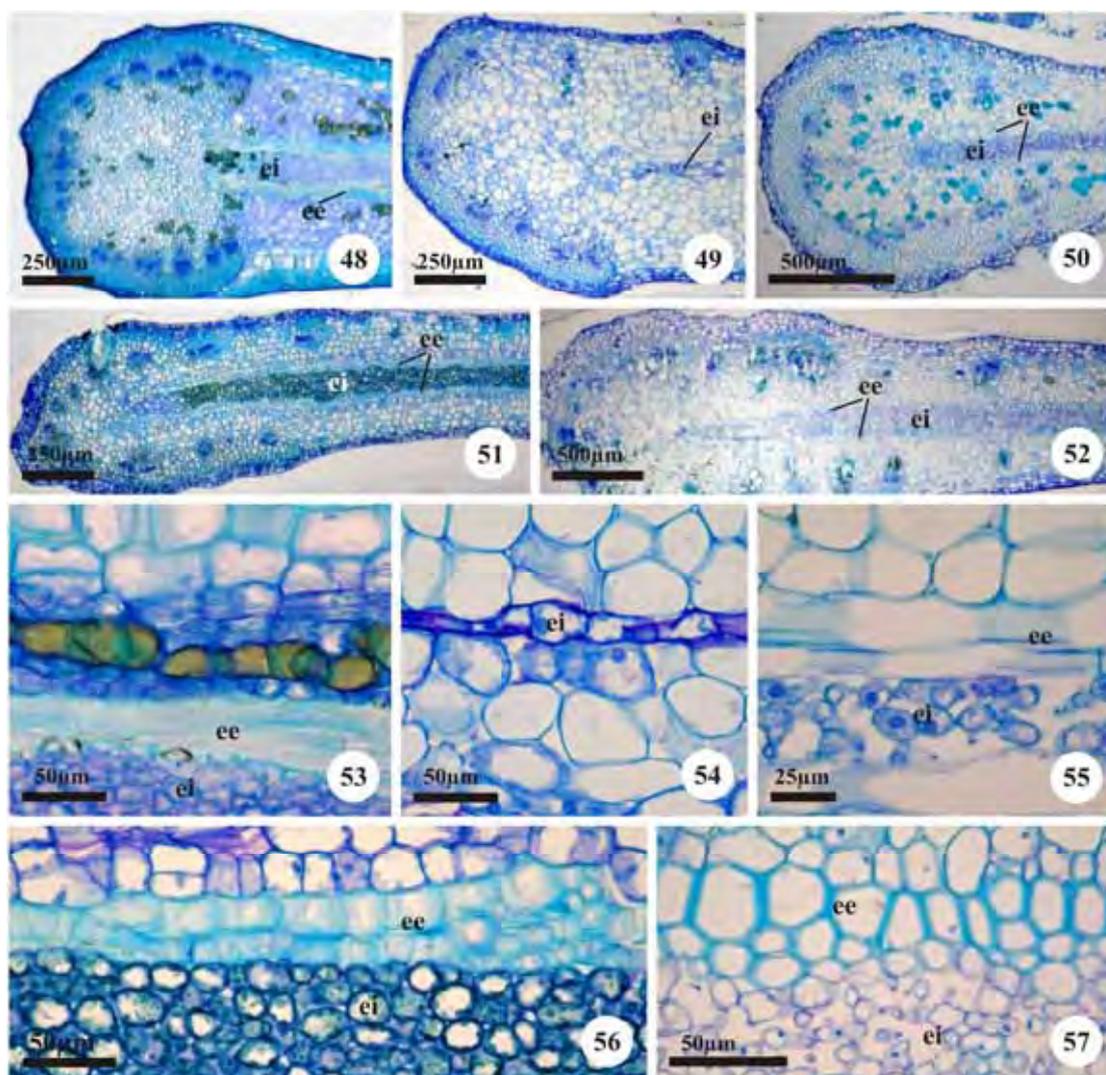
Figuras 16-23. Fruto jovem (estádio III) de *Machaerium brasiliense* (19, 21), *M. hirtum* (18), *M. nycitans* (16-17, 20), *M. villosum* (22-23) em seções transversais. 16. Aspecto geral da ala no início do estágio. 17. Detalhe da região dorsal. 18. Aspecto geral do núcleo seminífero no início do estágio. 19. Detalhe da região mediana da ala, destacando os idioblastos fenólicos junto aos feixes laterais. 20. Detalhe da região ventral, com grandes idioblastos fenólicos imersos no mesocarpo e entre os feixes ventrais. 21. Detalhe do endocarpo; notar endocarpo externo com células alongadas e endocarpo interno formado por tricomas pluricelulares (seta). 22. Aspecto geral do núcleo seminífero no final do estágio III, destacando o endocarpo interno preenchendo completamente a cavidade seminal. 23. Detalhe do mesocarpo e endocarpo, evidenciando grandes idioblastos fenólicos (ponta de seta: cristal). (ee = endocarpo externo; ei = endocarpo interno; en = endocarpo; ex = exocarpo; fd = feixe dorsal; fl = feixe lateral; fv = feixe ventral; me = mesocarpo; se = semente).



Figuras 24-38. Fruto maduro (estádio IV) de *Machaerium brasiliense* (24, 29, 34), *M. hirtum* (25, 30, 35), *M. nyctitans* (26, 31, 36), *M. stipitatum* (27, 32, 37), *M. villosum* (28, 33, 38). 24-28. Aspecto geral do fruto diafanizado (seta: resquício de peças florais). 29-33. Detalhe da ala. 34-38. Detalhe da venação da ala, destacando aréolas e vênulas. (nd = nervura dorsal; nv = nervura ventral).



Figuras 39-47. Núcleo seminífero do fruto em maturação (estádio IV) de *Machaerium brasiliense* (39, 44), *M. hirtum* (40), *M. nyctitans* (41, 47), *M. stipitatum* (42), *M. villosum* (43, 45-46) em secções transversais. 39-43. Aspecto geral da região ventral. 44. Detalhe do pericarpo, mostrando espessa camada de escleréides; notar feixe lateral acompanhado por fibras e endocarpo externo fibroso e interno tricomatoso. 45. Detalhe do exo e mesocarpo, mostrando uma camada fenólica subexocárpica (seta), seguida por camada descontínua de escleréides. 46-47. Detalhe do endocarpo, mostrando o endocarpo externo formado por fibras dispostas em posições variadas; notar acúmulo de células fenólicas no endocarpo interno. (ee = endocarpo externo; ei = endocarpo interno; es = escleréide; ex = exocarpo; fl = feixe lateral; fv = feixe ventral; pa = parênquima; se = semente).



Figuras 48-57. Ala de fruto em maturação (estádio IV) de *Machaerium brasiliense* (48, 53), *M. hirtum* (49, 54), *M. nyctitans* (50, 55), *M. stipitatum* (51, 56), *M. villosum* (52, 57) em secções transversais. 48-52. Aspecto geral da região dorsal. 53-57. Detalhe do endocarpo, mostrando composição variável do endocarpo externo. (ee = endocarpo externo; ei = endocarpo interno).

Capítulo II

Estrutura e ontogênese da semente de cinco espécies de *Machaerium* Pers. (Fabaceae, Faboideae)

DANIELA DIAS PINTO¹ E DENISE MARIA TROMBERT OLIVEIRA^{2,3}

Título resumido: Semente de *Machaerium*

-
1. UNESP – Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências, UNESP, Departamento de Botânica, Caixa Postal 510, 18618-000 Botucatu, SP, Brasil.
 2. UNESP – Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências, UNESP, Departamento de Botânica, Caixa Postal 510, 18618-000 Botucatu, SP, Brasil.
 3. Autor para correspondência: dmtoliveira@icb.ufmg.br

Resumo – (Estrutura e ontogênese da semente de cinco espécies de *Machaerium* Pers. (Fabaceae, Faboideae)). Sementes de *Machaerium brasiliense*, *M. hirtum*, *M. nyctitans*, *M. stipitatum* e *M. villosum* foram analisadas morfoanatômica e ontogeneticamente, por meio de técnicas usuais em microscopia de luz. O óvulo, de placentação sutural, é bitegumentado e campilótropo. O tegumento externo é mais espesso que o interno, com micrópila em ziguezague. O nucelo é completamente reabsorvido em todas as espécies estudadas. Na maturidade, as sementes das cinco espécies são campilótropas, exalbuminosas e unitegumentadas, não se observando a estrutura típica de Fabaceae, já que a camada paliádica e as células em ampulheta são pouco diferenciadas; toda a testa apresenta células impregnadas por substâncias fenólicas. O embrião é único para todas as espécies, exceto *M. nyctitans*, em que há poliembrionia; o embrião é axial, com eixo embrionário curvo e plúmula diferenciada, com exceção de *M. hirtum*, que apresenta eixo embrionário levemente curvo e plúmula pouco diferenciada. Os cotilédones são plano-convexos, carnosos e ligeiramente assimétricos. Conclui-se que as sementes apresentam estrutura constante entre as espécies, com testa pouco diferenciada, típica de sementes em frutos indeiscentes e protetores, como é o caso de *Machaerium*.

Palavras-chave – anatomia, embrião, morfologia, óvulo, tegumento

Introdução

Características de sementes e, em especial, dos embriões são tradicionalmente utilizadas na taxonomia de leguminosas. Muitos autores, incluindo Gunn (1981, 1984), Lima (1985), Lima (1989-1990), Oliveira (1999) e Kirkbride *et al.* (2003), evidenciaram a importância desses caracteres para a taxonomia das Fabaceae.

Quando se trata de espécies florestais, há grande interesse em garantir a demanda anual de sementes para programas de reflorestamento, visando à recuperação de ecossistemas degradados ou coleções de plantas medicinais. O Brasil apresenta o maior número de espécies de *Machaerium*, encontradas em diversas formações vegetais; sua morfologia varia desde árvores até lianas, estas predominantes da região amazônica; ocorrem também espécies endêmicas, como *M. acutifolium*, espécie exclusiva do bioma cerrado (Hoehne 1941, Ducke 1949).

Em *Machaerium*, foi observada produção irregular de sementes, sendo abundante em determinado ano e escassas em outros, com curto tempo de armazenamento (Carneiro & Aguiar 1993, Medeiros & Zanon 2000).

Moreira & Moreira (1996) descreveram as sementes e germinação de 64 espécies de leguminosas da Amazônia, das quais 21 pertenciam a Faboideae, sendo duas espécies de *Machaerium*: *M. inundatum* e *M. quinata*. Segundo os autores, as espécies de Faboideae apresentaram maior taxa de germinação média, maior taxa de germinação hipógea e a menor incidência de sementes poliembriônicas, comparando-se com as demais subfamílias.

Pinto (2005) descreveu a morfoanatomia e o desenvolvimento seminal de *Machaerium acutifolium*, que apresentou o padrão estrutural característico para Faboideae, com óvulo e semente campilótopos, sementes exalbuminosas, e células cotiledonares de paredes delgadas. No que se refere ao hilo, nenhuma das estruturas típicas foi observada. A autora destacou também que, mesmo a semente sendo classificada como unitegmentada e testal, o tegumento interno não é reabsorvido, ocorrendo o coalescimento de suas células com o tegumento externo, situação que tem sido eventualmente registrada para as leguminosas.

Bouman & Boesewinkel (1991) descreveram a estrutura e função de óvulos e sementes campilótopos, presentes em mais de 65 famílias de angiospermas; em Fabaceae, são relatados óvulos e sementes campilótopos em Caesalpinioideae e Faboideae. A principal característica que diferencia sementes anátropas e ortótropas de sementes campilótopas é a curvatura do saco embrionário e, como consequência, a curvatura do embrião, resultado de um maior desenvolvimento da anti-rafe em relação à região de rafe e funículo que, segundo os autores, pode ser até dez vezes maior.

A monospermia foi considerada constante nos frutos secos indeiscentes e nas drupas (Pijl 1982), embora Barroso *et al.* (1999) tenham registrado que sâmaras e legumes samaróides formam de uma a poucas sementes.

A poliembrionia, ou seja, a ocorrência de mais de um embrião por semente, constitui caráter ecológico e econômico importante, pois pode representar uma fonte de material genético estável. Para Faboideae, a literatura relata poliembrionia em algumas espécies de *Dalbergia* (Moreira & Moreira 1996) e em *Tipuana tipu* (Martins & Oliveira 2001).

Estudos com *Machaerium* tornam-se necessários, visto que, apesar da grande produção de sementes, a perda da viabilidade é muito rápida. Trabalhos morfoanatômicos e funcionais sobre sementes de *Machaerium* restringem-se a poucas publicações, como as de Smith (1983), Lima (1989-1990), Moreira & Moreira (1996), Oliveira (1999), Mendonça-Filho (2002) e Pinto (2005).

Tendo em vista a importância de se conhecerem as sementes de espécies florestais nativas, o objetivo principal deste trabalho é caracterizar estruturalmente as sementes de *Machaerium brasiliense*, *M. hirtum*, *M. nyctitans*, *M. stipitatum* e *M. villosum* (Fabaceae: Faboideae), por meio de estudos morfoanatômicos e ontogenéticos, verificando a ocorrência de padrões estruturais e avaliando seu potencial taxonômico.

Material e métodos

Sementes em vários estádios de desenvolvimento de *Machaerium brasiliense* Vogel, *M. nyctitans* (Vell.) Benth. e *M. villosum* Vogel, localizadas no Jardim Botânico do Instituto de Biociências da Unesp (22°53'22,18" S e 48°29'25,26" W) e *M. hirtum* (Vell.) Stellfeld e *M. stipitatum* Vogel, às margens da Estrada da Indiana (22°53'51,0" S e 48°25'26,0" W), município de Botucatu, São Paulo, Brasil. Foram preparadas exsiccatas, que estão incluídas no Herbário "Irina D. Gemtchujnicov" (BOTU), do Departamento de Botânica do Instituto de Biociências, UNESP, Botucatu, sob os números: 25.781 (*M. brasiliense*), 25.782 (*M. hirtum*), 25.778 (*M. nyctitans*), 25.779 (*M. stipitatum*), 25.780 (*M. villosum*).

O estudo anatômico foi feito a partir de amostras de óvulos contidos em botões florais, flores em antese, e de sementes nas diversas fases do desenvolvimento, até a maturação, fixadas em FAA 50 (Johansen 1940) e conservadas em etanol 70%.

Prepararam-se lâminas permanentes, em que as amostras foram desidratadas em série etílica, infiltradas e incluídas em metacrilato (Leica®), segundo o protocolo do fabricante, seccionadas em micrótomo rotativo com cerca de 10µm de espessura, coradas com

azul de toluidina a 0,05%, pH 4,7 (O'Brien *et al.* 1964) e montadas em resina sintética.

Foram realizados testes histoquímicos, em secções de material fixado, obtidas a mão livre com o auxílio de lâmina de barbear, submetidas às soluções de Sudan IV, lugol e cloreto férrico, respectivamente para a detecção de lipídios, amido e compostos fenólicos (Johansen 1940); proteínas foram detectadas com azul mercúrio de bromofenol (Mazia *et al.* 1953); substâncias pécnicas foram identificadas pelo vermelho de rutênio (Jensen 1962); paredes lignificadas foram evidenciadas com floroglucinol em meio ácido (Sass 1951).

A análise do laminário foi feita em microscópio de luz. Os resultados foram registrados por meio de fotomicrografias obtidas em fotomicroscópio Zeiss. Desenhos de material fixado foram realizados com o auxílio de estereomicroscópio Carl Zeiss-Jena acoplado com câmara clara. Para todas as ilustrações, foram adicionadas as escalas nas condições ópticas adequadas.

Resultados

As espécies estudadas apresentam um óvulo por ovário, exceto *Machaerium brasiliense*, que forma de um a dois óvulos, em ambos os casos arranjados em placentação sutural (figura 1). Os óvulos são campilótopos (figura 2), bitegmentados, crassinucelados (figuras 2-3), ligados ao ovário pelo funículo curto, e que apresentam células epidérmicas densas de núcleos evidentes e levemente papilosas (figuras 4-5).

O tegumento externo é revestido por cutícula delgada, apresenta de três a quatro camadas de células cubóides e núcleos evidentes, com conteúdo fenólico na epiderme externa; na rafe, observa-se um cordão procambial que chega somente até a calaza, e a espessura é maior que o restante do tegumento (figuras 2-3). O tegumento externo estende-se além do interno, delimitando a micrópila, região em que o número de camadas celulares é ampliado (figura 2).

O tegumento interno também é levemente cuticulado e formado por duas camadas células menores que as observadas no tegumento externo (figuras 2-3). Como as aberturas dos dois tegumentos não são coincidentes, a micrópila é em ziguezague (figura 6).

O nucelo é amplo e formado por células parenquimáticas de conteúdo denso e núcleos evidentes, rodeando o megagametofito (figura 2).

O desenvolvimento da semente é lento nas espécies estudadas, se comparado com diferenciação do pericarpo. No início do desenvolvimento, a semente mantém estrutura semelhante a do óvulo (figuras 6-7), havendo pequeno crescimento, resultante da ocorrência de algumas mitoses e pequena diferenciação nos tegumentos, início da produção do

endosperma nuclear e do lento desenvolvimento do embrião.

As cinco espécies apresentam a testa com divisões em vários sentidos, ocasionando, aumento no número de camadas, especialmente na região rafeal (figuras 8-9). O tégmen começa a sofrer compressão em suas células, e conseqüente redução na espessura.

Durante o desenvolvimento seminal, observa-se o acúmulo de substâncias fenólicas nas células da exotesta, que fica destacada das demais (figuras 12-13). A mesotesta apresenta células com variados planos de divisão; não se observa diferenciação da endotesta. Apenas no pólo micropilar, os dois tegumentos são mantidos individualizados, diferenciando-se exóstoma e endóstoma.

Durante a diferenciação dos tegumentos, não são observadas diferenças anatômicas entre as espécies. Com o desenvolvimento, toda a testa passa a apresentar células impregnadas por substâncias fenólicas. Também começam a se estruturar, as células em ampulheta, adjacentes à exotesta, inicialmente reconhecidas como células alongadas e de tamanhos irregulares, que não se diferenciam sobre o feixe rafeal, o qual se apresenta mais amplo e diferenciado que na fase anterior; células em ampulheta também não são diferenciadas próximas à exóstoma. A mesotesta como um todo tem sua espessura ampliada, em função de mitoses eventuais e do alongamento celular intenso.

O nucelo, amplo no início desta fase (figuras 6-7) vai sendo consumido (figuras 8-10). O endosperma é nuclear, observando-se numerosos núcleos livres especialmente junto ao pólo micropilar, próximo ao embrião que se desenvolve lentamente (figuras 10-11).

Simultaneamente às modificações tegumentares, ao final do desenvolvimento o nucelo está completamente consumido e o endosperma, após celularização, começa a ser reabsorvido (figura 12).

Durante a diferenciação do embrião, surge a primeira grande diferença entre as espécies, já que, em *M. nyctitans* observa-se o desenvolvimento de mais de um embrião (figuras 10, 13).

Ao final desta fase, o crescimento do embrião é mais intenso e os cotilédones tornam-se amplos (figura 12).

Na maturidade, as sementes são campilótropas como o óvulo, reniformes e achatadas lateralmente (figuras 14-18), de coloração marrom. A micrópila é inconspícua e o hilo é pequeno e pouco distinto. Nas cinco espécies, a semente possui o lobo radicular muito evidente (figuras 14-18); entre este e o hilo, situa-se a micrópila pouco distinta (figuras 19-23).

A testa, nas cinco espécies, apresenta exotesta delgada em sua maior extensão

(figura 26, 27), formada por células cubóides; em *M. nyctitans*, na região rafeal, a exotesta é paliçada, formada por células com alongamento no plano anticlinal (figura 25, 28), a camada subepidérmica da testa é formada por células de paredes delgadas e impregnada de substâncias fenólicas, diferenciadas em forma de ampulheta, pouco características (figura 26-27). Na região da rafe, ocorre aumento na espessura da testa (figura 28), devido à presença do feixe vascular, que termina seu trajeto na calaza, mantendo a anti-rafe com pequena espessura.

A mesotesta destas espécies apresenta várias camadas de células de paredes pouco espessas, impregnadas por substâncias fenólicas que, com a desidratação que acompanha o final desta fase, apresentam-se totalmente comprimidas (figura 29). *Machaerium nyctitans* diferencia-se das outras espécies estudadas por apresentar nesta região nítidos blocos de idioblastos fenólicos (figuras 26, 28).

Na micrópila, a endóstoma e exóstoma permanecem individualizadas. O hilo não apresenta nenhuma elaboração especial, alguns resquícios do endosperma podem ser observados no início do amadurecimento.

As sementes são exalbuminosas. O embrião é único para todas as espécies, exceto em *M. nyctitans*, em que se observa poliembrionia em 90% das sementes examinadas. A coloração do embrião é amarelada, possuindo eixo hipocótilo-radícula marcadamente curvo (figuras 30-32, 34-35). Os embriões adicionais encontrados em *M. nyctitans* apresentam-se pequenos, com os cotilédones unidos e eixo hipocótilo-radícula proeminentemente menos curvo que os demais (figura 33).

Nas cinco espécies, o eixo embrionário apresenta diâmetro constante em quase toda sua extensão (figura 36), afinando em direção ao ápice radicular, que apresenta um primórdio de coifa (figuras 36-37). Tanto nos cotilédones quanto no eixo embrionário das espécies estudadas, as células protodérmicas e do meristema fundamental são isodiamétricas, tendendo a cubóides, nas primeiras. Observa-se idioblastos cristalíferos imerso no meristema fundamental, o procâmbio é formado por células alongadas e densas (figura 38).

Os cotilédones são plano-convexos, ligeiramente assimétricos e com a face abaxial mais convexa em *M. stipitatum* (figura 45) e *M. hirtum*, e com a face adaxial e abaxial quase paralelas entre si em *M. brasiliense* (figura 46), *M. nyctitans* e *M. villosum*. Os cotilédones são carnosos, destacando-se o meristema fundamental de células volumosas e amplos cordões procambiais (figuras 47-48). Suas células são ricas em amido.

A plúmula é diferenciada, contendo primórdios foliares, em *M. brasiliense* (figura 39), *M. nyctitans* (figura 40), *M. stipitatum* (figura 41) e *M. villosum* (figura 42), em *M.*

hirtum o eixo embrionário é mais reto e curto, com plúmula pouco diferenciada (figura 43). Próximo à plúmula de *M. stipitatum*, observa-se a presença de tricomas multicelulares densos, em início de diferenciação (figuras 41, 44).

Discussão

Corner (1951, 1976) enumerou diversas características de sementes típicas de Faboideae, algumas delas ausentes nas espécies aqui relatadas. Como características típicas do grupo, *M. brasiliense*, *M. hirtum*, *M. nyctitans*, *M. stipitatum*, *M. villosum* apresentam óvulo e semente campilótopos, sementes exalbuminosas e as células cotiledonares com paredes delgadas. No que se refere ao hilo, nenhuma das estruturas típicas foi observada, conferindo com as características destacadas por Pinto (2005) para *M. acutifolium*.

Bouman & Boesewinkel (1991) descreveram que, em alguns casos, sementes campilótopas são originadas de óvulos anátropos; em Faboideae, contudo, as sementes são originadas de óvulos também campilótopos, o que é corroborado com os resultados encontrados neste trabalho.

Com relação à anatomia do tegumento, as espécies estudadas neste trabalho não apresentam as principais peculiaridades destacadas por Corner (1951, 1976) e Gunn (1981), visto que são sementes testais, que não apresentam camada paliádica e células em ampulheta típicas; ambas as camadas de células têm diferenciação menos evidente que as espécies características, descritas pelos referidos autores.

Werker (1997) apontou que a coloração de marrom a negra da maioria das sementes é devida a substâncias fenólicas, cuja presença nos tegumentos é frequentemente descrita na literatura, o que parece ser o caso das espécies de *Machaerium* estudadas. Muitos autores relacionam essas substâncias à proteção do embrião. Swain (1979) e Werker (1997) também consideraram que as substâncias fenólicas conferem dureza e impermeabilidade aos tegumentos, agindo no combate à herbívora e ao ataque de microorganismos encontrados no solo. Especialmente em espécies como as aqui estudadas, em que há grande pressão de predação (observação pessoal), tais estratégias são indispensáveis ao sucesso reprodutivo destas plantas.

Segundo Polhill *et al.* (1981), as espécies estudadas, por pertencerem a Faboideae, são consideradas derivadas, em comparação com as espécies de Caesalpinioideae e Mimosoideae. Dentre os caracteres derivados, a ocorrência de cotilédones carnosos, pode ser destacada, já que cotilédones foliáceos são considerados como estruturas menos derivadas.

O estudo da estrutura seminal com finalidades taxonômicas é utilizado por vários autores. Segundo Gunn (1981), essas características já eram descritas por De Candolle, em 1825, sendo considerado um dos primeiros autores a utilizar essas características, dividindo a Família Fabaceae em duas subfamílias: Curviembriae e Rectembriae, sendo que a primeira representa as Faboideae e a segunda o complexo de Caesalpinioideae e Mimosoideae; por generalizar muitas características entre as subfamílias esta classificação não se manteve. O caráter destacado por De Candolle é evidente nas espécies estudadas, que apresentam nítida curvatura nos eixos embrionários, resultados similares também foram descritos para os eixos embrionários de *Dalbergia nigra*, *Platycyamus regnellii* (Oliveira 1999) e *Tipuana tipu* (Martins & Oliveira 2001), todas espécies de Faboideae.

Gunn (1984) ressaltou a importância da morfologia do eixo embrionário, em especial da plúmula, como caráter de identificação das sementes de Caesalpinioideae e Mimosoideae, por apresentar grande importância no reconhecimento de relações filogenéticas. As espécies estudadas apresentam plúmula diferenciada com primórdios foliares, sendo que a menor diferenciação foi encontrada em *M. hirtum*, espécie que também apresenta o eixo embrionário mais curto; das cinco espécies, esta é a que mais se distingue. Mendonça-filho (2002), avaliando espécies de *Machaerium* sect. *Lineata* durante estudo que apresentou a morfologia de sementes de 19 espécies, relatou que a maioria apresenta primórdios foliares indiferenciados, confirmando os resultados encontrados neste estudo, já que *M. hirtum* pertence a essa seção.

A formação de cristais no meristema fundamental é também uma característica muito interessante, pois essas estruturas estão mais relacionadas a órgãos vegetativos adultos e trabalhos que relatam cristais em embriões são restritos. Zindler-Frank *et al.* (1987) descreveu cristais na semente de *Glycine gracilis* e *G. max*. Oliveira (1999) descreveu que, das quinze espécies estudadas, apenas três espécies apresentaram cristais nos eixos embrionários: *Peltophorum dubium* (drusas), *Lonchocarpus muelhbergianus* e *Inga urugiensis* (cristais poliédricos). As cinco espécies aqui descritas apresentaram formação de cristais poliédricos isolados.

Das cinco espécies estudadas apenas *M. nyctitans* apresentou poliembria. Essa característica, geralmente, vem associada à poliploidia ou à apomixia (Carmam 1997). Relatos de poliembria foram apresentados por Martins & Oliveira (2001) para *Tipuana tipu*; os autores relataram uma grande variação no tamanho dos embriões, prevalecendo um deles, assim como também ocorre em *M. nyctitans*, que apresenta um embrião grande e bem desenvolvido e um ou dois embriões menores localizados próximos a micrópila. Embora

existam relatos de poliembrionia para Dalbergieae, não se encontram relatos prévios de poliembrionia para *Machaerium*.

Tricomas na plúmula foram descritos por Oliveira (1999) nas espécies de *Centrolobium tomentosum*, que apresentou tricomas poucos diferenciados e somente na região da plúmula, similares aos descritos para *M. nyctitans*; em *Inga urugiensis*, a autora também descreveu tricomas, porém, neste caso, localizados por toda extensão do eixo embrionário.

Agradecimentos - À CAPES, pela bolsa de doutorado concedida a D.D. Pinto e ao CNPq, pela bolsa de produtividade em pesquisa de D.M.T. Oliveira; à FAPESP-Programa BIOTA (Proc. 00/12469-3), pelo auxílio financeiro; ao especialista Rodrigo Augusto Camargo, pela identificação das espécies.

Referências bibliográficas

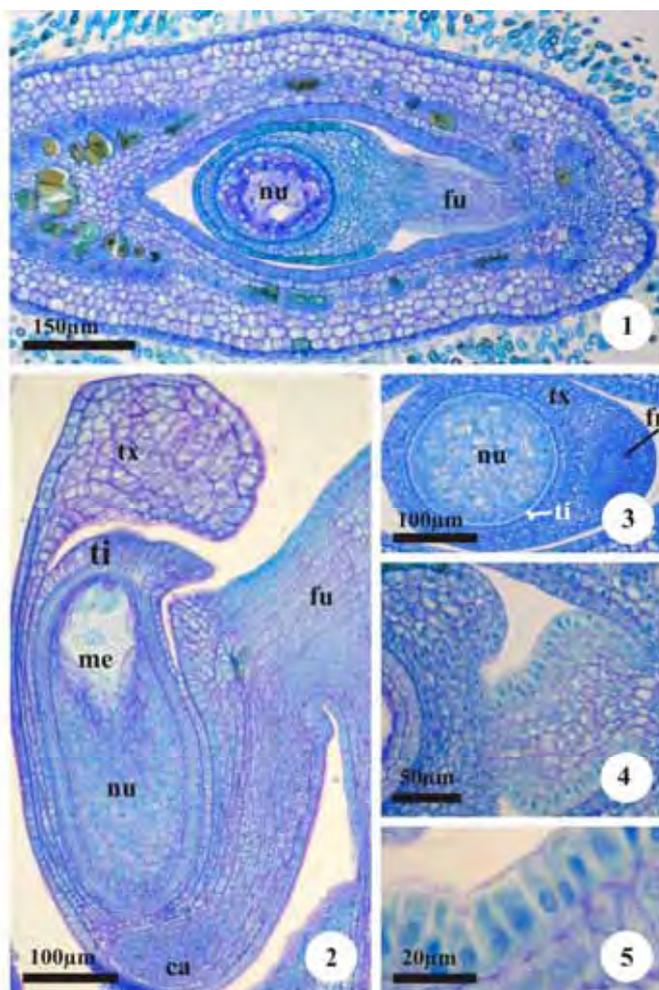
- BARROSO, G.M., MORIM, M.P., PEIXOTO, A.L. & ICHASO, C.L.F. 1999. Frutos e sementes: morfologia aplicada à sistemática de dicotiledôneas. Editora UFV, Viçosa.
- BOUMAN, F. & BOESEWINKEL, F.D. 1991. The campylotropous ovules and seeds, their structure and functions. *Botanische Jahrbucher fur Systematik* 113:255-270.
- CARMAN, J.G. 1997. Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispory, tetraspory, and polyembryony. *Biological Journal of the Linnean Society* 61:51-94.
- CARNEIRO, J.G.A. & AGUIAR, I.B. 1993. Armazenamento de sementes. *In* Sementes florestais tropicais (I.B. Aguiar, F.C.M, Piña-Rodrigues & M.B. Figliolia, eds.). ABRATES Brasília, p.333-350.
- CORNER, E.J.H. 1951. The leguminous seed. *Phytomorphology* 1:117-150.
- CORNER, E.J.H. 1976. The seeds of dicotyledons. University Press, Cambridge.
- DUCKE, A. 1949. As leguminosas da Amazônia Brasileira. *Boletim Técnico do Instituto Agrônômico do Norte* 18:4-248.
- GUNN, C.R. 1981. Seeds of Leguminosae. *In* Advances in legume systematics (R.M. Polhill & P.H. Raven, eds.). Royal Botanical Gardens, Kew, p.913-926.
- GUNN, C.R. 1984. Fruits and seeds of genera in the subfamily Mimosoideae (Fabaceae). Technical Bulletin, United States Department of Agriculture 1681:1-194.
- HOEHNE, F.C. 1941. Leguminosas Papilionadas (*Machaerium* e *Paramacherium*). *Flora Brasílica* 25:1-99.
- JENSEN, W. A. 1962. Botanical histochemistry: principles and practice. W.H. Freeman, San

Francisco.

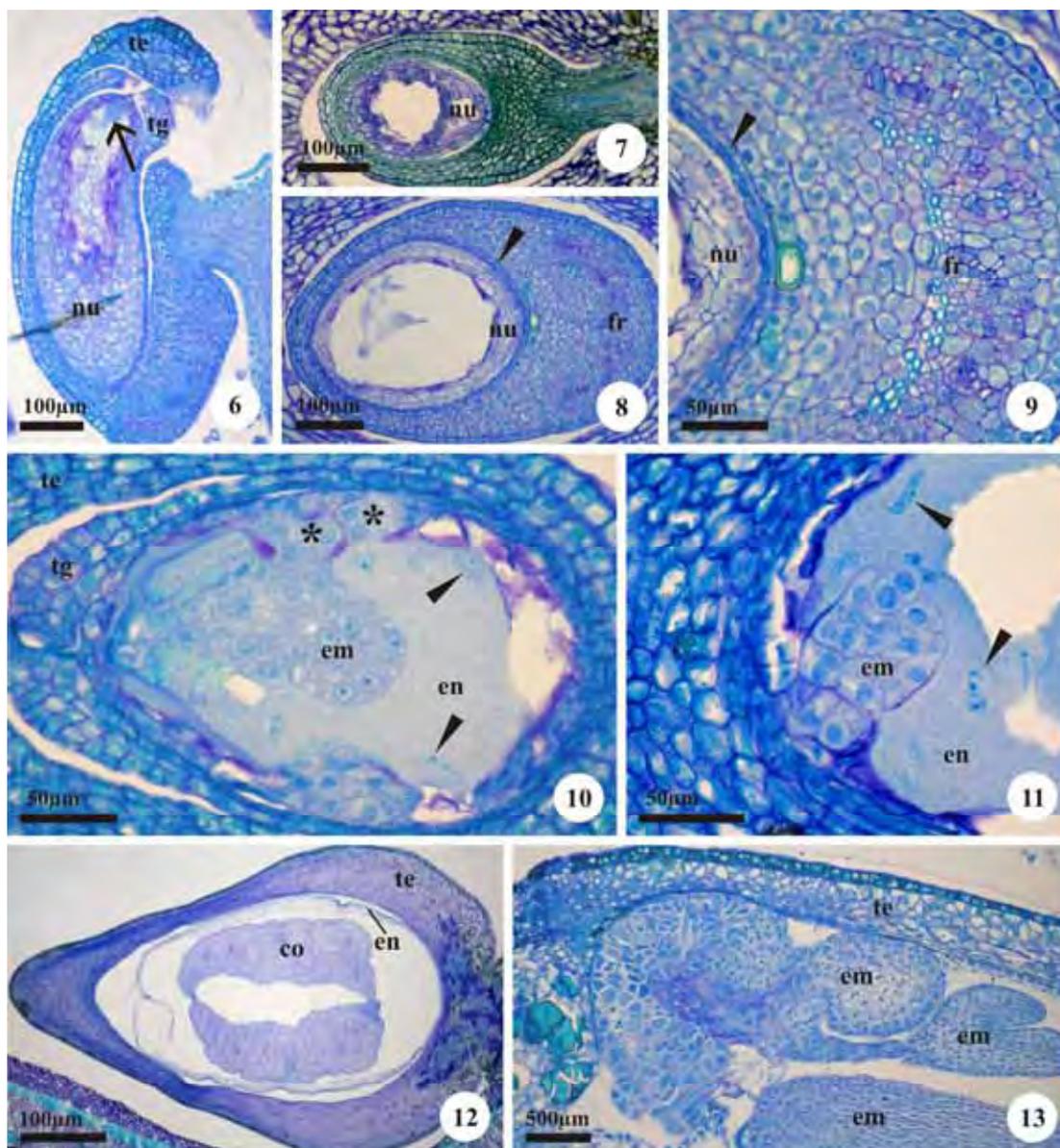
- JOHANSEN, D.A. 1940. Plant microtechnique. McGraw-Hill Book, New York.
- KIRKBRIDE, J.H.Jr., GUNN, C.R. & WEITZMAN, A.L. 2003. Fruits and seeds of genera in the subfamily Faboideae (Fabaceae). Technical Bulletin, United States Department of Agriculture 1890:1-635.
- LIMA, M.P.M. 1985. Morfologia dos frutos e sementes dos gêneros da tribo Mimoseae (Leguminosae-Mimosoideae) aplicada à sistemática. *Rodriguésia* 37:53-78.
- LIMA, H.C. 1989-1990. 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.
- MARTINS, M.A.G. & OLIVEIRA, D.M.T. 2001. Morfo-anatomia e ontogênese do fruto e semente de *Tipuana tipu* (Benth.) O. Kuntze (Fabaceae: Faboideae). *Revista Brasileira de Botânica* 24:109-121.
- MAZIA, D., BREWER, P.A. & ALFERT, M. 1953. The cytochemistry staining and measurement of protein with mercuric bromophenol blue. *Biological Bulletin* 104:57-67.
- MEDEIROS, A.C. & ZANON, A. 2000. Armazenamento de sementes de sapuva (*Machaerium stipitatum*) (DC.) Vog.) e de acácia marítima (*Acacia longifolia* (Andr.) Wildenow). *Boletim de Pesquisa Florestal* 40:57-66.
- MENDONÇA FILHO, C.V. 2002. Citotaxonomia de *Machaerium* Pers. e revisão taxonômica de *Machaerium* sect. *Oblonga* (Benth.) Taub. (Leguminosae-Papilionoideae). Tese de Doutorado. Unicamp, Campinas.
- MOREIRA, F. M. S. & MOREIRA, F. W. 1996. Características da germinação de sementes de 64 espécies de leguminosas florestais nativas da Amazônia, em condições de viveiro. *Acta Amazonica* 26:3-16.
- O'BRIEN, T.P., FEDER, N. & McCULLY, M.E. 1964. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. *Protoplasma* 59:368-373.
- OLIVEIRA, D. M. T. 1999. Morfo-anatomia de embrião de leguminosas arbóreas nativas. *Revista Brasileira de Botânica* 22:413-427.
- PIJL, L. van der. 1982. Principles of dispersal in higher plants. 3rd ed., Springer-Verlag, Berlin.
- PINTO, D.D. 2005. Morfoanatomia e ontogênese do fruto e semente de *Dalbergia miscolobium* Benth. e *Machaerium acutifolium* Vog. (Fabaceae: Faboideae). Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Botucatu.

- POLHILL, R.M, RAVEN, P.H. & STIRTON, C.H. 1981. Evolution and systematics of the Leguminosae. *In* Advances in legume systematics. Part 1. (R.M. Polhill & P.H. Raven, eds.). Royal Botanic Gardens, Kew. p.1-26.
- SASS, J.E. 1951. Botanical microtechnique. State Press, Iowa.
- SMITH, D.L. 1983. Cotyledon anatomy in the Leguminosae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 86:325-355.
- SWAIN, T. 1979. Tanins and lignins. *In* Herbivorous: their interactions with secondary plant metabolites (G.A. Rosenthal, D.H. Janzen, eds.). Academic Press New, York, p.657-682.
- WERKER, E. 1997. Seed anatomy. Gebrüder Borntraeger, Berlin. (Handbuch der Pflanzenanatomie).
- ZINDLER-FRANK, E. 1987. Calcium crystals in legumes. *In* Advances in legume systematics. Part 3 (C.H. Stirton, ed.). Royal Botanic Gardens, Kew. p.279-316.

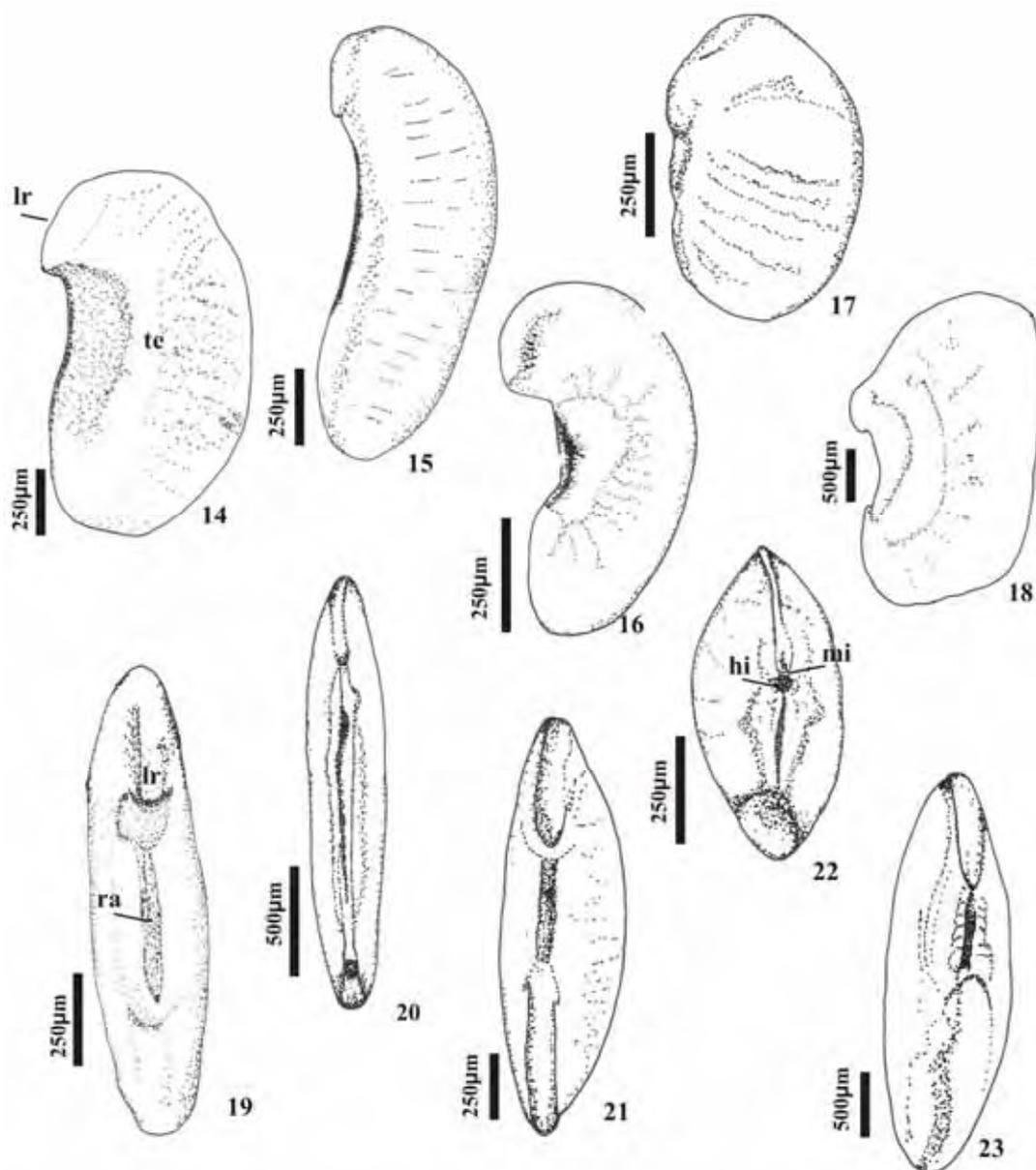
Figuras



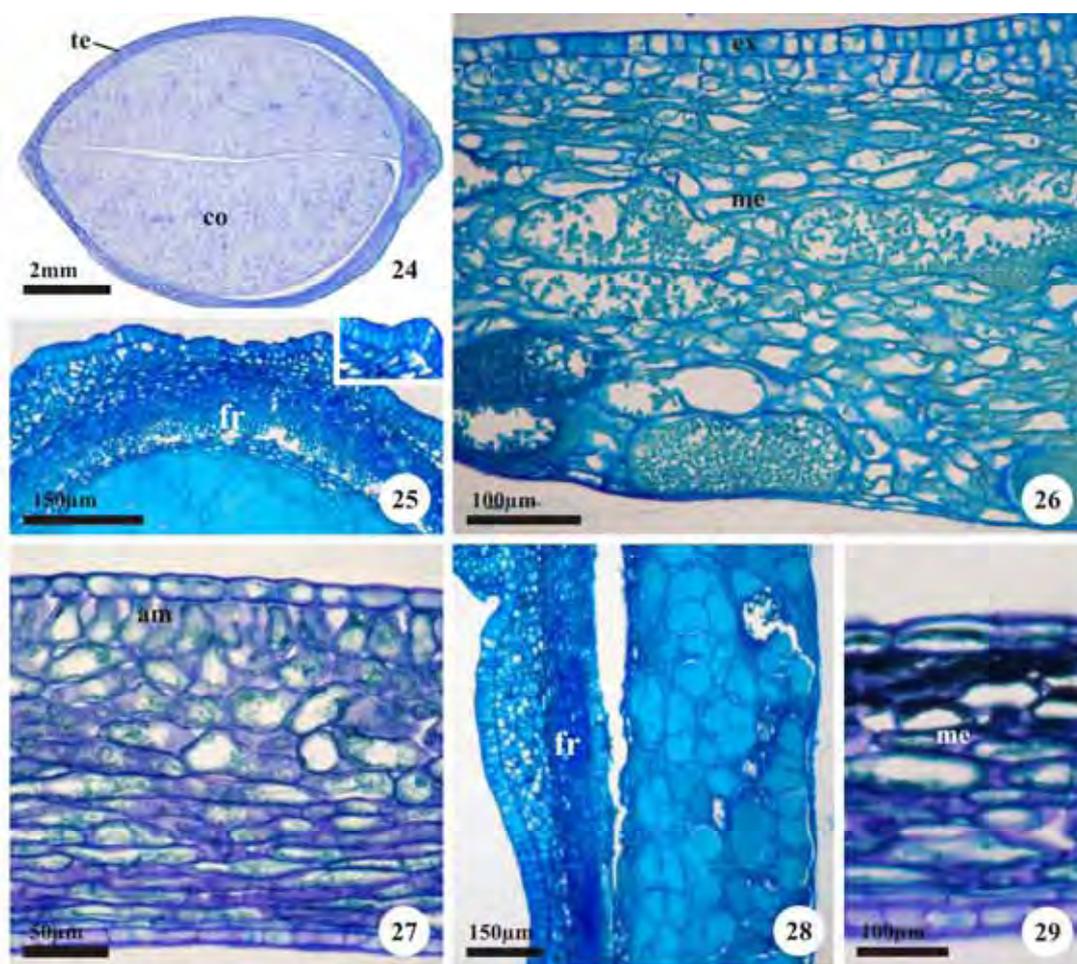
Figuras 1-5. Óvulo retirado de botão floral e flor em antese de *Machaerium villosum* Vogel (1), *M. nyctitans* (Vell.) Benth. (2), *M. hirtum* (Vell.) Stellfeld (3) e *M. stipitatum* Vogel (4-5) em secção longitudinal (2) e secções transversais (1, 3-5). 1. Aspecto geral do ovário, mostrando a inserção do óvulo. 2-3 Aspecto geral do óvulo. 4-5. Detalhe do funículo, evidenciando a epiderme com células densas e de núcleos evidentes. (ca = calaza; fr = feixe rafeal; fu = funículo; me = megagametofito; nu = nucelo; ti = tegumento interno; tx = tegumento externo).



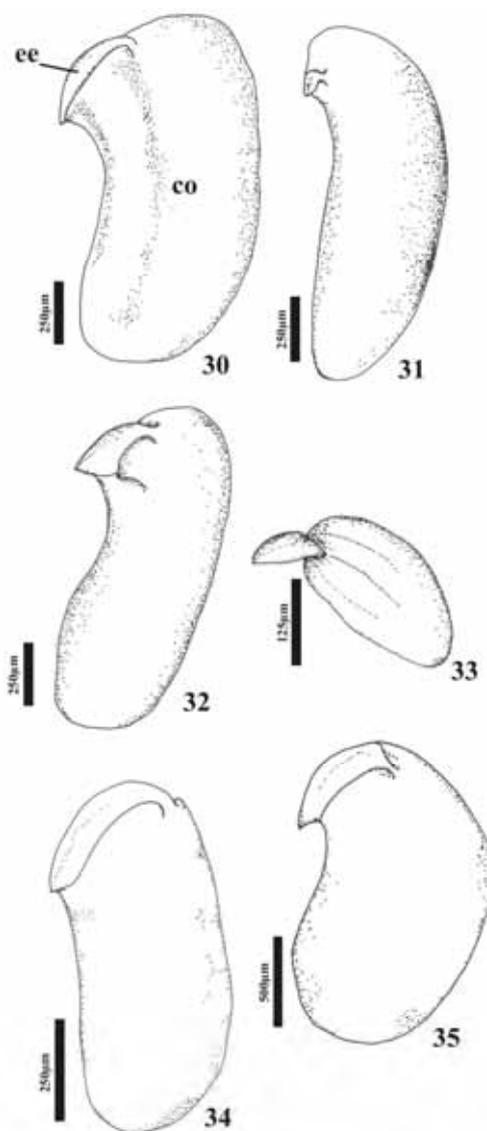
Figuras 6-13. Semente jovem de *Machaerium nyctitans* (6, 8-11, 13), *M. villosum* (7) e *M. stipitatum* (12) em secção longitudinal (6) e secções transversais (7-13). 6-7. Aspecto geral da semente em início do desenvolvimento, destacando o zigoto (seta) e a micrópila em ziguezague. 8. Aspecto geral da semente mais desenvolvida, mostrando o tégmen parcialmente comprimido (ponta de seta). 9. Detalhe da região rafeal, destacando a maior espessura da testa (ponta de seta: tégmen comprimido). 10. Detalhe de semente, mostrando o início da formação de mais de um embrião (asteriscos), mostrando resquícios de nucelo e endosperma nuclear (ponta de seta: núcleos livres). 11. Detalhe de semente com embrião único (ponta de seta: núcleos livres no endosperma). 12. Aspecto geral de semente mais desenvolvida, mostrando pequena proporção de endosperma celularizado e cotilédones em expansão. 13. Detalhe de semente poliembriônica. (co = cotilédone; em = embrião; en = endosperma; fr = feixe rafeal; nu = nucelo; te = testa; tg = tégmen).



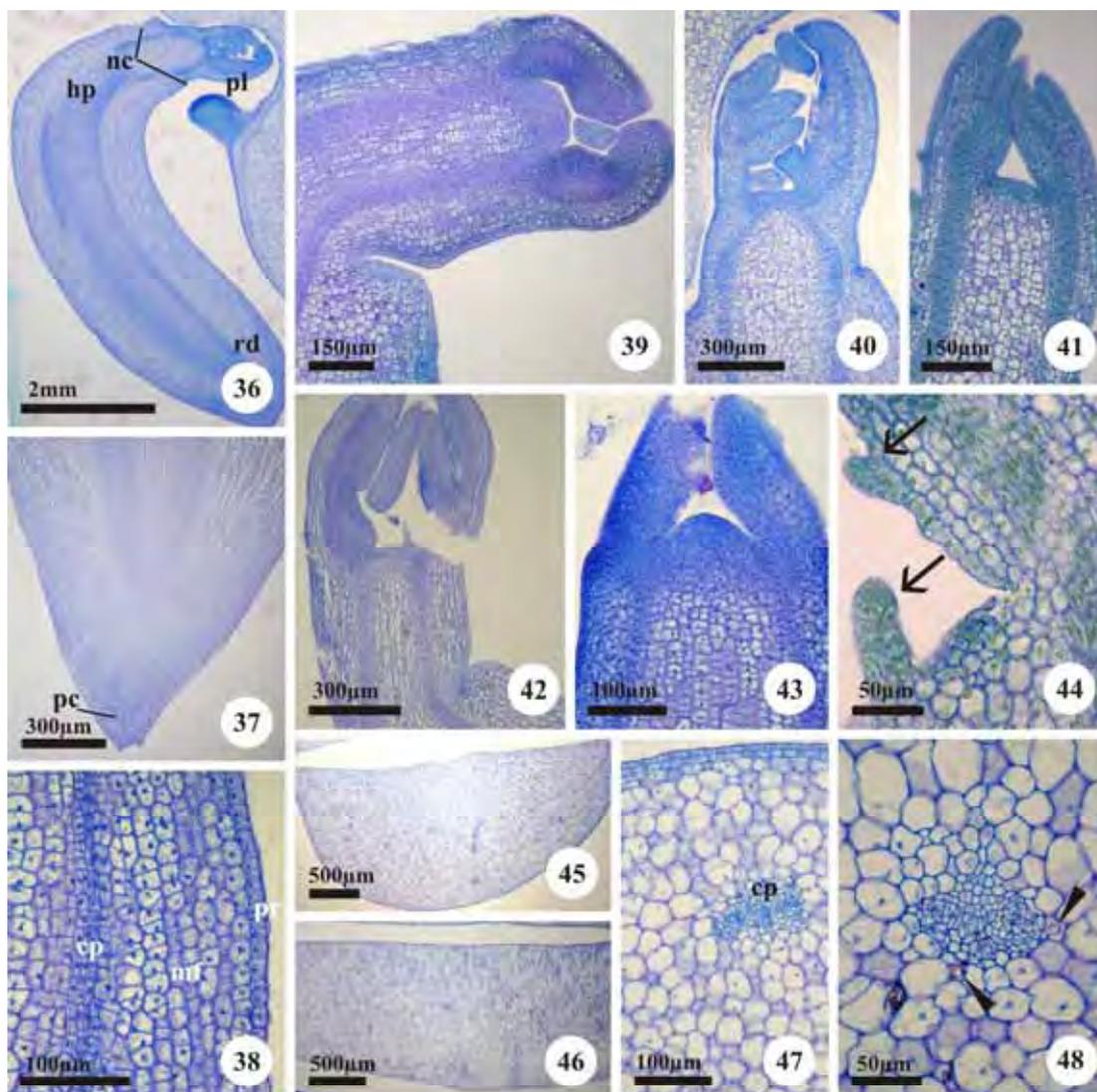
Figuras 14-23. Morfologia das sementes maduras de *Machaerium brasiliense* (14, 19), *M. hirtum* (15, 20), *M. nyctitans* (16, 21), *M. stipitatum* (17, 22) e *M. villosum* (18, 23). 14-18. Sementes em vista lateral. 19-23. Vista hilo-micropilar. (hi = hilo; lr = lobo radicular; mi = micropila; ra = rafe; te= tegumento).



Figuras 24-29. Semente em fase de maturação de *Machaerium hirtum* (24), *M. nyctitans* (25-26, 28), *M. brasiliense* (27, 29) em secções longitudinais (28) e secções transversais (24-27, 29). 24. Aspecto geral da semente. 25. Aspecto geral da região rafeal. 26. Detalhe da testa, evidenciando grandes células fenólicas na mesotesta. 27. Detalhe da testa madura, antes do processo de desidratação; notar células em ampulheta na hipoderme. 28. Detalhe da região rafeal. 29. Detalhe da testa de semente em início de desidratação, mostrando camadas comprimidas da mesotesta. (am= células em ampulheta; co= cotilédone; ex = exotesta; fr = feixe rafeal; me = mesotesta; te= tegumento).



Figuras 30-35. Morfologia do embrião de *Machaerium brasiliense* (30), *M. hirtum* (31), *M. nyctitans* (32-33), *M. stipitatum* (34) e *M. villosum* (35). 30-32, 34-35. Embrião isolado, evidenciando cotilédone e eixo embrionário curvo. 33. Embrião adicional isolado de semente poliembriônica que continha, também, o embrião ilustrado na Fig. 32. (co = cotilédone; ee = eixo embionário).



Figuras 36–48. Embrião de *Machaerium brasiliense* (39, 46, 48), *M. hirtum* (38, 43), *M. nyctitans* (36, 40), *M. stipitatum* (41, 44–45, 47) e *M. villosum* (37, 42) em seções longitudinais (36–44) e seções transversais (45–48). 36. Aspecto geral do eixo embrionário. 37. Aspecto geral da radícula. 38. Detalhe do hipocótilo, evidenciando a protoderme, meristema fundamental e procâmbio. 39–43. Detalhe da plúmula. 44. Detalhe da plúmula, evidenciando tricomas em formação (seta). 45. Aspecto geral de cotilédone com face abaxial muito convexa. 46. Aspecto geral de cotilédone com faces mais paralelas. 47. Detalhe de cotilédone, mostrando protoderme, meristema fundamental e um cordão procambial. 48. Detalhe de cotilédone, destacando um cordão procambial amplo; notar a presença de cristais (ponta de seta). (cp = cordão procambial; hp = hipocótilo; mf = meristema fundamental; nc = nó cotiledonar; pc = primórdio de coifa; pl = plúmula; pr = protoderme; rd = radícula).

Capítulo III

Estrutura da plântula de três espécies de *Machaerium* Pers. (Fabaceae, Faboideae), com ênfase na sequência heterofílica juvenil

DANIELA DIAS PINTO¹, INARA REGIANE MOREIRA-CONEGLIAN¹ E DENISE MARIA TROMBERT OLIVEIRA^{2,3}

Título resumido: Plântula e heterofilia juvenil em *Machaerium*

-
1. UNESP – Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências, UNESP, Departamento de Botânica, Caixa Postal 510, 18618-000 Botucatu, SP, Brasil.
 2. UNESP – Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências, UNESP, Departamento de Botânica, Caixa Postal 510, 18618-000 Botucatu, SP, Brasil.
 3. Autor para correspondência: dmtoliveira@icb.ufmg.br

RESUMO – (Estrutura da plântula de três espécies de *Machaerium* Pers. (Fabaceae, Faboideae), com ênfase na sequência heterofílica juvenil). Este trabalho tem como objetivo descrever e comparar a morfologia de plântulas e a anatomia dos cotilédones, eofilos e metafilos de três espécies de *Machaerium* (Fabaceae, Faboideae), ocorrentes no Brasil. As plântulas exibem rápido desenvolvimento, sendo fanero-epígeas em *M. brasiliense* e *M. villosum* e cripto-hipógeas em *M. hirtum*. O número de folíolos no primeiro eofilo é variável, sendo unifoliolado em *M. brasiliense*, trifoliolado em *M. villosum* e plurifoliolado em *M. hirtum*. Os cotilédones são carnosos e apresentam mesofilo homogêneo. O padrão de venação dos eofilos e metafilos em *M. brasiliense* e *M. villosum* é broquidódromo e *M. hirtum* é craspedódromo. Limbos eofilares e metafilares apresentam anatomia semelhante para as três espécies, sendo dorsiventrais e hipoestomáticos, com estômatos predominantemente paracíticos. A heterogeneidade observada no tipo de plântula é comum em *Machaerium* e já foi previamente relatada para o gênero, o que frequentemente é descrito para Dalbergieae.

Palavras-chave: eofilo, leguminosa, metafilo, morfoanatomia

Introdução

No Brasil, regiões de matas cederam lugar a áreas de plantio e à construção civil, resultando em alterações de vários ambientes naturais que levou ameaças a espécies vegetais econômica e ecologicamente importantes, que se mantêm em pequenas áreas de matas preservadas (Souza & Moscheta 1992). Para evitar esses danos é necessário manejar e conservar os remanescentes florestais, além de restaurar áreas já degradadas. No entanto, manejar, conservar e reconstituir áreas de florestas é um trabalho que depende da compreensão dos aspectos ecológicos envolvidos, o que está diretamente ligado à identificação de espécies vegetais já nas fases juvenis (Oliveira 2001).

Os estudos morfoanatômicos de plântulas têm importante função para o conhecimento de uma vegetação, uma vez que podem levar à compreensão do ciclo de vida, processos de germinação e crescimento das espécies, seja para a obtenção de mudas ou mesmo para auxiliar na classificação de plântulas com finalidade taxonômica (Compton 1912, Duke 1965, Ng 1975, 1978, Kuniyoshi 1983, Mourão *et al.* 2002). Amo (1979) salientou a importância da combinação de características da semente e do indivíduo adulto, representadas pela plântula, com o objetivo de auxiliar a identificação de espécies no campo.

Estudos que revelam dados morfoanatômicos das fases juvenis das plantas vêm sendo, cada vez mais, utilizados como base para trabalhos taxonômicos; entretanto, a investigação nesta área da botânica continua restrita no que se refere ao número de espécies nativas brasileiras (Souza & Moscheta 1992).

Trabalhos sobre morfologia de plântulas de leguminosas têm se tornado frequentes, podendo-se citar Silva *et al.* (1988), Beltrati & Paoli (1989), Lima (1989-90), Oliveira & Beltrati (1992), Oliveira (1999), Donadio & Demattê (2000) e Cunha & Ferreira (2003).

Saint-Martin (1984) analisou a estrutura das plântulas de 162 espécies da subfamília Faboideae (Fabaceae), sendo considerado um dos raros trabalhos que compara a estrutura de cotilédones e eofilos. Com base nos resultados obtidos neste trabalho, o autor propôs uma hipótese filogenética para o grupo estudado.

Dentre os escassos trabalhos com morfoanatomia de plântulas de *Machaerium*, pode-se citar o de Bastos (1987), que descreveu dez espécies da região amazônica, com o objetivo de iniciar um estudo sistemático do gênero. Diante dos resultados obtidos, a autora também elaborou uma chave dicotômica para a identificação das espécies estudadas.

Com base na diversidade estrutural das plântulas de *Machaerium*, o presente trabalho objetiva descrever e comparar a morfologia das plântulas de *M. brasiliense*, *M.*

hirtum e *M. villosum*, bem como analisar anatomicamente seus cotilédones, eofilos e metafílos.

Material e métodos

Para o estudo das plântulas, foram coletados frutos maduros de *Machaerium brasiliense* Vogel e *M. villosum* Vogel, no Jardim Botânico do Instituto de Biociências da Unesp (22°53'22,18" S e 48°29'25,26" W) e de *M. hirtum* (Vell.) Stellfeld, às margens da Estrada da Indiana (22°53'51,0" S e 48°25'26,0" W), todas na região de Botucatu, São Paulo, Brasil. Utilizaram-se 100 sementes de cada espécie estudada, morfológicamente bem formadas, as quais foram removidas do pericarpo e distribuídas de maneira uniforme sobre papel de filtro, em caixas de plástico transparente tipo gerbox. As sementes foram colocadas para germinar em câmara de germinação (Tecnal, modelo TE-401), com temperatura de 25°C ±1, mantidas sob luz fluorescente contínua e umedecidas com água destilada.

As sementes que apresentaram emergência da raiz primária foram consideradas germinadas, sendo retiradas do gerbox e transferidas para caixas de "isopor" próprias para enraizamento e, posteriormente, para sacos de polietileno próprios para plantio, ambos contendo solo originário das regiões de coleta. As plântulas foram mantidas em casa de vegetação foram cobertas por sombrite 50%, regadas e observadas diariamente. Foi detalhadamente acompanhado o crescimento da plântula até a expansão dos eofilos do primeiro nó eofilar. As observações prosseguiram até o momento em que foi notado o início de nodulação radicular, aproximadamente aos dois meses pós-semeadura, em *M. brasiliense* as observações foram feitas durante três meses após a semeadura.

Para garantir a coleta de metafílo em condições ambientais similares àquelas em que foi produzido o eofilo, mediu-se a intensidade de luz da casa de vegetação com auxílio de um luxímetro, comparando esta medida com as condições encontradas em campo, onde as coletas foram feitas com intensidade de luz similar. Na maioria dos casos, esta condição foi encontrada coletando-se folha de terceiro nó de cada ramo.

A terminologia referente ao desenvolvimento das plântulas foi baseada nos trabalhos de Duke (1965, 1969), Duke & Polhill (1981) e Miquel (1987).

A análise anatômica dos tipos foliares foi feita a partir de amostras de cotilédones e primeiro eofilo, coletados simultaneamente quando este se encontrava completamente expandido, e de metafílo, coletados de matrizes no campo, fixados em FAA 50 (Johansen 1940) e conservados em álcool etílico 70%. As amostras de lâmina foliar foram sempre removidas do terço mediano.

Para o laminário permanente, as amostras foram desidratadas em série etílica, infiltradas e incluídas em (2-hidroxi-etil)-metacrilato Leica® (segundo o protocolo do fabricante), seccionadas em micrótomo rotativo, coradas com azul de toluidina 0,05%, pH 4,7 (O'Brien *et al.* 1964) e montadas em resina sintética.

Foram preparadas algumas secções para a realização de testes histoquímicos, utilizando-se os seguintes corantes e reagentes: Vermelho de Rutênio, para identificar polissacarídeos diversos e pectinas (Jensen 1962); floroglucinol em meio ácido, para evidenciar paredes lignificadas (Sass 1951); Sudan IV, para a localização de substâncias lipídicas; lugol, para a localização de amido; cloreto férrico, para verificar a ocorrência de compostos fenólicos (Johansen 1940).

Para a análise da epiderme, foram elaboradas lâminas semipermanentes com secções paradérmicas e impressões em cola Super Bonder®. Para as descrições e ilustrações das células epidérmicas, foi utilizado microscópio de projeção.

A análise da venação de eofilos e metafílos foi elaborada em lâminas foliolas diafanizadas segundo a metodologia de Fuchs (1963). A descrição da arquitetura foliar foi realizada segundo Hickey (1979).

Os resultados foram analisados em microscópio estereoscópico e microscópio de luz; desenhos foram feitos em câmara clara e as fotografias produzidas em fotomicroscópio, compondo as escalas nas condições ópticas utilizadas.

Resultados

Morfologia da plântula - As três espécies de *Machaerium* estudadas apresentam, com aproximadamente 10-15 dias a partir da sementeira, emergência da raiz primária de coloração esbranquiçada, que rompe o tegumento na micrópila, situada entre o hilo e a região proeminente logo acima dela, que constitui o lobo radicular (figuras 1-3). Em câmara de germinação, verifica-se 65% de germinação para *M. brasiliense*, 75% para *M. hirtum*, 70% para *M. villosum*.

A morfologia inicial das plântulas de *M. brasiliense* (figuras 4-5) e *M. villosum* (figura 6) é fanero-epígea. Ambas as espécies apresentam exposição dos cotilédones aos 25 dias após a sementeira, quando a alça hipocotilar já apresenta grande crescimento, elevando os cotilédones para fora do solo (figuras 4-6), inicialmente recobertos pela testa (figura 4); em seguida, os cotilédones abrem-se, em filotaxia oposta, sendo carnosos, glabros e de coloração verde. Aos 30 dias, observa-se o início da diferenciação do primeiro par de eofilos (figuras 5-6).

Aos 46 dias, a plântula de *M. villosum* já está formada, observando-se o primeiro par de eofilos trifoliolados (figura 6), com o folíolo distal mais longo que os proximais, com a face adaxial mais escura e abaxial mais clara, ambas pubescentes; os folíolos unem-se ao pecíolo por peciólulos curtos e pulvínulos.

Aos 40 dias, o primeiro par de eofilos já está diferenciado em *M. brasiliense*, sendo oposto, unifoliolado (figura 7), com a face adaxial mais escura e glabra e a abaxial mais clara e pubescente; cada eofilo une-se ao epicótilo pelo pecíolo e pulvino.

Após 60 dias, em *Machaerium villosum*, o sistema radicular está bastante desenvolvido, com a raiz primária bem alongada e ramificações de segunda e terceira ordem, nas quais se nota o início de formação de pequenos nódulos de coloração marrom (figura 10). *Machaerium brasiliense* não apresentou nodulação radicular até o final das observações deste trabalho, três meses após a semeadura.

A morfologia inicial da plântula de *M. hirtum* é cripto-hipógea. Aos 25 dias, inicia-se a emissão do epicótilo, que se expande entre os dois cotilédones, os quais permanecem retidos na testa. Com cerca de 30 dias (figura 8), o epicótilo está bastante alongado e pubescente (figura 9), observando-se o primeiro par de eofilos, que é oposto e conectado ao caule pelo longo pecíolo e pulvino. Cada eofilo é composto por nove a 11 folíolos sésseis e pulvinulados, dispostos de modo alterno sobre a ráquis. Observa-se também, a presença de pares de estípulas próximas ao nó eofilar (figura 9). Aos dois meses, o sistema radicular é constituído pela raiz principal nítida, pouco espessa, com poucas ramificações delgadas. Nódulos arredondados (figura 11) e de coloração rósea foram observados nesse período de dois meses após a semeadura.

Anatomia do cotilédone – Os cotilédones (figura 13) são ligeiramente assimétricos; de *M. brasiliense* (figura 12) e *M. hirtum*; em *M. villosum* (figura 14), a face abaxial apresenta-se mais convexa, do que a encontrada nas outras duas espécies. A epiderme é unisseriada, com cutícula delgada para as três espécies em estudo (figuras 15-17). As células da epiderme apresentam paredes delgadas, acumulando substâncias fenólicas em *M. brasiliense* (figura 15). O mesofilo dos cotilédones é homogêneo, apresentando parênquima de reserva, com número variável de camadas, formado por células justapostas, de paredes delgadas, notando-se acúmulo de amido; os feixes vasculares se distribuem de forma irregular no mesofilo, sendo colaterais (figuras 18-20).

Morfologia e padrão de venação de eofilos e metafilos – *Machaerium brasiliense* apresenta eofilos e metafilos membranáceos, com faces adaxial e abaxial esparsamente pubescentes. O

limbo tem forma ovada, ápice acuminado (figuras 21-22), base obtusa (figuras 23-24) e margem inteira (figura 25).

Machaerium hirtum apresenta eofilos e metafios também membranáceos, com faces abaxial e adaxial esparsamente pubescentes. O eofilo e metafio apresentam folíolos com forma oblonga (figuras 26-27), base oblíqua, o ápice é arredondado no eofilo (figura 26), no metafio o ápice é levemente emarginado (figura 27), com margem inteira (figura 28).

Em *M. villosum*, observam-se algumas diferenças morfológicas marcantes entre o eofilo e metafio, quando se compara com as outras duas espécies estudadas. O eofilo é membranáceo, enquanto o metafio é herbáceo, ambos com intensa pilosidade nas faces adaxial e abaxial. O limbo do eofilo apresenta forma ovada (figura 29), base oblíqua e ápice obtuso e o metafio apresenta forma ovada, base obtusa e ápice agudo (figuras 30-31); a margem é inteira, tanto no eofilo quanto no metafio (figuras 29-31).

O padrão de venação de *M. brasiliense* e *M. villosum* é broquidódromo (figuras 21, 25, 29-31), visto que as nervuras secundárias formam arcos que se unem às superadjacentes; em *M. hirtum*, o padrão é craspedódromo, já que as nervuras secundárias atingem a margem do folíolo (figuras 26-28).

Machaerium hirtum apresenta, como as outras duas espécies estudadas, nervura principal reta (figura 32). No eofilo, as nervuras secundárias apresentam calibre menor que o encontrado no metafio (figuras 32-33). A venação marginal é completa, formada pela união das nervuras secundárias (figura 28).

Em *M. villosum*, o retículo é o mais compacto das três espécies descritas e as nervuras secundárias são bastante destacadas (figuras 29-31), formando ângulos agudos em relação à nervura mediana (figura 31). As aréolas mais definidas são encontradas nessa espécie; no eofilo, as aréolas apresentam número menor de vênulas (figura 34), pouco ramificadas, se comparadas ao metafio, onde as vênulas são maiores e mais ramificadas (figuras 35). O formato das aréolas varia de quadrangular a pentagonal (figura 34-35), a venação marginal é inteira, formada pela união das nervuras de terceira ordem.

Anatomia do pecíolo eofilar e metafilar - Nas espécies estudadas, o pecíolo tem secção transversal aproximadamente circular, tanto no eofilo (figuras 36-37) quanto no metafio (figuras 38-40), com exceção do metafio de *M. brasiliense*, que apresenta pecíolo mais achatado (figura 38). No eofilo e metafio das três espécies descritas, observa-se cutícula evidente no pecíolo (figura 42). A epiderme é unisseriada, formada por células de paredes delgadas, impregnadas por substâncias fenólicas, e por tricomas tectores unicelulares, encontrados em maior densidade em *M. villosum*. O córtex é formado por aproximadamente

cinco camadas de células parenquimáticas no eofilo (figuras 36-37, 41-42) e varia de 10-15 camadas de células parenquimáticas no metafilo (figuras 38-40); imersos no córtex, observam-se inúmeros idioblastos fenólicos e cristalíferos (figura 42). O sistema vascular origina-se em eustelos, mas se observa grande incorporação de tecidos secundários derivados de atividade cambial. A medula é composta por tecido parenquimático, ocorrendo idioblastos fenólicos (figuras 36-40).

Anatomia do folíolo eofilar e metafilar - A epiderme apresenta células epidérmicas comuns que, em sua maioria, são similares nas duas faces dos eofilos e metafilos (figuras 43-54). A epiderme é recoberta por cutícula delgada, exceto em *M. brasiliense*, na qual se observa cutícula espessa no eofilo. Os eofilos e metafilos são hipoestomáticos, prevalecendo, nitidamente, aparelhos estomáticos anomocíticos e paracíticos (figuras 44, 46, 48, 50, 52, 54). Ocorrem tricomas tectores unicelulares nas três espécies, com maior densidade em *M. villosum* (figura 60); na base dos tricomas, as células epidérmicas são arranjadas radialmente (figuras 44, 46-47, 49, 51-54). Em ambas as faces da epiderme eofilar e metafilar, as paredes anticlinais são mais ou menos sinuosas e as paredes periclinais externas são retas em *M. brasiliense* (figuras 55, 58, 61, 64) ou ligeiramente convexas em *M. villosum* (figuras 57, 60, 63, 66); em *M. hirtum*, as paredes são convexas, conferindo aspecto papiloso à epiderme (figuras 56, 59, 62, 65).

A nervura central é proeminente na face abaxial em *M. brasiliense* (figuras 55, 58) e *M. villosum* (figuras 57, 60), onde ocorrem de duas a seis camadas de células parenquimáticas voltadas para a região abaxial. Calotas de fibras gelatinosas ocorrem externamente ao floema, que se encontra em disposição colateral ao xilema (figuras 55-60). No metafilo de *M. brasiliense* e *M. villosum*, os feixes da nervura principal estão dispostos em arco aberto e a região central é preenchida por tecido parenquimático, onde são observados idioblastos fenólicos (figuras 58, 60).

A lâmina foliar dos eofilos nas três espécies é dorsiventral, constituída por uma única camada de parênquima paliçádico e por parênquima lacunoso (figuras 61-63). O metafilo de *M. brasiliense* apresenta parênquima paliçádico formado por três camadas de células e parênquima lacunoso com cinco camadas celulares (figura 64). Em *M. hirtum*, o mesofilo metafilar é formado por três camadas de parênquima paliçádico e por parênquima lacunoso (figura 65). No eofilo e metafilo de *M. villosum*, as nervuras laterais de maior calibre apresentam-se também proeminentes na face abaxial, mas o sistema vascular é representado por um único feixe vascular colateral, com extensão de bainha esclerenquimática até a epiderme em ambas as faces (figuras 63, 66).

Discussão

A porcentagem de germinação das espécies estudadas variou de 65 a 70%, num período menor que 15 dias, resultado considerado como germinação rápida de acordo com a definição de Ng (1978). O autor relatou a rapidez de germinação como um processo evolutivo que garante o sucesso reprodutivo; segundo o autor, a grande produção de plântulas atrai predadores para os locais de maior densidade, permitindo que as mais isoladas tenham maiores chances de sobrevivência. Moreira & Moreira (1996), descrevendo a germinação de 64 espécies de Fabaceae da Amazônia, relataram que a subfamília com a maior taxa de germinação média foi Faboideae, da ordem de 70,7%, resultados compatíveis com os aqui obtidos.

A morfologia inicial das plântulas descritas foi fanero-epígea e cripto-hipógea. Lima (1989-1990) descreveu a morfologia de plântulas da tribo Dalbergieae e destacou a ocorrência desses dois padrões para a tribo; o autor destacou que apenas três gêneros apresentaram essa heterogeneidade, entre eles *Machaerium*, e ressaltou que o tipo de plântulas está intimamente associado ao habitat das espécies. Vogel (1980) sugeriu que essa heterogeneidade ocorre devido à existência de estratégias especiais para a sobrevivência das plântulas em cada tipo distinto de habitat e Eames (1961) considerou o tipo cripto-hipógea como avançado.

Com base nas adaptações morfológicas das plântulas, Lima (1989-1990) propôs uma hipótese de tendências evolutivas para as plântulas de Dalbergieae. O autor considerou plântulas fanero-epígeas e plurifolioladas menos especializadas, características encontradas em Sophoreae, tribo que, provavelmente, constitui o grupo ancestral das Dalbergieae; deste grupo básico, partem dois possíveis caminhos evolutivos, segundo o autor: plântulas que mantêm os eofilos plurifoliolados e plântulas que tendem à redução do número de folíolos dos eofilos. Lima (*l.c.*) enquadrou *Machaerium* nesta primeira hipótese, porém os resultados encontrados neste trabalho, em conjunto com os descritos por Mendonça-Filho (2002), divergem desta teoria. Este trabalho registra que, em *M. brasiliense*, ocorrem eofilos unifoliolados, em *M. villosum*, o efilo é trifoliolado e em *M. hirtum* é plurifoliolado; nota-se, portanto, grande variedade numérica de folíolos por efilo, o que pode indicar que, neste gênero, está ocorrendo redução de folíolos nos eofilos. Desta maneira, o gênero se enquadraria na segunda hipótese proposta por Lima (1989-1990). Somente estudos adicionais de cunho filogenético podem indicar se a tendência é a redução do número de folíolos ou se os exemplos aqui documentados caracterizam reversões no grupo.

Corby (1981) relatou que, em leguminosas, a capacidade de nodulação por bactérias fixadoras de nitrogênio é uma característica comum para a família, sendo mais comum em Mimosoideae e Faboideae, ocorrendo mais raramente em Caesalpinioideae. Observações nas plantas jovens, com cerca de dois meses para *M. hirtum* e *M. villosum* e, três meses para *M. brasiliense*, após a germinação, evidenciaram a formação de nódulos radiculares apenas em *M. hirtum* e *M. villosum*, indicando que estas espécies estudadas são capazes de nodulação a partir de estirpes nativas de *Rhizobium*, visto que não se fez inoculação. No entanto, *M. brasiliense* não apresentou nodulação ao longo de três meses de observações, o que pode indicar que este prazo foi insuficiente para formação de nódulos, nesta espécie, nas condições adotadas.

As espécies de *Machaerium* descritas nesse trabalho apresentaram cotilédones carnosos, como os descritos para outras espécies do gênero por Oliveira (1999) e Mendonça-Filho (2002). Este último autor utilizou a disposição dos cotilédones em relação ao substrato, aliada à coloração dos mesmos, para distinguir duas espécies afins, *M. triste* e *M. brasiliense*, ressaltando a importância taxonômica dos cotilédones, até mesmo em nível específico. Smith (1983) descreveu quatro tipos de cotilédones para Fabaceae, os cotilédones foliáceos, os carnosos e dois tipos intermediários. Os cotilédones foliáceos apresentam tempo de vida na planta curto se comparado aos cotilédones carnosos; o mesofilo dos cotilédones carnosos é formado apenas por parênquima fundamental, como os descritos para as três espécies de *Machaerium* aqui analisadas. Segundo Smith (1983), esse tipo pode ser considerado característico de espécies pertencentes a tribos mais derivadas, embora este não seja o caso de Dalbergieae, tida como ancestral em Faboideae (Polhill 1981).

Machaerium hirtum, pertencente à seção Lineata do gênero, apresenta folíolos que possuem nervuras compactas, subcontíguas e paralelas, do tipo craspedródomo, o que está de acordo com descrição de Bentham (1860), que dividiu o gênero em seções baseando-se na forma e venação dos folíolos. Bastos (1987) obteve resultado que se assemelhou aos descritos por Bentham (1860) para a seção Lineata. Os resultados obtidos neste trabalho reforçam a evidência do tipo craspedódromo como padrão de venação para a seção Lineata.

Bastos (1987) também dividiu as espécies estudadas em dois grupos: craspedódromo e camptódromo, variação coincidente com a amostrada neste trabalho, em que *M. brasiliense* e *M. villosum* mostraram-se broquidódromas, ou seja, um dos subtipos das camptódromas.

A análise da epiderme dos eofilos revelou que, nas três espécies, ocorre o tipo estomático anomocítico e paracítico. Moreira-Coneglian & Oliveira (2006), analisando

cotilédones e eofilos de espécies de Caesalpinioideae, notaram que o tipo anomocítico era o mais frequente entre as espécies descritas. De acordo com Metcalfe & Chalk (1979), estômatos anomocíticos e paracíticos são os mais frequentes tanto em espécies de Faboideae quanto de Caesalpinioideae.

Fahn (1990) descreveu a ocorrência de idioblastos fenólicos e cristalíferos, comuns em espécies de Fabaceae. Nos pecíolos, foram observados idioblastos fenólicos e cristalíferos no córtex e medula. Entre os compostos fenólicos mais frequentes encontram-se os taninos, substâncias consideradas relevantes para a proteção contra bactérias, fungos, parasitas e herbívoros (Swain 1979, Larcher 2000).

Foi observada neste trabalho, uma variação entre as estruturas do cotilédone, eofilo e metafilo, sendo que os cotilédones apresentam estrutura menos especializada que o eofilo, sendo que este apresenta diferenciação menor que o metafilo, principalmente quando se compara a vascularização dos três tipos foliares. Esau (1974) observou essa diferença no mesofilo de folhas juvenis, que se mostraram menos diferenciadas que as folhas subsequentes. Resultados similares também foram descritos por Moreira-Coneglian & Oliveira (2006).

Agradecimentos - À CAPES, pela bolsa de doutorado concedida a D.D. Pinto e ao CNPq, pela bolsa de produtividade em pesquisa de D.M.T. Oliveira; à FAPESP-Programa BIOTA (Proc. 00/12469-3), pelo auxílio financeiro; ao especialista Rodrigo Augusto Camargo, pela identificação das espécies.

Referências bibliográficas

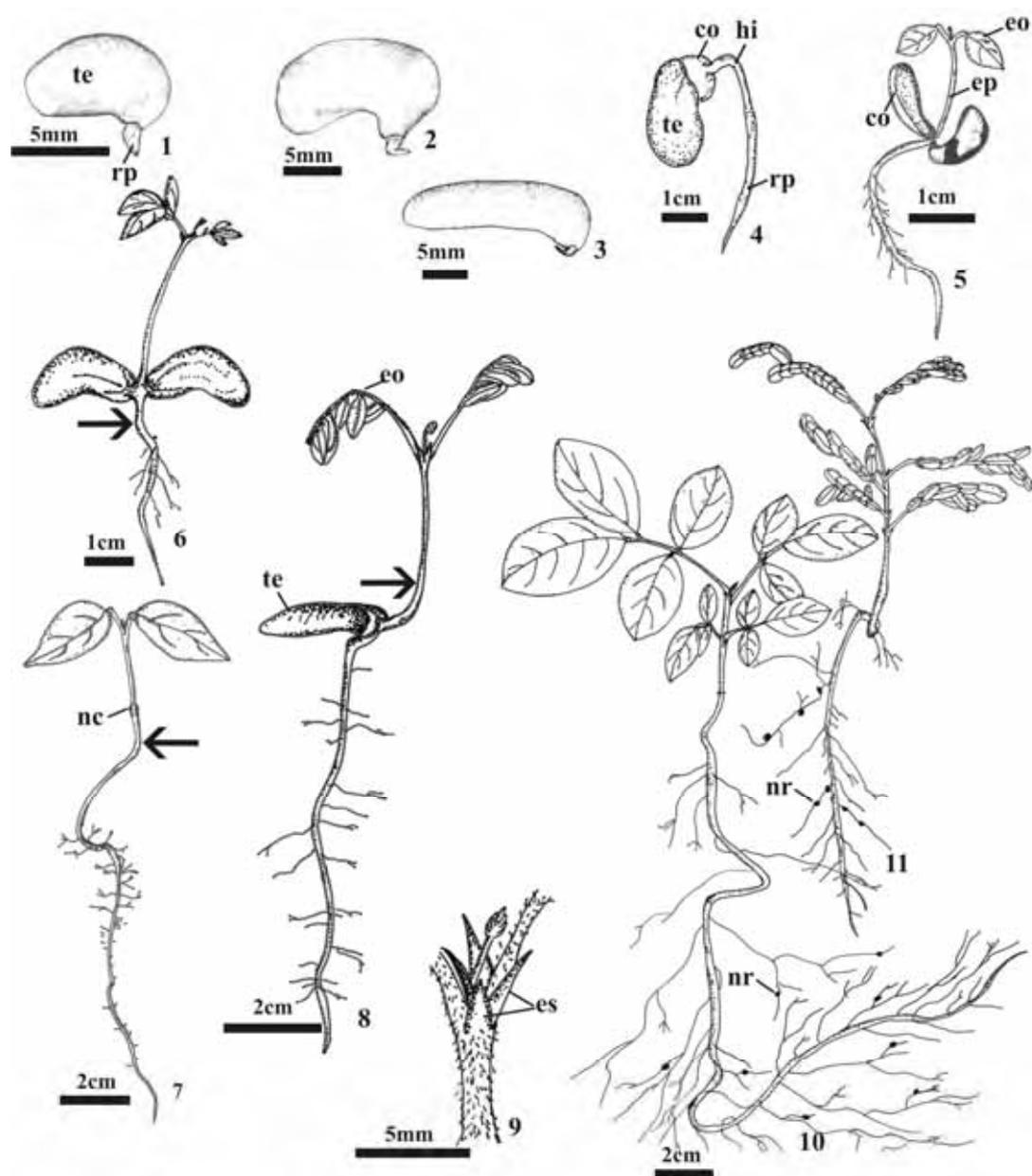
- AMO, S. 1979. Clave para plântulas y estados juveniles de especies primarias de una Selva Alta Perennifolia en Veracruz. *Biotica* 4:59-108.
- BASTOS, M.N.C. 1987. Contribuição ao estudo de algumas espécies do gênero *Machaerium* Persoon (Leguminosae-Papilionoideae), ocorrentes na Amazônia brasileira. *Boletim do Museu Paraense de História Natural* 3:183-278.
- BELTRATI, C.M. & PAOLI, A.A.S. 1989. Morfologia, anatomia e desenvolvimento das sementes e plântulas de *Bauhinia forficata* Link. (Leguminosae-Caesalpinioideae). *Revista Brasileira de Biologia* 49:583-590.
- BENTHAM, G. 1860. Synopsis of Dalbergieae a tribe of Leguminosae. *Journal of the Linnean Society of London, Botany* 4:1-128.
- COMPTON, R.H. 1912. Investigation of seedling structure in the Leguminosae. *Journal of the Linnean Society of London, Botany* 41:1-122.

- CORBY, H.D.L. 1981. The systematic value of leguminous root nodules. *In* Advances in legume systematics: (R.M. Polhill, P.H. Raven, eds.). Royal Botanical Gardens, Kew. p.657-669.
- CUNHA, M.C.L. & FERREIRA, R.A. 2003. Aspectos morfológicos da semente e do desenvolvimento da planta jovem de *Amburana cearensis* (Arr. Cam.) A.C. Smith - Cumaru - Leguminosae Papilionoideae. *Revista Brasileira de Sementes* 25:89-96.
- DONADIO, N.M.M. & DEMATTÊ, M.E.S.P. 2000. Morfologia de frutos, sementes, e plântulas de canafístula (*Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub.) e jacarandá-da-bahia (*Dalbergia nigra* (Vell.) Fr. All. ex Benth.) - Fabaceae. *Revista Brasileira de Sementes* 22:-64-73.
- DUKE, J.A. 1965. Keys for the identification of seedlings of some prominent woody species in eight forest types in Puerto Rico. *Annals of the Missouri Botanical Gardens* 52:314-350.
- DUKE, J.A. 1969. On tropical seedlings. I. Seeds, seedlings, systems and systematics. *Annals of the Missouri Botanical Gardens* 56:125-161.
- DUKE, J.A. & POLHILL, R.M. 1981. Seedlings of Leguminosae. *In* Advances in legume systematics (R.M. Polhill & P.H. Raven, eds.). Royal Botanic Garden, Kew, p.941-949.
- EAMES, A. J. 1961. Morphology of the Angiosperms. McGraw-Hill, New York.
- ESAU, K. 1974. Anatomia das plantas com sementes. Trad. B.L. Morretes. Editora Edgard Blücher, São Paulo.
- FAHN, A. 1990. Plant anatomy. Pergamon Press, Oxford.
- FUCHS, C.H. 1963. Fuchsin staining with NaOH clearing for lignified elements of whole plants or plants organs. *Stain Technology* 38:141-144.
- HICKEY, L.J. 1979. A revised classification of the architecture of dicotyledonous leaves. *In* Anatomy of the Dicotyledons, v.1 (C.R. Metcalfe & L. Chalk, eds.). Clarendon Press, Oxford, p.25-39.
- JENSEN, W. A. 1962. Botanical histochemistry: principles and practice. W.H. Freeman, San Francisco.
- JOHANSEN, D.A. 1940. Plant microtechnique. McGraw-Hill Book, New York.
- KUNIYOSHI, Y.S. 1983. Morfologia da semente e da germinação de 25 espécies arbóreas de uma floresta com araucária. Dissertação Mestrado, Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- LARCHER, W. 2000. Ecofisiologia vegetal. Rima, São Carlos.

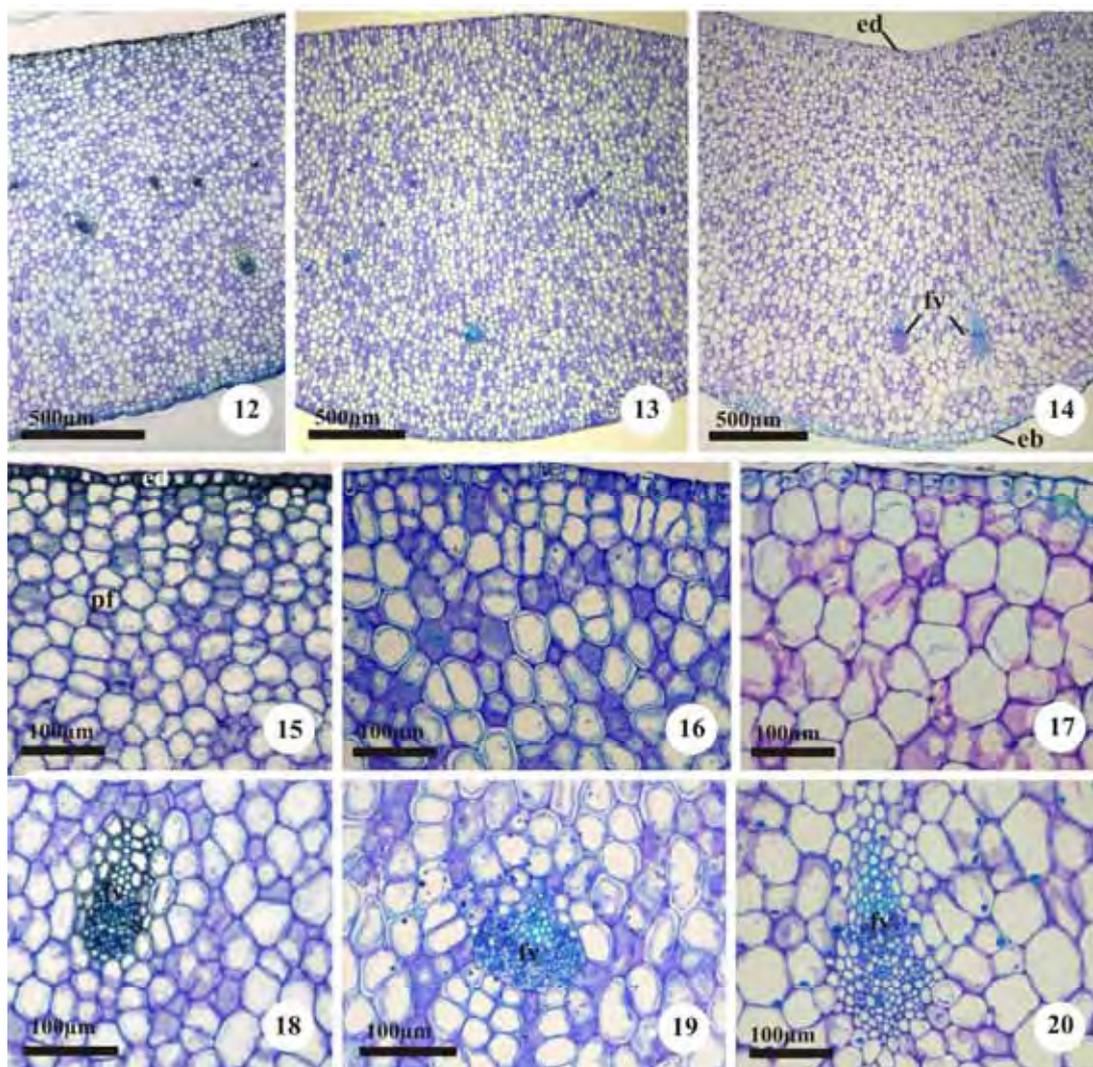
- LIMA, H.C. 1989-1990. Tribo Dalbergieae (Leguminosae Papilionoideae) – morfologia dos frutos, sementes e plântulas e sua aplicação na sistemática. Arquivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro 30:1-42.
- MENDONÇA FILHO, C.V. 2002. Citotaxonomia de *Machaerium* Pers. e revisão taxonômica de *Machaerium* sect. *oblonga* (Benth.) Taub. (Leguminosae-Papilionoideae). Tese de doutorado. Unicamp, Campinas.
- METCALFE, C.R. & CHALK, L. 1979. List of families in which certain diagnostic features occur. In Anatomy of the Dicotyledons, v.1, Systematic anatomy of leaf and stem, with a brief history of the subject (C.R. Metcalfe & L. Chalk, eds.). Clarendon Press, Oxford, p.190-221.
- MIQUEL, S. 1987. Morphologie fonctionnelle de plantules d'espèces forestières du Gabon. Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle, Section B, Adansonia 9:101-121.
- MOREIRA, F.M.S. & MOREIRA, F.W. 1996 Características da germinação de sementes de 64 espécies de leguminosas florestais nativas da Amazônia, em condições de viveiro. Acta Amazonica 26:3-16.
- MOREIRA-CONEGLIAN, I.R. & OLIVEIRA, D.M.T. 2006. Anatomia comparada dos limbos cotiledonares e eofilares de dez espécies de Caesalpinioideae (Fabaceae). Revista Brasileira de Botânica 29:193-207.
- MOURÃO, K.S.M., PINTO, D.D., SOUZA, L.A. & MOSCHETA, I.S. 2002. Morfo-anatomia da plântula e do tirodendro de *Trichilia catigua* A. Juss., *T. elegans* A. Juss. e *T. pallida* Sw. (Meliaceae). Acta Scientiarum 24:601-610.
- NG, F.S.P. 1975. The fruits, seeds and seedlings of Malayan trees I-IX. Malayan Forest 38: 33-39.
- NG, F.S.P. 1978. Strategies of establishment in Malayan forest trees. In Tropical trees as living systems (P.B. Tomlinson & M.H. Zimmermann, eds.). Cambridge University Press, Cambridge, p.129-162.
- O'BRIEN, T.P., FEDER, N. & MCCULLY, M.E. 1964. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. Protoplasma 59:368-373.
- OLIVEIRA, D.M.T. 1999. Morfologia de plântulas e plantas jovens de 30 espécies arbóreas de Leguminosae. Acta Botanica Brasilica 24:-263-269.
- OLIVEIRA, D.M.T. 2001. Morfologia comparada de plântulas e plantas jovens de leguminosas arbóreas nativas: espécies de Phaseoleae, Sophoreae, Swartzieae e Tephrosieae. Revista Brasileira de Botânica 24:85-97.

- OLIVEIRA, D.M.T. & BELTRATI, C.M. 1992. Morfologia e desenvolvimento das plântulas de *Inga fagifolia* e *I. urugüensis*. Turrialba 42:306-313.
- POLHILL, R.M. 1981. Papilionoideae. In *Advances in legume systematics*. (R.M. Polhill, P.H. Raven, eds.). Royal Botanical Gardens, Kew. p.191-204.
- SAINT-MARTIN, M. 1984. Ontogenie des plantules et phytodermologie chez les Papilionaceae. *Gaussenia* 1:19-44.
- SASS, J.E. 1951. *Botanical microtechnique*. State Press, Iowa.
- SILVA, M.F., GOLDMAN, G.H., MAGALHÃES, F.M. & MOREIRA, F.W. 1988. Germinação natural de 10 espécies arbóreas da Amazônia - I. *Acta Amazonica* 18:9-26.
- SMITH, D.L. 1983. Cotyledon anatomy in the Leguminosae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 86:325-355.
- SOUZA, L.A. & MOSCHETA, I.S. 1992. Morfo-anatomia do fruto e da plântula de *Aspidosperma polyneuron* M. Arg. (Apocynaceae). *Revista Brasileira de Botânica* 52: 439-447.
- SWAIN, T. 1979. Tanins and lignins. In *Herbivorous: their interactions with secondary plant metabolites*. (G.A. Rosenthal, D.H. Janzen, eds.). Academic Press, New York, p.657-674.
- VOGEL, E.F. 1980. Seedlings of dicotyledons: structure, development, types: descriptions of 150 woody Malesian taxa. Centre for Publishing and Documentation, Wageningen.

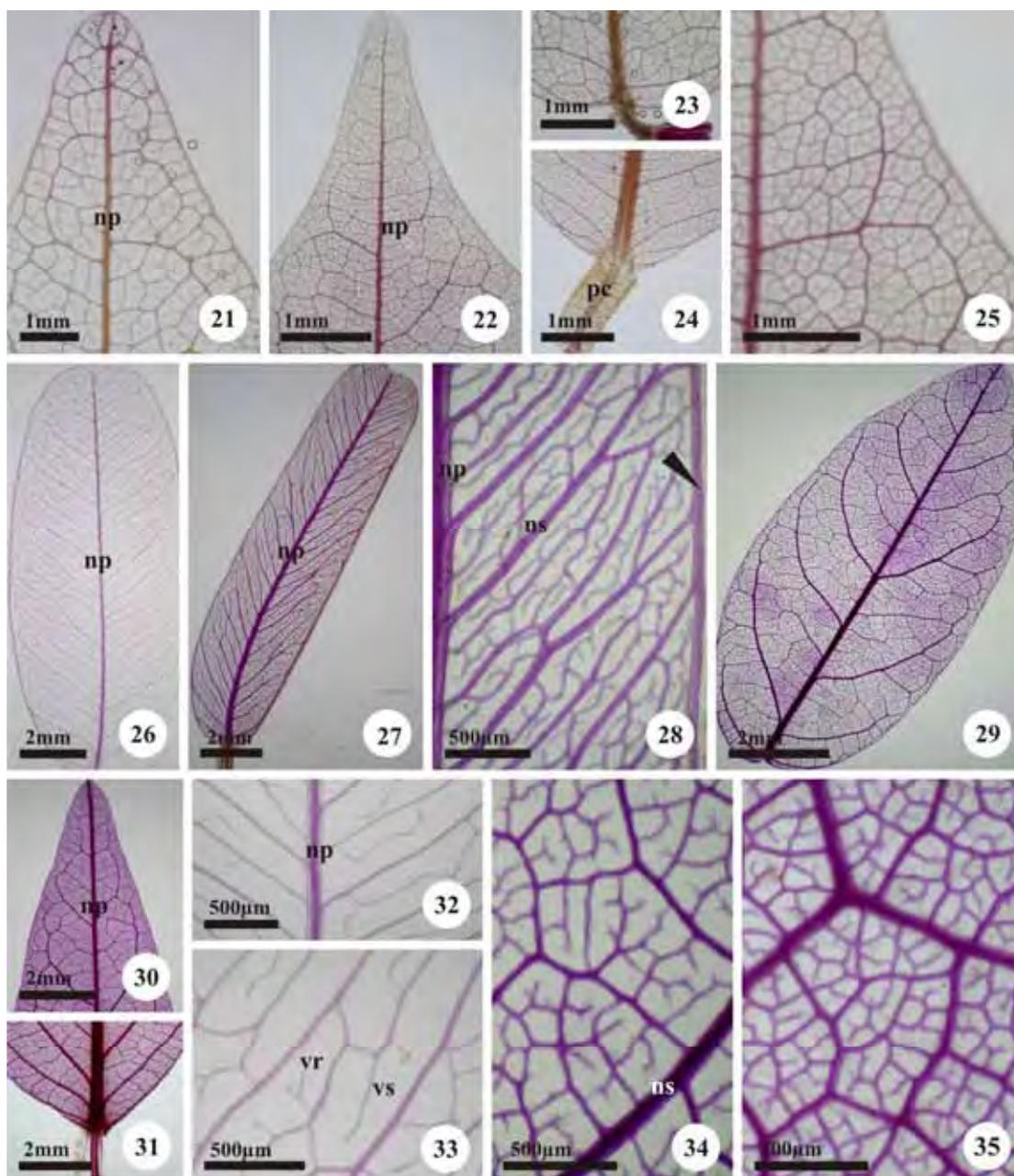
Figuras



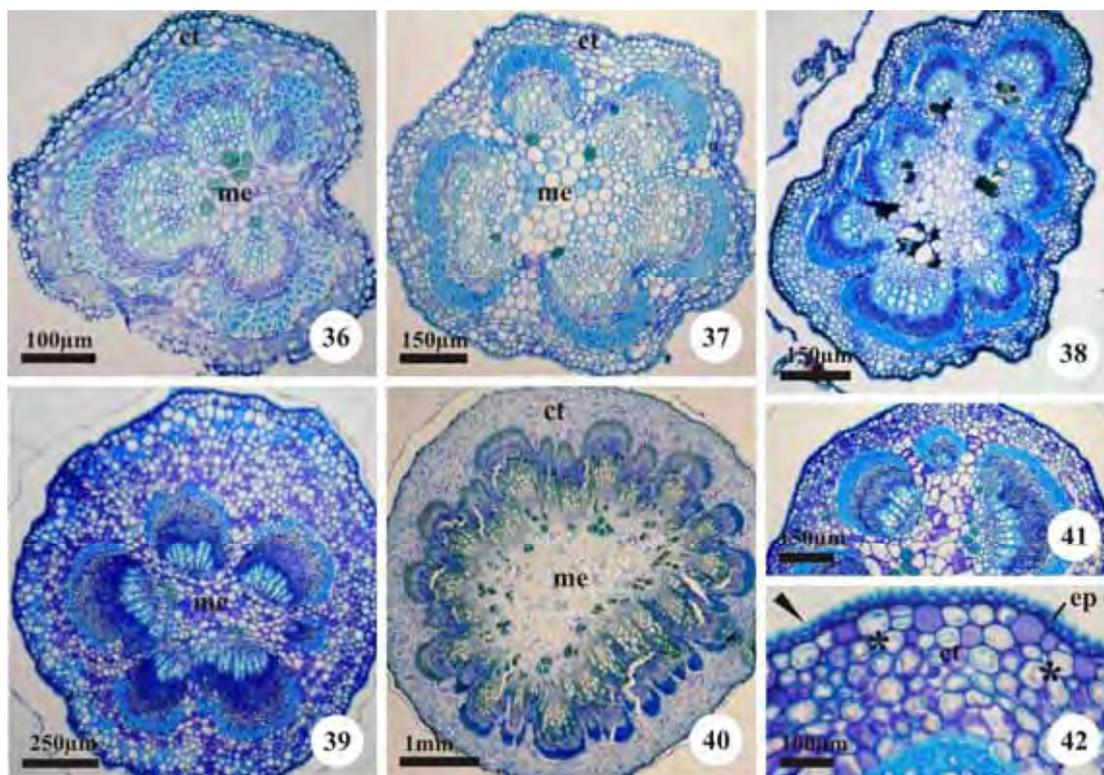
Figuras 1-11. Morfologia das plântulas de *Machaerium brasiliense* Vogel (1, 4-5, 7), *M. hirtum* (Vell.) Stellfeld (2, 8-9, 11) e *M. villosum* Vogel (3, 6, 10). 1-3. Protrusão da raiz primária. 4. Plântula aos 25 dias, mostrando a alça hipocotilar e início de exposição dos cotilédones. 5-6. Plântula com cotilédones expandidos. 7-8. Plântula com primeiro par de eofilos expandido. 9. Detalhe da gema apical da plântula ilustrada na figura anterior. 10-11. Planta jovem aos seis meses, mostrando nodulação radicular. (co = cotilédone; eo = eofilo; ep = epicótilo; es = estípula; hi = hipocótilo; nc = nó cotiledonar; nr = nódulo radicular; rp = raiz primária; te = tegumento; seta = nível do solo).



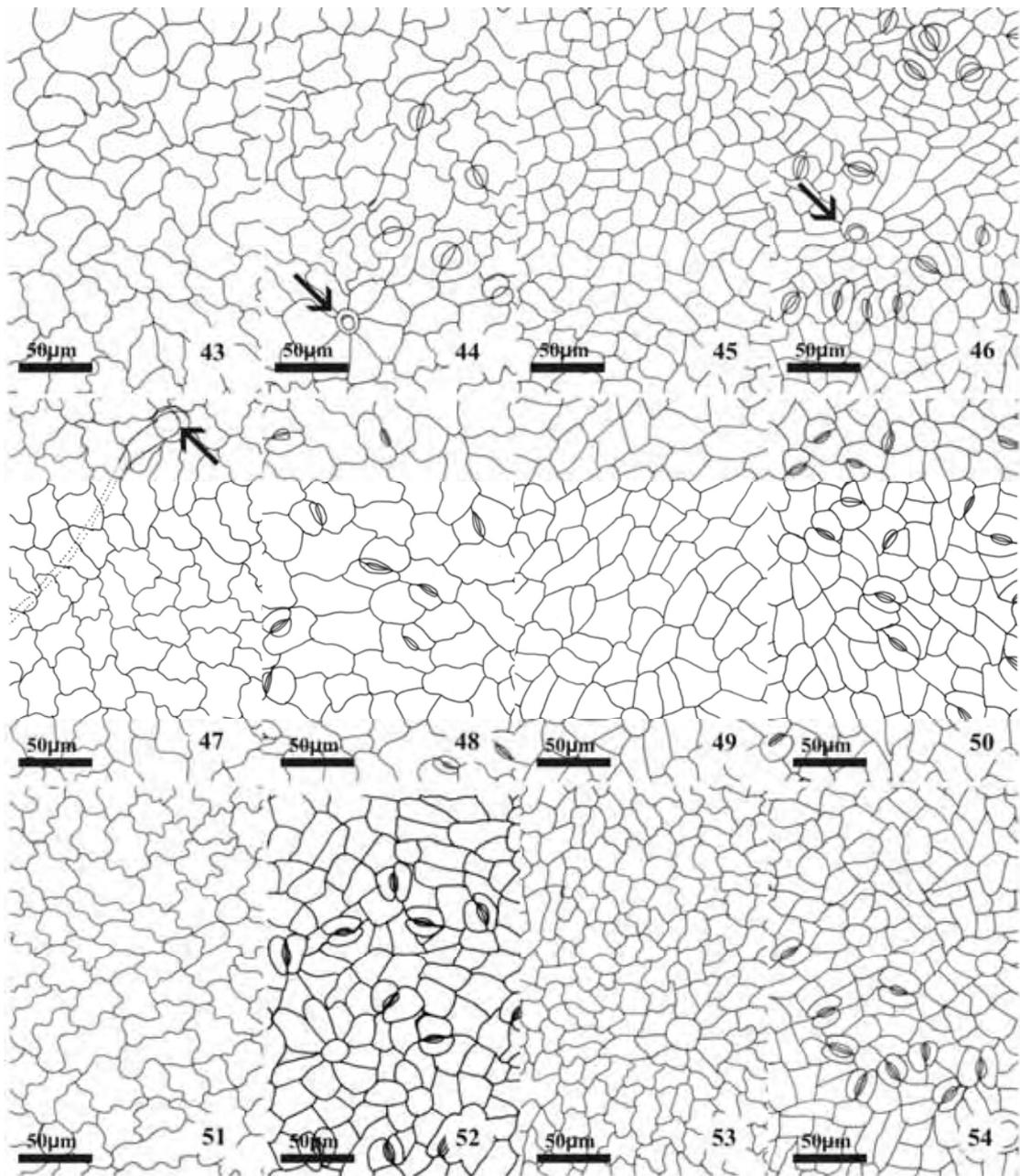
Figuras 12-20. Anatomia do cotilédone de *Machaerium brasiliense* (12, 15, 18), *M. hirtum* (13, 16, 19) e *M. villosum* (14, 17, 20) em secções transversais. 12-14. Vista geral. 15-17. Detalhe da região adaxial. 18-20. Detalhe destacando o feixe vascular. (eb = epiderme da face abaxial; ed = epiderme da face adaxial; fv = feixe vascular; pf = parênquima fundamental).



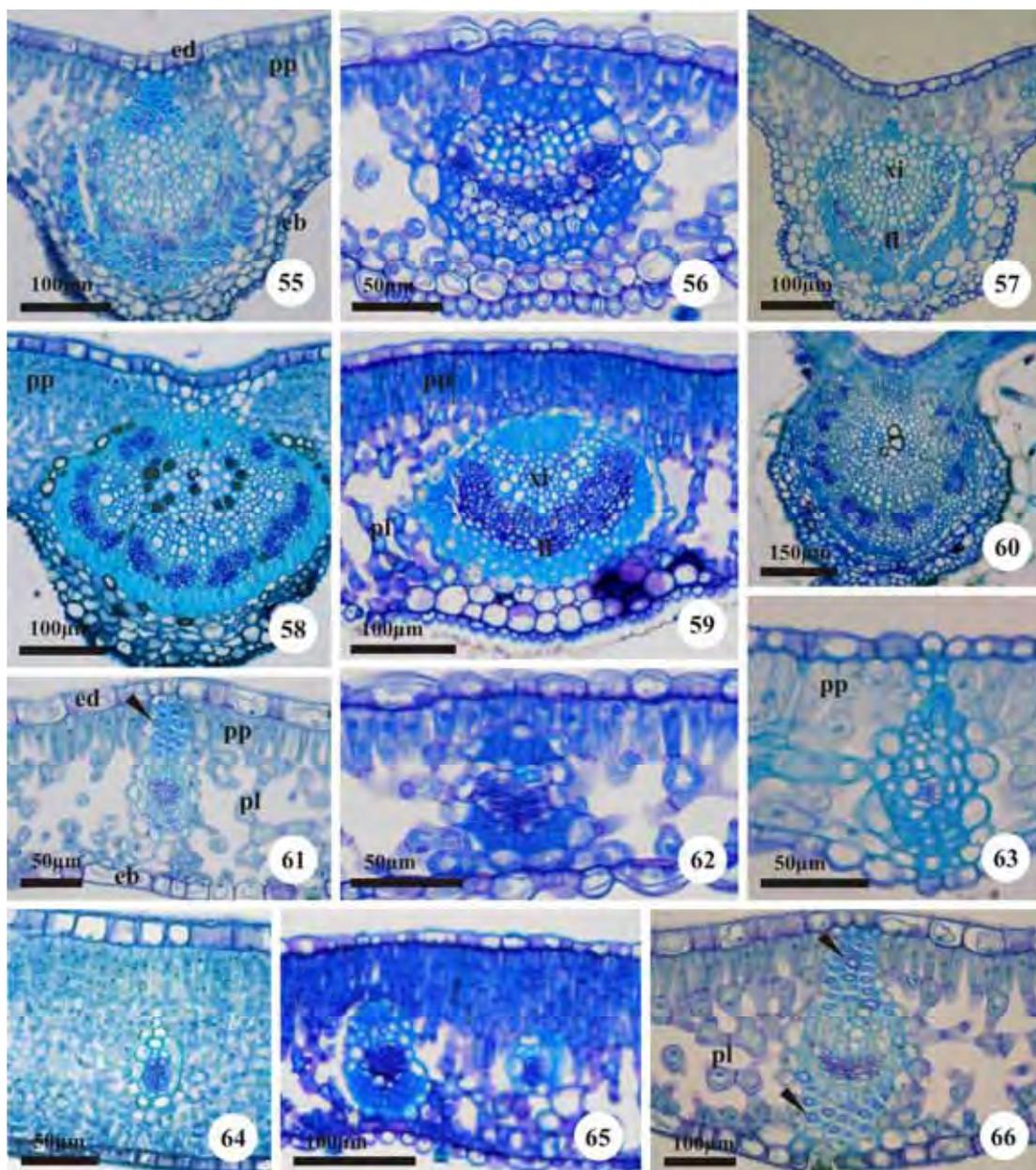
Figuras 21-35. Padrão de venação de *Machaerium brasiliense* (21-25), *M. hirtum* (26-28, 32-33) e *M. villosum* (29-31, 34-35). 21-22. Respectivamente, ápice de eofilo e de metafile. 23-24. Respectivamente, base de eofilo e de metafile. 25. Margem de metafile. 26. Aspecto geral do eofilo. 27. Aspecto geral do metafile. 28. Aspecto do retículo junto à margem do metafile (ponta de seta: margem). 29. Aspecto geral do eofilo. 30-31. Ápice e base respectivamente do metafile. 32. Detalhe do retículo junto à nervura principal do eofilo. 33. Detalhe de aréolas do eofilo. 34-35. Aspecto do retículo do eofilo. 35. Detalhe do retículo. (np = nervura principal; ns = nervura secundária; pc = peciolo; vs = vênula simples; vr = vênula ramificada).



Figuras 36-42. Anatomia do peciolo eofilar (36-37, 41-42) e metafilar (38-40) de *Machaerium brasiliense* (36, 38), *M. hirtum* (39, 41-42) e *M. villosum* (37, 40) em secções transversais. 36-40. Aspecto geral. 42. Detalhe da epiderme com cutícula espessa (ponta de seta) e do córtex com cristais prismáticos (asterisco). (ct = córtex; ep = epiderme; me = medula).



Figuras 43-54. Vista paradérmica dos limbos de *Machaerium brasiliense* (43-46), *M. hirtum* (47-50) e *M. villosum* (51-54). Da esquerda para a direita, as colunas mostram as faces adaxial e abaxial de cofilos e as faces adaxial e abaxial de metafilos. (seta = base de tricomas).



Figuras 55-66. Anatomia do foliolo de eofilo (55-57, 61-63) e metafilo (58-60, 64-66) de *Machaerium brasiliense* (55, 58, 61, 64), *M. hirtum* (56, 59, 62, 65) e *M. villosum* (57, 60, 63, 66) em secções transversais. 55-60. Nervura central. 61-66. Região mediana do semilimbo. (eb = epiderme da face abaxial; ed = epiderme da face adaxial; fl = floema; pl = parênquima lacunoso; pp = parênquima paliçádico; xi = xilema; pontas de seta = fibras gelatinosas).

Considerações finais

Tendo em vista os resultados obtidos do estudo do desenvolvimento dos frutos sementes e plântulas, pode-se afirmar que *Machaerium brasiliense*, *M. hirtum*, *M. nyctitans*, *M. stipitatum* e *M. villosum* possuem várias características estruturais que confirmam os padrões para Fabaceae, Faboideae e Dalbergieae, devendo-se destacar que:

- A existência de dois tipos diferentes de tricomas nos estádios iniciais de desenvolvimento do fruto em *M. hirtum* permite diferenciar esta espécie das demais estudadas; acredita-se que os tricomas glandulares estejam relacionados à proteção química, contra patógenos e insetos.
- A presença de camada esclerenquimática no endocarpo de frutos indeiscentes confere resistência à região do núcleo seminífero e proteção mecânica para as sementes; em frutos com esta característica, ocorre transferência da função protetora do embrião, normalmente exercida pelos tegumentos, para o pericarpo, o que é acompanhado pela redução estrutural dos tegumentos.
- Mesmo considerando o pequeno número de espécies estudadas, a variação observada no padrão de venação das alas indica um caráter que pode ser útil à identificação. Novos trabalhos enfocando os padrões de venação das alas são necessários e podem trazer subsídios adicionais para compreender a classificação infragenérica em *Machaerium*.
- Quanto à morfoanatomia das sementes, as cinco espécies apresentam um padrão estrutural característico, do óvulo até a semente madura, com pequenas diferenças apenas em relação ao tamanho e número de idioblastos fenólicos encontrados no tegumento. Deve-se ressaltar que, mesmo a semente sendo classificada como unitegmentada e testal, o tegumento interno não é reabsorvido, ocorrendo o coalescimento de suas células com as do tegumento externo, situação que tem sido eventualmente registrada na literatura para as leguminosas. Destaca-se, também, certa variação no grau de diferenciação da plúmula, apesar de todas serem diferenciadas, exibindo primórdios eofilares.
- A ocorrência de poliembrionia em *M. nyctitans* é um relato inédito e importante para a caracterização de *Machaerium*.
- As plântulas exibem características bastante heterogêneas, mas compatíveis com as previamente descritas na literatura para o gênero.
- A extensão destas análises a outras espécies de *Machaerium* se faz necessária para maior compreensão do gênero. Somente assim, será possível confirmar o potencial taxonômico dessas características, atualizando a classificação desse importante grupo de leguminosas neotropicais, além de ampliar o conhecimento para permitir futuras considerações filogenéticas sobre o gênero.

Referências Bibliográficas¹

- BARROSO, G.M., MORIM, M.P., PEIXOTO, A.L. & ICHASO, C.L.F. 1999. Frutos e sementes: morfologia aplicada à sistemática de dicotiledôneas. Editora UFV, Viçosa.
- BASTOS, M.N.C. 1987. Contribuição ao estudo de algumas espécies do gênero *Machaerium* Persoon (Leguminosae- Papilionoideae), ocorrentes na Amazônia brasileira. Boletim do Museu Paraense de História Natural 3:183-278.
- BENTHAM, G. 1860. Synopsis of Dalbergieae a tribe of Leguminosae. Journal of the Linnean Society of London, Botany 4:1-128.
- BORTOLUZZI, R.L.C., GARCIA, F.C.P., CARVALHO-OKANO, R.M. & TOZZI, A.M.G.A. 2004. Leguminosae-Papilionoideae no Parque Estadual do Rio Doce, Minas Gerais, Brasil. I: trepadeiras e subarbustos. Iheringia série Botânica 58:25-60.
- CARNEIRO, J.G.A. & AGUIAR, I.B. 1993. Armazenamento de sementes. *In* Sementes florestais tropicais (I.B. Aguiar, F.C.M, Piña-Rodrigues & M.B. Figliolia, eds). ABRATES, Brasília, p.333-350.
- CARVALHO, P.E.R. 1994. Espécies florestais brasileiras: recomendações silviculturais, potencialidades e uso da madeira. EMBRAPA-CNPQ, Brasília.
- COMPTON, R.H. 1912. Investigation of seedling structure in the Leguminosae. Journal of the Linnean Society of London, Botany 41:1-122.
- CORBY, H.D.L. 1981. The systematic value of leguminous root nodules. *In*: Advances in legume systematics. (R.M. Polhill & P.H. Raven, eds.). Royal Botanical Gardens, Kew, p.657-669.
- CORNER, E.J.H. 1951. The leguminous seed. Phytomorphology 1:117-150.
- CORNER, E.J.H. 1976. The seeds of dicotyledons. University Press, Cambridge.
- DUCKE, A. 1949. As leguminosas da Amazônia brasileira. Boletim Técnico do Instituto Agrônomo do Norte 18:4-248.
- DUDIK, N.M. 1981. Morphology of the pods of Leguminales (Fabales). *In* Advances in legume systematics. (R.M. Polhill, P.H. Raven, eds.). Royal Botanical Gardens, Kew. p.897-901.
- DUKE, J.A. 1965. Keys for the identification of seedlings of some prominent woody species in eight forest types in Puerto Rico. Annals of the Missouri Botanical Gardens 52:314-350.

¹ Elaboradas segundo as normas da Revista Brasileira de Botânica

- DUKE, J.A. & POLHILL, R.M. 1981. Seedlings of Leguminosae. *In* Advances in Legume Systematics (R.M. Polhill & P.H. Raven, eds.). Royal Botanic Garden, Kew, p. 941-949.
- FAHN, A. & ZOHARY, M. 1955. On the pericarpial structure of the legumen, its evolution and relation to dehiscence. *Phytomorphology* 5:99-111.
- FARIA, S.M., LEWIS, G.P., SPRENT, J.I. & SUTHERLAND, J.M. 1989. Occurrence of nodulation in the Leguminosae. *New Phytologist* 11:607-619.
- GUNN, C.R. 1981. Seeds of Leguminosae. *In* Advances in legume systematics (R.M. Polhill & P.H. Raven, eds.). Royal Botanical Gardens, Kew, p.913-926.
- GUNN, C.R. 1984. Fruits and seeds of genera in the subfamily Mimosoideae (Fabaceae). Technical Bulletin, United States Department of Agriculture 1681:1-194.
- HOEHNE, F.C. 1941. Leguminosas Papilionadas (*Machaerium e Paramacherium*). *Flora Brasílica* 25:1-99.
- JUDD, W.S., CAMPBELL, C.S., KELLOGG, E.A. & STEVENS, P.F. 1999. *Plant Systematics: a phylogenetic approach*. Sinauer Associates, Sunderland.
- KIRKBRIDE, J.H.Jr., GUNN, C.R. & WEITZMAN, A.L. 2003. Fruits and seeds of genera in the subfamily Faboideae (Fabaceae). Technical Bulletin, United States Department of Agriculture 1890:1-635.
- KOPOOSHIAN, H. & ISELY, D. 1966. Seed character relationships in the Leguminosae. *Proceedings of the Iowa Academy of Science* 73:59-67.
- LABOURIAU, L.G., MARQUES, I.F., LABOURIAU, M.L.S. & HANDRO, W. 1963. Nota sobre a germinação de sementes de plantas de cerrados em condições naturais. *Revista Brasileira de Biologia* 23:227-237.
- LAVIN, M., PENNINGTON, R.T., KLITGAARD, B.B., SPRENT, J.I., LIMA, H.C. & GASSON, P.E. 2001. The Dalbergioid legumes (Fabaceae): delimitation of a pantropical monophyletic clade. *American Journal of Botany* 88:503-533.
- LEWIS, G.P. 1987. *Legumes of Bahia*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- LEWIS, G., SCHIRE, B., MACKINDER, B. & LOCK, M. 2005. *Legumes of the World*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- LIMA, H.C., CORREIA, C.M.B. & FARIAS, D.S. 1994. Aspectos florísticos das espécies vasculares de Leguminosae. *In* Reserva Ecológica de Macaé de Cima, Nova Friburgo-RJ (M.P.M. Lima, & R.R. Guedes-Bruni, eds.). Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, p.167-228.

- LIMA, H.C. 1989-1990. 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.
- LORENZI, H. 1992. Árvores brasileiras, manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Plantarum, Nova Odessa.
- LORENZI, H. 1998. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. vol. 2. Plantarum, Nova Odessa.
- MANSANO, V.F. & TOZZI, A.M.G.A. 1999. The taxonomy of some Swartzieae (Leguminosae, Subfam. Papilionoideae) from southeastern Brasil. Brittonia 51:149-158.
- MANSANO, V.F. & TOZZI, A.M.G.A. 2001. *Swartzia* Schreb. (Leguminosae: Papilionoideae: Swartzieae): a taxonomic study of *Swartzia acutifolia* complex including a new name and a new species from Southeastern Brazil. Kew Bulletin 56:917-929.
- MARQUESINI, N.R. 1995. Plantas usadas como medicinais pelos índios do Paraná e Santa Catarina, sul do Brasil - Guarani, Kaingang, Xogleng, Ava-Guarani, Kraô e Cayuá. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- MARTIN, A.C. 1946. The comparative internal morphology of seeds. The American Midland Naturalist 36: 513-660.
- MARTINS, M.A.G. & OLIVEIRA, D.M.T. 2001. Morfo-anatomia e ontogênese do fruto e semente de *Tipuana tipu* (Benth.) O. Kuntze (Fabaceae: Faboideae). Revista Brasileira de Botânica 24:109-121.
- MEDEIROS, A.C. & ZANON, A. 2000. Armazenamento de sementes de sapuva (*Machaerium stipitatum* (DC.) Vog.) e de acácia marítima (*Acacia longifolia* (Andr.) Wildenow). Boletim de Pesquisa Florestal 40:57-66.
- MEIRELES, J.E. & TOZZI, A.M.G.A. 2008. Seed and embryo morphology of *Poecilanthe* (Fabaceae, Papilionoideae, Brongniartieae). Botanical Journal of the Linnean Society 158:249-256.
- MENDONÇA-FILHO, C.V. 1996. Braúna, angico, jacarandá e outras leguminosas de Mata Atlântica: Estação Biológica de Caratinga, Minas Gerais. Fundação Botânica Margaret Mee, Belo Horizonte.
- MENDONÇA FILHO, C.V. 2002. Citotaxonomia de *Machaerium* Pers. e revisão taxonômica de *Machaerium* sect. *Oblonga* (Benth.) Taub. (Leguminosae-Papilionoideae). Tese de doutorado. Unicamp, Campinas.

- MENDONÇA FILHO, C.V., TOZZI, A.M.G.A. & MARTINS, E.R.F. 2007. Revisão taxonômica de *Machaerium* sect. *Oblonga* (Benth.) Taub. (Leguminosae, Papilionoideae, Dalbergieae). *Rodriguésia* 58:283-312.
- MOREIRA, F.M.S. 1994. Fixação biológica do nitrogênio em espécies arbóreas. *In* Microrganismos de importância agrícola (E.S. Araujo & M. Hungria, eds.). EMBRAPA-CNPQ, Brasília, p.121- 151.
- MOREIRA-CONEGLIAN, I.R. & OLIVEIRA, D.M.T. 2006. Anatomia comparada dos limbos cotiledonares e eofilares de dez espécies de Caesalpinioideae (Fabaceae). *Revista Brasileira de Botânica* 29:193-207.
- MOURÃO, K.S.M., PINTO, D.D., SOUZA, L.A. & MOSCHETA, I.S. 2002. Morfo-anatomia da plântula e do tirodendro de *Trichilia catigua* A. Juss., *T. elegans* A. Juss. e *T. pallida* Sw. (Meliaceae). *Acta Scientiarum* 24:601-610.
- MUHAMMAD, I., XING-CONG, L., CHUCK, D.D., MAHMOUD, A.E. & IKHLAS, A.K. 2001. Antimalarial (+)-*trans*-Hexahydrodibenzopyran derivatives from *Machaerium multiflorum*. *Journal of Natural Products* 64:1322-1325.
- NAKAMURA, A.T. & OLIVEIRA, D.M.T. 2005. Morfoanatomia e ontogênese da sâmara de *Pterocarpus violaceus* Vogel (Fabaceae: Faboideae). *Revista Brasileira de Botânica* 28:375-387.
- OLIVEIRA, D.M.T. & BELTRATI, C.M. 1992. Morfologia e desenvolvimento das plântulas de *Inga fagifolia* e *Inga uruguensis*. *Turrialba* 42:306-313.
- OLIVEIRA, D.M.T. 1999a. Morfo-anatomia de embrião de leguminosas arbóreas nativas. *Revista Brasileira de Botânica* 22:413-427.
- OLIVEIRA, D.M.T. 1999b. Morfologia de plântulas e plantas jovens de 30 espécies arbóreas de Leguminosae. *Acta Botanica Brasílica* 24:263-269.
- OLIVEIRA, D.M.T. 2001. Morfologia comparada de plântulas e plantas jovens de leguminosas arbóreas nativas: espécies de Phaseoleae, Sophoreae, Swartzieae e Tephrosieae. *Revista Brasileira de Botânica* 24:85-97.
- OLIVEIRA, D.M.T. & PAIVA, E.A.S. 2005. Anatomy and ontogeny of *Pterodon emarginatus* (Fabaceae: Faboideae) seed. *Brazilian Journal of Biology* 65:483-494.
- OLIVEIRA, D.M.T., SIQUEIRA, A.C.N. & NAKAMURA, A.T. 2007. Anatomia e ontogênese da sâmara de *Centrolobium tomentosum* Guill. ex Benth. (Leguminosae: Papilionoideae). *Rodriguésia* 58:231-247.

- PAOLI, A.A.S. 1991. Morfo-anatomia e aspectos da germinação das sementes de *Dalbergia nigra* (Vell.) Fr. All. (Leg.- Papilionoideae). *Ecossistema* 16:28-36.
- PAOLI, A.A.S. 1992. Desenvolvimento morfo-anatômico do fruto de *Dalbergia nigra* (Vell.) Fr. All. (Leg. -. Papilionoideae). *Acta Botanica Brasilica* 6:65-72.
- PATE, J.S. & KUO, J. 1981. Anatomical studies of legume pods – a possible tool in taxonomic research. *In Advances in legume systematics* (R.M. Polhill & P.H. Raven, eds.). Crown Copyright, Kew, p.903-912.
- PIJL, L. van der. 1982. Principles of dispersal in higher plants. 3rded., Springer-Verlag, Berlin.
- PINTO, D.D. 2005. Morfoanatomia e ontogênese do fruto e semente de *Dalbergia miscolobium* Benth. e *Machaerium acutifolium* Vog. (Fabaceae: Faboideae). Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Botucatu.
- POLHILL, R.M. 1981a. Papilionoideae. *In Advances in legume systematics* (R.M. Polhill & P.H. Raven, eds.). Crown Copyright, Kew, p.191-208.
- POLHILL, R.M. 1981b. Tribe 4. Dalbergieae Bronn ex DC (1825). *In Advances in legume systematics* (R.M. Polhill & P.H. Raven, eds.). Crown Copyright, Kew, p.233-242.
- POLHILL, R.M & RAVEN, P.H. 1981. Biogeography of the Leguminosae. *In Advances in legume systematics*. Part 1. (R.M. Polhill & P.H. Raven, eds.). Royal Botanic Gardens, Kew, p.27-34.
- POLHILL, R.M., RAVEN, P.H. & STIRTON, C.H. 1981. Evolution and systematics of the Leguminosae. *In Advances in legume systematics*. Part 1. (R.M. Polhill & P.H. Raven, eds.). Royal Botanic Gardens, Kew, p.1-26.
- POLIDO, A.P. & SARTORI, A.L.B. 2007. O gênero *Machaerium* (Leguminosae-Papilionoideae-Dalbergieae) no pantanal brasileiro. *Rodriguésia* 58:313-329.
- POTT, A. & POTT, V.J. 1994. Plantas do Pantanal. Ministério da Agricultura, do Abastecimento e da Reforma Agrária, EMBRAPA, Brasília.
- QUINLIVAN, B.J. 1971. Seed coat impermeability in legumes. *The Journal of the Australian Institute of Agricultural Science* 37:283-293.
- RIBEIRO, R.D. & LIMA, H.C. 2007. Taxonomia de *Machaerium incorruptibile* (Vell.) Benth. e espécies afins (Leguminosae-Papilionoideae) na Mata Atlântica. *Rodriguésia* 58:17-25.
- ROTH, I. 1977. Fruits of Angiosperms. Gebrüder Borntraeger, Berlin. (Handbuch der Pflanzenanatomie).

- RUDD, V.E. 1977. The genus *Machaerium* (Leguminosae) in Mexico. Boletín de la Sociedad Botánica de Mexico 37:119-146.
- RUDD, V.E. 1987. Studies in *Machaerium* (Leguminosae) 7. Section 2. *Lineata*. Part I. Species with wingless fruit. Phytologia 64:1-12.
- SAINT-MARTIN, M. 1984. Ontogenie des plantules et phytodermologie chez les Papilionaceae. Gaussenia 1:19-44.
- SARTORI, A.L.B. & TOZZI, A.M.G.A. 1998. As espécies de *Machaerium* Pers. (Leguminosae: Papilionoideae) ocorrentes no estado de São Paulo. Revista Brasileira de Botânica 22:211-246.
- SCOTT, R.C. & SMITH, D.L. 1998. Cotyledon architecture and anatomy in the Acacieae (Leguminosae: Mimosoideae). Botanical Journal of the Linnean Society 128:15-44.
- SIQUEIRA, J. O. 1993. Biologia do solo. UFLA/FAEPE, Lavras.
- SMITH, D.L. 1981. Cotyledons of the Leguminosae. In Advances in legume systematics (R.M. Polhill & P.H. Raven, eds.). Royal Botanic Garden. Kew, p.927-940.
- SMITH, D.L. 1983. Cotyledon anatomy in the Leguminosae. Botanical Journal of the Linnean Society 86:325-355.
- SMITH, D.L. & SCOTT, R.C. 1985. Cotyledon venation patterns in the Leguminosae: Caesalpinioideae. Botanical Journal of the Linnean Society 90:73-103.
- SMITH, D.L. & SCOTT, R.C. 1995. Cotyledon venation patterns in the Leguminosae: Mimosoideae. Botanical Journal of the Linnean Society 119:213-243.
- SOUZA, L.A. 1981. Anatomia do desenvolvimento da semente de *Lonchocarpus muehlbergianus* Hassler (Leguminosae-Faboideae). Revista Unimar 2:20-35.
- SOUZA, L.A. 1984. Anatomia do desenvolvimento do pericarpo de *Lonchocarpus muehlbergianus* Hassler (Leguminosae-Faboideae). Revista Unimar 6:5-19.
- SOUZA, V.C. & LORENZI, H. 2005. Botânica sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APGII. Instituto Plantarum, Nova Odessa.
- SPJUT, R.W.A. 1994. A systematic treatment of fruit types. Memoirs of the New York Botanical Garden 70:1-182.
- TAUBERT, P. 1894. *Machaerium* In Die Natürlichen Pflanzenfamilien (H.G.A. Engler & K.A.E. Prantl, eds.). Wilhelm Engelmann, Leipzig. p. 336-338.

- VON TEICHMAM, I. & VAN WYK, A.E. 1991. Trends in the evolution of dicotyledonous seeds based on character associations, with special reference to pachychalazy recalcitrance. *Botanical Journal of the Linnean Society* 105:211-237.
- WERKER, E. 1997. Seed anatomy. Gebrüder Borntraeger, Berlin. (Handbuch der Pflanzenanatomie).
- WOJCIECHOWSKI, M.F., LAVIN, M. & SANDERSON, M.J. 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* 91:1846-1862.