

Anatomia comparada dos limbos cotiledonares e eofilares de dez espécies de *Caesalpinioideae* (Fabaceae)

INARA REGIANE MOREIRA-CONEGLIAN¹ e DENISE MARIA TROMBERT OLIVEIRA^{2,3}

(recebido: 11 de novembro de 2004; aceito: 10 de novembro de 2005)

ABSTRACT – (Comparative anatomy of cotyledons and eophylls laminas of ten species of *Caesalpinioideae* (Fabaceae)). The anatomy of cotyledons and eophylls laminas of *Caesalpinia leiostachya* (Benth.) Ducke, *Dimorphandra mollis* Benth., *Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub., *Pterogyne nitens* Tul., *Schizolobium parahyba* (Vell.) Blake (Caesalpinieae), *Cassia ferruginea* (Schrad.) Schrad. ex DC., *Senna multijuga* (Rich.) Irwin & Barn. (Cassieae), *Bauhinia forficata* Link (Cercideae), *Copaifera langsdorffii* Desf. and *Hymenaea stilbocarpa* Hayne (Detarieae) was compared. In most species, cotyledons epidermal cells presented straight anticlinal walls and eophylls had sinuous ones. Most of cotyledons were amphistomatic, while eophylls, hypostomatic. Cotyledons had homogeneous mesophylls, and eophylls dorsiventral ones. There are specific variation on the presence and distribution of starch grains, phenolic compounds, lipids, and polysaccharides. Cotyledons and eophylls presented collateral vascular bundles, with fibers and/or parenchyma sheath, in which crystals often occur. We suggest that: i) there is an increase of structural complexity of the eophylls compared to the cotyledons, ii) this phenomenon could be explained by the functions and short life span of the cotyledons.

Key words - *Caesalpinioideae*, cotyledon, eophyll, leaf anatomy

RESUMO – (Anatomia comparada dos limbos cotiledonares e eofilares de dez espécies de *Caesalpinioideae* (Fabaceae)). Este trabalho compara anatomicamente os limbos cotiledonares e eofilares de *Caesalpinia leiostachya* (Benth.) Ducke, *Dimorphandra mollis* Benth., *Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub., *Pterogyne nitens* Tul., *Schizolobium parahyba* (Vell.) Blake (Caesalpinieae), *Cassia ferruginea* (Schrad.) Schrad. ex DC., *Senna multijuga* (Rich.) Irwin & Barn. (Cassieae), *Bauhinia forficata* Link (Cercideae), *Copaifera langsdorffii* Desf. e *Hymenaea stilbocarpa* Hayne (Detarieae). As células epidérmicas dos cotilédones apresentam, na maioria das espécies, paredes anticlinais retas, enquanto os eofilos mostram-nas sinuosas. Os cotilédones são, em sua maioria, anfiestomáticos, e os eofilos, hipostomáticos. A estrutura do mesofilo cotiledonar mostra-se variável, sendo homogêneo o tipo mais comum. Todos os eofilos estudados apresentam-se dorsiventrais. Há variações específicas com relação à presença e localização de grãos de amido, compostos fenólicos, lipídios e polissacarídios, tanto em cotilédones quanto em eofilos. Ambos exibem apenas feixes vasculares colaterais, acompanhados ou não por fibras e/ou bainha parenquimática, na qual, geralmente, ocorrem cristais prismáticos. Conclui-se que: a) há tendência de aumento da complexidade estrutural dos limbos dos eofilos em relação aos dos cotilédones; b) este fenômeno pode ser explicado pelas funções e curto período de vida dos cotilédones.

Palavras-chave - anatomia foliar, *Caesalpinioideae*, cotilédone, eofilo

Introdução

A morfologia inicial do desenvolvimento das plantas é pouco conhecida em diversas famílias, comparando-se com a estrutura dos órgãos vegetativos adultos. O preenchimento de tal lacuna pode contribuir não só para a taxonomia e filogenia dos grupos, mas constitui base

para estudos ecológicos, especialmente de recuperação de áreas degradadas com vegetação nativa.

A necessidade de trabalhos visando ao esclarecimento da estrutura das plântulas vem sendo destacada desde o início do século XX (Compton 1912), embora os dados disponíveis ainda sejam escassos (Garwood 1995). Quando se trata da análise comparativa da seqüência de tipos foliares de plantas jovens – cotilédones, catafilos, eofilos e metafílos – os registros encontrados consistem apenas de descrições morfológicas de determinadas espécies (Ricardi *et al.* 1977, Oliveira & Beltrati 1992, Garwood 1995, Oliveira 1999b). O estudo da morfologia e anatomia das plantas jovens, antes da produção dos metafílos, permite a descoberta de estruturas transitórias, primitivas ou derivadas, as quais podem desaparecer com o

1. Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia, Departamento de Botânica, Caixa Postal 6109, 13083-970 Campinas, São Paulo, Brasil.
2. UNESP - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências, Departamento de Botânica, Caixa Postal 510, Rubião Júnior, 18618-000 Botucatu, São Paulo, Brasil.
3. Autor para correspondência: denise@ibb.unesp.br

desenvolvimento do indivíduo, mas que têm importância para se reconhecerem relações filogenéticas entre os grupos cujos órgãos adultos apresentem essas características (Ricardi *et al.* 1977, Gifford & Foster 1989).

A família Fabaceae (= Leguminosae) é um dos grupos que necessitam de informações a respeito de seus órgãos reprodutivos e suas fases juvenis. Tradicionalmente dividida em três subfamílias (Caesalpinioideae, Faboideae e Mimosoideae), apresenta cerca de 619 gêneros e 17.815 espécies (Judd *et al.* 1999). É a terceira maior família botânica e sua importância econômica é igualada somente a Poaceae (Gunn 1984). Verifica-se, contudo, que a maioria das pesquisas com sementes de leguminosas prende-se à morfologia ou à anatomia, enfatizando a estrutura tegumentar e/ou embrionária (Boelcke 1946, Corner 1951, Gunn 1984, Oliveira 1999a). Nestes estudos, os cotilédones têm sido pouco analisados, exceção feita aos trabalhos de Smith (1981), Smith & Scott (1985, 1995) e de Scott & Smith (1998).

Dentre os raros trabalhos que comparam a estrutura de cotilédones e eofilos, deve-se citar o trabalho de Saint-Martin (1984), que estudou 162 espécies da subfamília Faboideae (Fabaceae). Com base na síntese dos vários caracteres analisados, o autor propôs uma hipótese filogenética para o grupo estudado.

O presente trabalho compara anatomicamente os limbos dos cotilédones e primeiro(s) eofilo(s) de dez espécies de leguminosas da subfamília Caesalpinioideae, todas espécies arbóreas nativas de grande ocorrência no Estado de São Paulo. O objetivo deste trabalho é descrever e comparar a estrutura dos cotilédones e eofilos, contribuindo para o conhecimento das espécies selecionadas e, desta forma, fornecendo subsídios para futuras interpretações filogenéticas e taxonômicas da família Fabaceae.

Material e métodos

Foram selecionadas dez espécies nativas de Caesalpinioideae, ocorrentes no *Campus* de Botucatu da Universidade Estadual Paulista (UNESP) ou nas proximidades deste, sendo preparadas exsicatas incluídas no Herbarium Rioclarense (HRCB). As espécies, organizadas em tribos (Polhill & Raven 1981) acompanhadas dos nomes comuns (Lorenzi 1992), são: Tribo Caesalpinieae: *Caesalpinia leiostachya* (Benth.) Ducke (pau-ferro; HRCB 26.508); *Dimorphandra mollis* Benth. (faveira, barbatimão-falso; HRCB 26.501); *Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub. (canafístula, farinha-seca; HRCB 26.509); *Pterogyne nitens* Tul. (amendoim, amendoim-bravo; HRCB 26.498);

Schizolobium parahyba (Vell.) Blake (guapuruvu, flicheira; HRCB 26.494); Tribo Cassieae: *Cassia ferruginea* (Schrad.) Schrad. ex DC. (chuva-de-ouro; HRCB 26.506); *Senna multijuga* (Rich.) Irwin & Barn. (pau-cigarra; HRCB 26.516); Tribo Cercideae: *Bauhinia forficata* Link (pata-de-vaca, unha-de-vaca, casco-de-vaca; HRCB 26.515); Tribo Detarieae: *Copaifera langsdorffii* Desf. (copaíba, óleo-de-copaíba; HRCB 26.493); *Hymenaea stilbocarpa* Hayne (jatobá, jatá; HRCB 26.504).

Para a obtenção de cotilédones expandidos e eofilos, plântulas foram produzidas a partir de cultivo. Para tanto, 50 sementes foram desinfetadas por imersão em hipoclorito de sódio a 20% da solução comercial e escarificadas mecanicamente com lixa (Brasil 1992). As sementes foram semeadas em bandejas plásticas contendo mistura de terra e areia (1:1), mantidas em estufa de sombrite de 50%. As plântulas foram regadas e observadas diariamente, até a completa expansão dos cotilédones e primeiro(s) eofilo(s).

Os limbos cotiledonares e eofilares foram fixados em FAA 50 (Johansen 1940) e conservados em álcool etílico a 70%. Para o estudo anatômico, foram feitos cortes à mão livre, com o auxílio de lâmina de barbear, sendo corados com azul de astra e safranina, segundo a proposta de Bukatsch (1972), modificada segundo Kraus & Arduin (1997) e montados entre lâmina e lamínula em gelatina glicerínada. Para confecção do laminário permanente, após desidratação em série etílica, o material foi incluído em hidróxi-etil-metacrilato (Leica®) e seccionado com 8 a 10 µm de espessura. As secções obtidas foram coradas com azul de toluidina 0,05%, pH 4,7 (O'Brien *et al.* 1964) e montadas em Permount®.

Para a análise da epiderme, além das secções paradérmicas, foram preparadas impressões em cola Super Bonder®, amostrando-se aleatoriamente a superfície dos semilimbos. Procedeu-se à descrição e contagem das células epidérmicas de 30 campos, utilizando-se microscópio de projeção e calculando-se a média de células comuns, estômatos e tricomas. A partir destas médias, calculou-se o índice estomático, segundo a fórmula proposta por Wilkinson (1979); esta mesma fórmula foi adaptada para calcular-se o índice de tricomas.

A partir de secções das amostras fixadas, foram feitos testes histoquímicos com cloreto férrico, floroglucinol em meio ácido, lugol, Sudan IV (Johansen 1940) e vermelho de rutênio (Jensen 1962), para detecção, respectivamente, de compostos fenólicos, lignina, amido, lipídios e compostos pécticos.

As descrições dos limbos foram feitas tendo como referência os trabalhos de Theobald *et al.* (1979) e Wilkinson (1979). O laminário foi analisado em microscópio fotônico e detalhes estruturais foram apresentados em fotomicrografias obtidas em fotomicroscópio Zeiss. Foram produzidos desenhos que registram a epiderme das folhas estudadas, utilizando-se microscópio de projeção. Para todas as ilustrações foram preparadas escalas nas condições ópticas adequadas.

Resultados

Epiderme do cotilédone – Os cotilédones das espécies estudadas mostram-se, em sua maioria, anfiestomáticos (tabela 1), sendo epiestomáticos apenas em *Caesalpinia leiostachya* (Benth.) Ducke (figuras 1-2) e *Cassia ferruginea* (Schrad.) Schrad. ex DC. (figuras 21-22); nesta última, eventualmente são observados estômatos na face abaxial.

Em todos os cotilédones analisados (figuras 41-52), a epiderme apresenta-se unisseriada, recoberta por cutícula delgada. As células epidérmicas apresentam paredes celulares delgadas, havendo espessuras variáveis em *Cassia ferruginea* (figuras 21-22) e *Hymenaea stilbocarpa* Hayne (figuras 37-38). As paredes periclinais externas apresentam-se levemente convexas. As paredes anticlinais mostram-se retas na maioria dos cotilédones, sendo levemente sinuosas apenas em *Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub. (face inferior, figura 10) e em *Senna multijuga* (Rich.) Irwin & Barn. (ambas as faces, figuras 25-26).

Quando se comparam as duas faces da epiderme dos cotilédones em vista paradérmica, nota-se que há variação do formato e tamanho das células, na maioria das espécies (figuras 1-2, 5-6, 9-10, 13-14, 17-18, 21-22, 25-26, 29-30, 33-34, 37-38). O formato poligonal é o mais freqüente. Em corte transversal, as células epidérmicas mostram seu maior eixo no sentido anticlinal, com exceção de ambas as faces de *Dimorphandra mollis* Benth. (figura 42), e das células da face inferior de *Schizolobium parahyba* (Vell.)

Blake (figura 45) e *Cassia ferruginea* (figura 46), cujo maior eixo é periclinal.

O índice estomático da face adaxial varia entre 0,06% a 9,30% (tabela 1). O tipo estomático não varia entre as duas faces da epiderme, sendo anomocítico. Quando estômatos estão presentes na face abaxial, o índice estomático varia entre 0,04% e 7,28% (tabela 1). Em *Hymenaea stilbocarpa*, há tricomas tectores unicelulares, concentrados nas margens na face abaxial do cotilédone. Na face abaxial do cotilédone de *Senna multijuga*, encontram-se dispersos raros tricomas tectores unicelulares.

Epiderme do eofilo – As células epidérmicas comuns, em sua maioria, são similares nas duas faces da epiderme dos eofilos (figuras 3-4, 7-8, 11-12, 15-16, 19-20, 23-24, 27-28, 31-32, 35-36, 39-40). Em ambas as faces da epiderme eofilar, as paredes periclinais externas são convexas ou levemente convexas, recobertas por cutícula delgada, exceto em *Copaifera langsdorffii* Desf. (figuras 61-62) e *Hymenaea stilbocarpa* (figura 63), nas quais observou-se cutícula espessa.

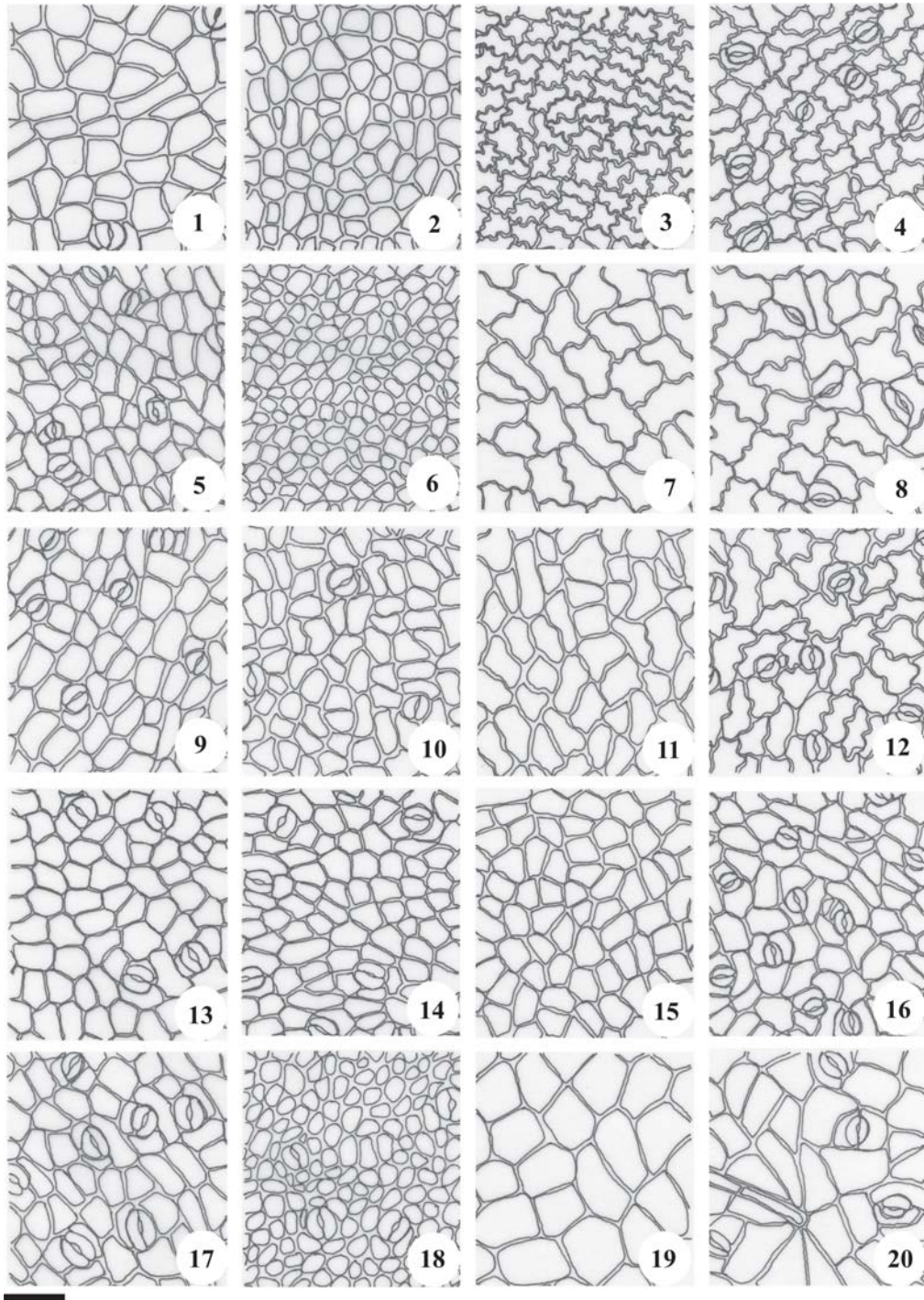
As paredes anticlinais são muito sinuosas, exceto em *Pterogyne nitens* Tul. (figuras 15-16) e em *Schizolobium parahyba* (figuras 19-20), que apresentam paredes anticlinais retas ou ligeiramente curvas. Os eofilos mostram-se hipoestomáticos (tabela 2), com exceção de *Bauhinia forficata* Link, que apresenta estômatos também na face adaxial da epiderme (figuras 31-32, tabela 2). Nos eofilos, prevalecem aparelhos estomáticos anomocíticos (tabela 2), ocorrendo paracíticos em *Copaifera*

Tabela 1. Epiderme dos cotilédones de dez espécies de Caesalpinioideae. Distribuição, tipo de estômatos e índice estomático (em porcentagem).

Table 1. Cotyledons epidermis of ten Caesalpinioideae species. Distribution, types of stomata and stomatic index (in percentage).

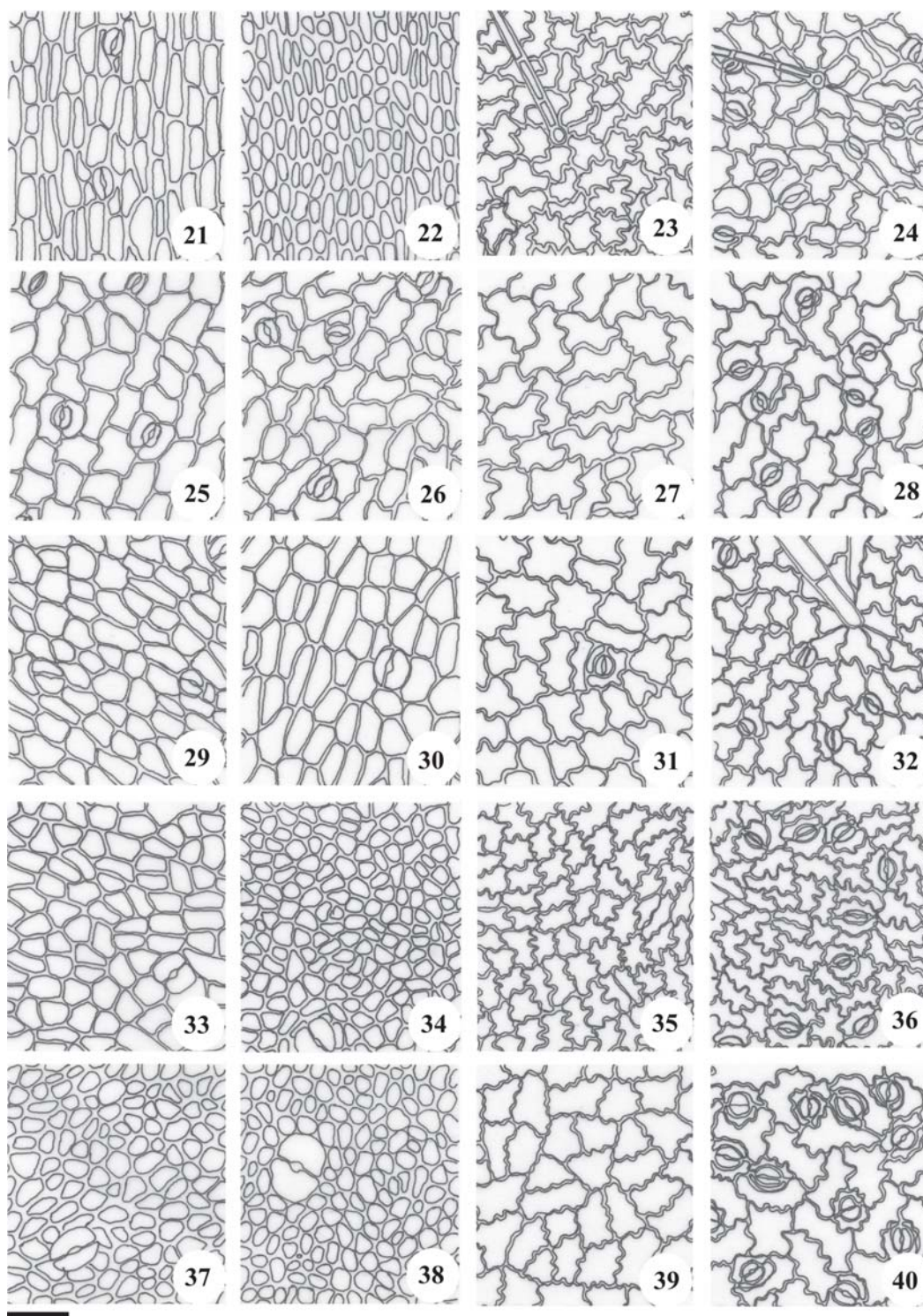
Espécies	Distribuição estomática	Tipo estomático	Índice estomático	
			Adaxial	Abaxial
<i>Caesalpinia leiostachya</i>	epiestomático	Anomocítico	2,98	-
<i>Dimorphandra mollis</i>	anfiestomático	Anomocítico	5,63	0,04
<i>Peltophorum dubium</i>	anfiestomático	Anomocítico	9,30	3,61
<i>Pterogyne nitens</i>	anfiestomático	Anomocítico	5,51	5,44
<i>Schizolobium parahyba</i>	anfiestomático	Anomocítico	8,88	1,69
<i>Cassia ferruginea</i>	epiestomático ¹	Anomocítico	3,23	-
<i>Senna multijuga</i>	anfiestomático	Anomocítico	9,25	7,28
<i>Bauhinia forficata</i>	anfiestomático	Anomocítico	2,17	3,51
<i>Copaifera langsdorffii</i>	anfiestomático	Anomocítico	0,28	0,16
<i>Hymenaea stilbocarpa</i>	anfiestomático	Anomocítico	0,06	0,34

¹ Estômatos são observados apenas eventualmente na face abaxial.



Figuras 1-20. Vista paradérmica dos limbos das espécies estudadas de Caesalpinieae. Da esquerda para a direita, as colunas mostram as faces adaxial e abaxial do cotilédone, e adaxial e abaxial do eofilo. 1-4. *Caesalpinia leiostachya* (Benth.) Ducke. 5-8. *Dimorphandra mollis* Benth. 9-12. *Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub. 13-16. *Pterogyne nitens* Tul. 17-20. *Schizolobium parahyba* (Vell.) Blake. Barra = 50 μm .

Figures 1-20. Paradermal view of the laminae of Caesalpinieae studied species. From left to right, cotyledon adaxial and abaxial face, and eophyll adaxial and abaxial face. 1-4. *Caesalpinia leiostachya* (Benth.) Ducke. 5-8. *Dimorphandra mollis* Benth. 9-12. *Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub. 13-16. *Pterogyne nitens* Tul. 17-20. *Schizolobium parahyba* (Vell.) Blake. Bar = 50 μm .



Figuras 21-40. Vista paradérmica dos limbos das espécies estudadas de Cassieae (21-28), Cercideae (29-32) e Detarieae (33-40). Da esquerda para a direita, as colunas mostram as faces adaxial e abaxial do cotilédone, e adaxial e abaxial do eofilo. 21-24. *Cassia ferruginea* (Shrad.) Shrad. ex DC. 25-28. *Senna multijuga* (Rich.) Irwin & Barn. 29-32. *Bauhinia forficata* Link. 33-36. *Copaifera langsdorffii* Dest. 37-40. *Hymenaea stilbocarpa* Hayne. Barra = 50 µm.

Figures 21-40. Paradermal view of the laminae of Cassieae (21-28), Cercideae (29-32), and Detarieae (33-40) studied species. From left to right, cotyledon adaxial and abaxial face, and eophyll adaxial and abaxial face. 21-24. *Cassia ferruginea* (Shrad.) Shrad. ex DC. 25-28. *Senna multijuga* (Rich.) Irwin & Barn. 29-32. *Bauhinia forficata* Link. 33-36. *Copaifera langsdorffii* Dest. 37-40. *Hymenaea stilbocarpa* Hayne. Bar = 50 µm.

Tabela 2. Epiderme dos eofilos de dez espécies de Caesalpinioideae. Distribuição, tipo de estômatos e índice estomático e de tricomas (em porcentagem).

Table 2. Eophylls epidermis of ten Caesalpinioideae species. Distribution, types of stomata and stomatic and trichome index (in percentage).

Espécies	Distribuição estomática	Tipo estomático	Índice estomático		Índice de tricomas	
			Adaxial	Abaxial	Adaxial	Abaxial
<i>Caesalpinia leiostachya</i>	hipoestomático	anomocítico	-	8,63	-	-
<i>Dimorphandra mollis</i>	hipoestomático	anomocítico	-	10,40	-	-
<i>Peltophorum dubium</i>	hipoestomático	anomocítico	-	12,50	-	-
<i>Pterogyne nitens</i>	hipoestomático	anomocítico	-	13,44	-	-
<i>Schizolobium parahyba</i>	hipoestomático	anomocítico	-	11,50	-	0,70
<i>Cassia ferruginea</i>	hipoestomático	anomocítico	-	9,92	0,59	0,64
<i>Senna multijuga</i>	hipoestomático	anomocítico	-	15,98	-	-
<i>Bauhinia forficata</i>	anfiestomático	anomocítico	1,41	6,51	-	2,57
<i>Copaifera langsdorffii</i>	hipoestomático	paracítico	-	7,70	-	-
<i>Hymenaea stilbocarpa</i>	hipoestomático	paracítico	-	15,19	-	-

langsdorffii (figura 36) e *Hymenaea stilbocarpa* (figura 40). Ocorrem tricomas tectores multicelulares em *Schizolobium parahyba* (superfície abaxial, figura 20), *Cassia ferruginea* (superfícies adaxial e abaxial, figuras 23-24) e *Bauhinia forficata* (superfície abaxial, figura 32), na base dos quais as células epidérmicas se arranjam radialmente. No eofilo de *Copaifera langsdorffii*, há alguns tricomas tectores unicelulares, limitados à nervura principal, tanto na face adaxial quanto abaxial, e restritos aos bordos. Os valores referentes aos índices de tricomas estão apresentados na tabela 2.

Na face adaxial da epiderme do eofilo de *Dimorphandra mollis* foi observada a presença de idioblastos mucilaginosos (figura 54).

Mesofilo do cotilédone – O mesofilo dos cotilédones apresenta-se variável nas espécies estudadas (figuras 41-52 e tabela 3). Mostram-se dorsiventrais os cotilédones de *Peltophorum dubium* (figura 43), *Pterogyne nitens* (figura 44), *Senna multijuga* (figura 47) e *Bauhinia forficata* (figura 48), sendo que os de *Caesalpinia leiostachya* (figura 41) e *Schizolobium parahyba* (figura 45) tendem a dorsiventrais, já que, nas porções adaxiais destes, observam-se camadas de células com início de diferenciação do formato paliçádico. *Cassia ferruginea* (figura 46), *Copaifera langsdorffii* (figura 49) e *Hymenaea stilbocarpa* (figura 51) mostram mesofilos homogêneos, apresentando apenas parênquima fundamental, com número variável de camadas. Apenas *Dimorphandra mollis* (figura 42) apresenta tendência à isobilateralidade, com formação de uma camada de parênquima similar ao paliçádico adjacente às duas faces da epiderme.

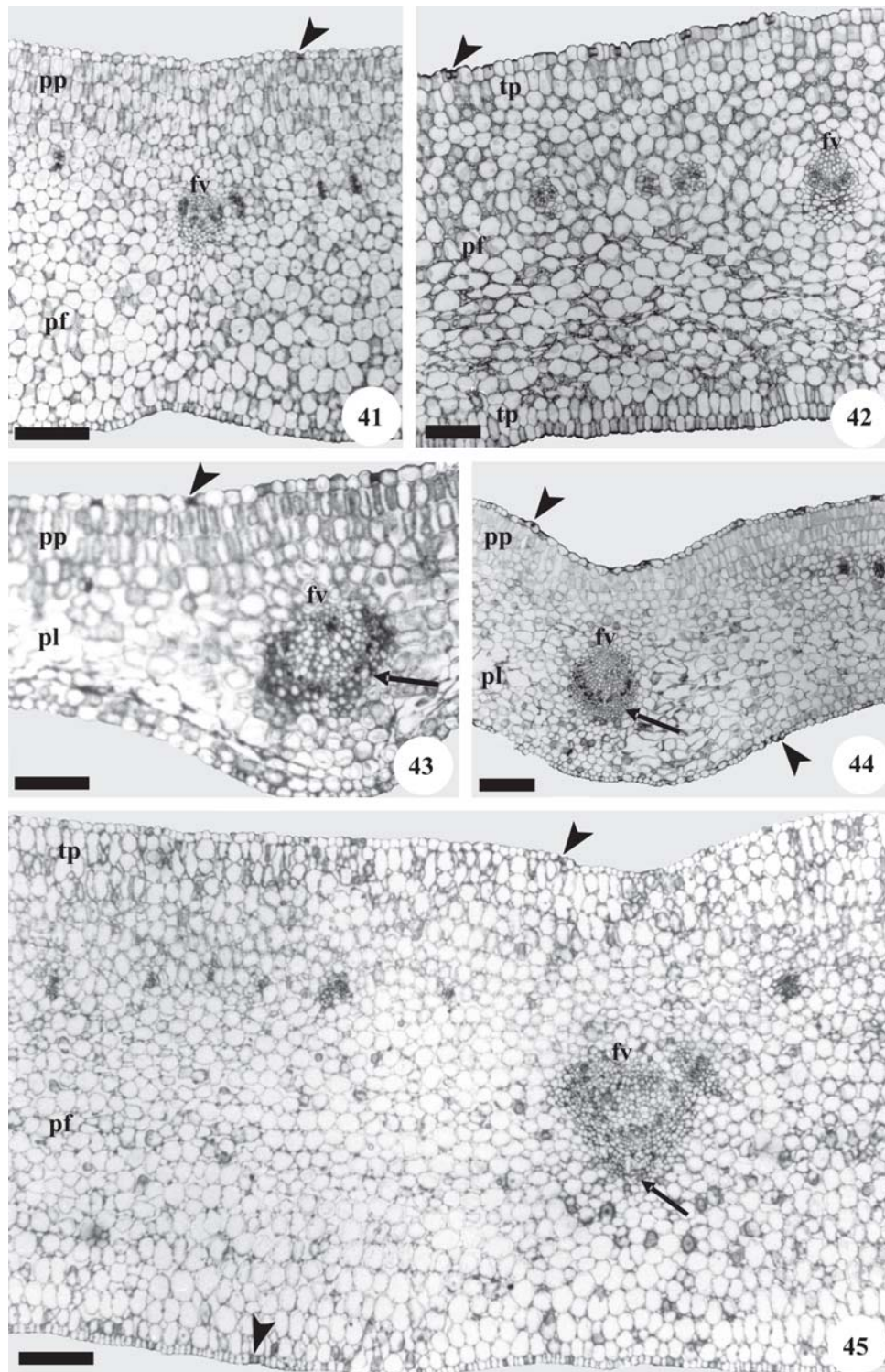
No parênquima fundamental do cotilédone de *Dimorphandra mollis*, nota-se a presença de células com pequenos e irregulares espessamentos parietais primários pouco conspícuos. O mesofilo dos cotilédones de *Copaifera langsdorffii* e *Hymenaea stilbocarpa* (figuras 49-52) é composto por parênquima fundamental, cujas células apresentam evidentes espessamentos de parede (figuras 50, 52), semelhantes a um colênquima angular, que reagem positivamente ao vermelho de rutênio e ao lugol, neste caso produzindo uma reação azul. Ambos os testes indicam a presença de polissacarídios na parede celular.

Em *Peltophorum dubium*, há numerosos idioblastos cristalíferos contendo drusas, dispersos por todo o parênquima clorofiliano. Por todo o mesofilo de *Copaifera langsdorffii*, nota-se o acúmulo de gotículas lipídicas e idioblastos cristalíferos.

Dentre as espécies analisadas, *Peltophorum dubium* (figura 43), *Pterogyne nitens* (figura 44) e *Senna multijuga* (figura 47) apresentam os mesofilos mais delgados. Sob a nervura principal, contudo, ocorrem camadas de parênquima fundamental que aumentam nitidamente sua espessura.

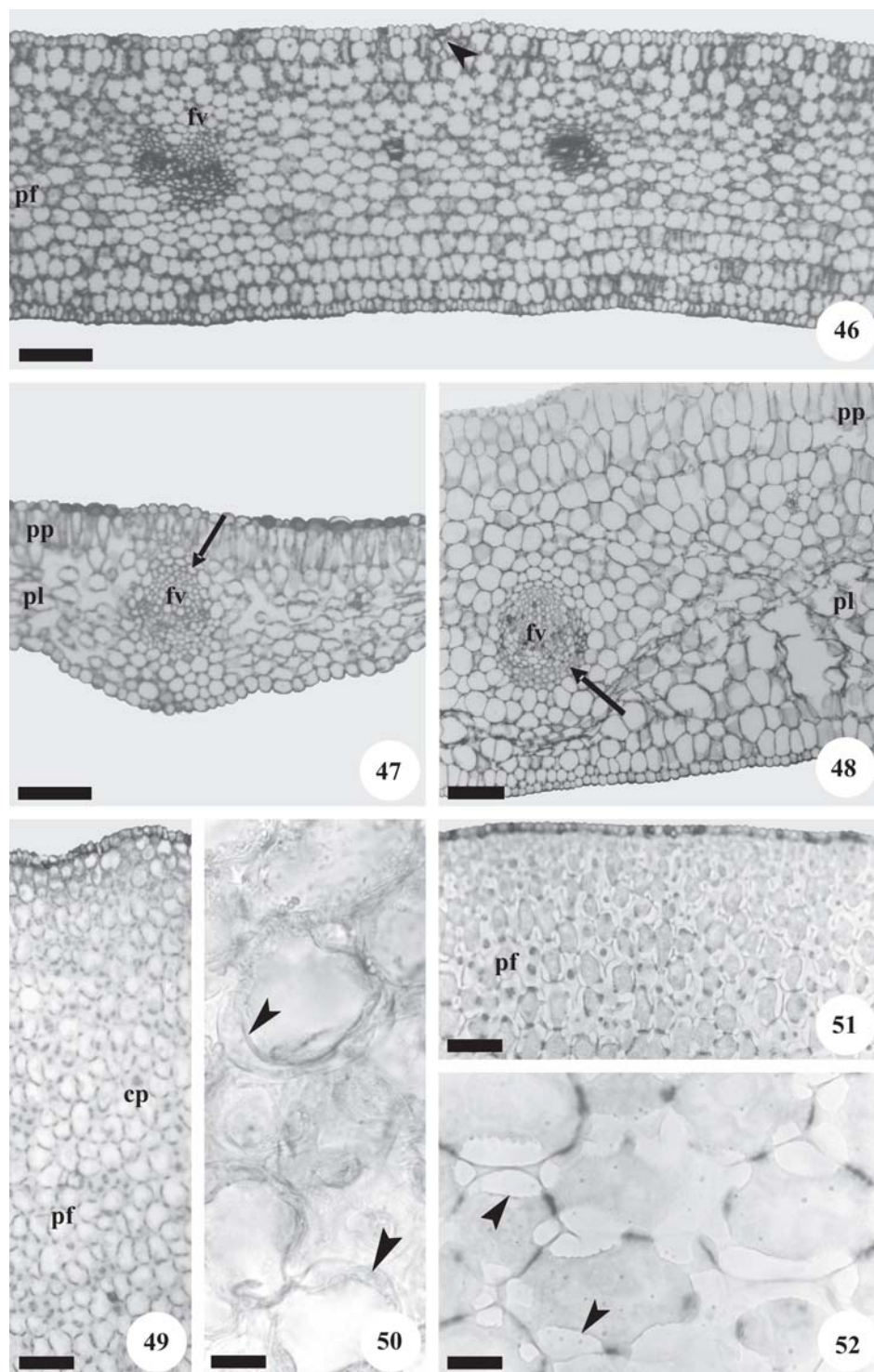
Mesofilo do eofilo – Todos os eofilos apresentam estrutura dorsiventral (figuras 53-64, tabela 3), constituída por uma única camada de parênquima paliçádico e por parênquima lacunoso; em *Bauhinia forficata* (figura 60) e *Hymenaea stilbocarpa* (figura 63), a camada entre o parênquima paliçádico e lacunoso exhibe estrutura intermediária.

Há camadas de parênquima fundamental abaixo da nervura principal em todos os eofilos estudados,



Figuras 41-45. Cotilédones - secções transversais. 41. *Caesalpinia leiostachya* (Benth.) Ducke. 42. *Dimorphandra mollis* Benth. 43. *Peltophorum dubium* (Spreng) Taub. 44. *Pterogyne nitens* Tul. 45. *Schizolobium parahyba* (Vell.) Blake. (fv = feixe vascular; pf = parênquima fundamental; pl = parênquima lacunoso; pp = parênquima paliçádico; tp = parênquima tendendo a paliçádico; ponta de seta = estômato; seta = fibras perivasculares). Barras = 200 μ m (41, 44-45), 100 μ m (42-43).

Figures 41-45. Cotyledons - transversal sections. 41. *Caesalpinia leiostachya* (Benth.) Ducke. 42. *Dimorphandra mollis* Benth. 43. *Peltophorum dubium* (Spreng) Taub. 44. *Pterogyne nitens* Tul. 45. *Schizolobium parahyba* (Vell.) Blake. (fv = vascular bundle; pf = ground parenchyma; pl = spongy parenchyma; pp = palisade parenchyma; tp = palisade-like parenchyma; arrowhead = stoma; arrow = perivascular fibers). Bars = 200 μ m (41, 44-45), 100 μ m (42-43).



Figuras 46-52. Cotilédones - secções transversais. 46. *Cassia ferruginea* (Schrad.) Schrad. ex DC. (ponta de seta = estômato). 47. *Senna multijuga* (Rich.) Irwin & Barn. 48. *Bauhinia forficata* Link. 49-50. *Copaifera langsdorffii* Desf. 49. Aspecto geral da face adaxial da epiderme e do mesofilo. 50. Detalhe do mesofilo, mostrando espessamentos na parede celular (ponta de seta). 51-52. *Hymenaea stilbocarpa* Hayne. 51. Aspecto geral da face adaxial da epiderme e do mesofilo. 52. Detalhe do mesofilo, destacando os espessamentos irregulares da parede celular (ponta de seta). (cp = cordão procambial; fv = feixe vascular; pf = parênquima fundamental; pl = parênquima lacunoso; pp = parênquima paliçádico; seta = fibras perivasculares). Barras = 100 µm (46-49, 51), 25 µm (50, 52).

sendo que em *Peltophorum dubium* (figura 55), estas camadas apresentam espessamentos de parede, caracterizando um colênquima anelar com pequeno grau de espessamento.

Em *Senna multijuga* (figura 59) há depósitos de compostos fenólicos nas células do mesofilo, principalmente no parênquima paliçádico e no parênquima fundamental sob a nervura principal. Em *Hymenaea stilbocarpa* (figuras 63-64), há idioblastos fenólicos nas camadas de parênquima fundamental sob a nervura principal e nas proximidades desta.

Copaifera langsdorffii (figura 61-62) e *Hymenaea stilbocarpa* (figura 63) apresentam cavidades secretoras. Estas cavidades reagem positivamente ao teste com Sudan IV, evidenciando a presença de substâncias lipídicas no seu interior. Na primeira espécie, elas se localizam entre os dois parênquimas constituintes do mesofilo, ocupando uma posição mediana (figura 62); na segunda, as cavidades são subepidérmicas (figura 63), tanto voltadas para a face adaxial quanto para a abaxial.

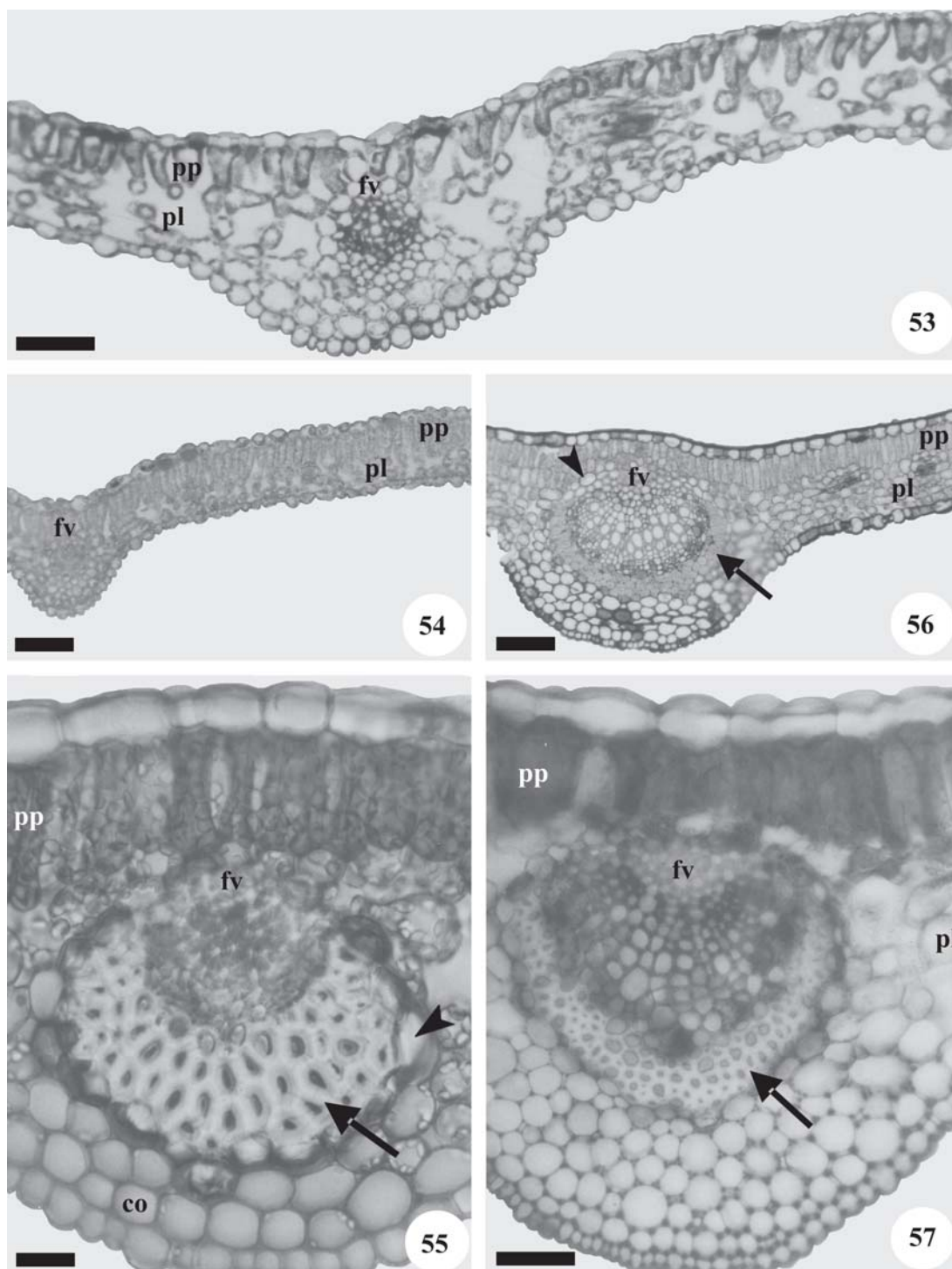
Feixes vasculares do cotilédone – Em todas as espécies,

Tabela 3. Tipo e constituição do mesofilo e da nervura principal de cotilédones e eofilos de dez espécies de Caesalpinioideae. As expressões entre parênteses indicam tendência a formar aquela estrutura. (PF = parênquima fundamental; PL = parênquima lacunoso; PP = parênquima paliçádico).

Table 3. Type and constitution of the mesophyll and the midrib of cotyledons and eophylls of ten Caesalpinioideae species. Expressions between brackets indicate the tendency to produce that structure. (PF = ground parenchyma; PL = spongy parenchyma; PP = palisade parenchyma).

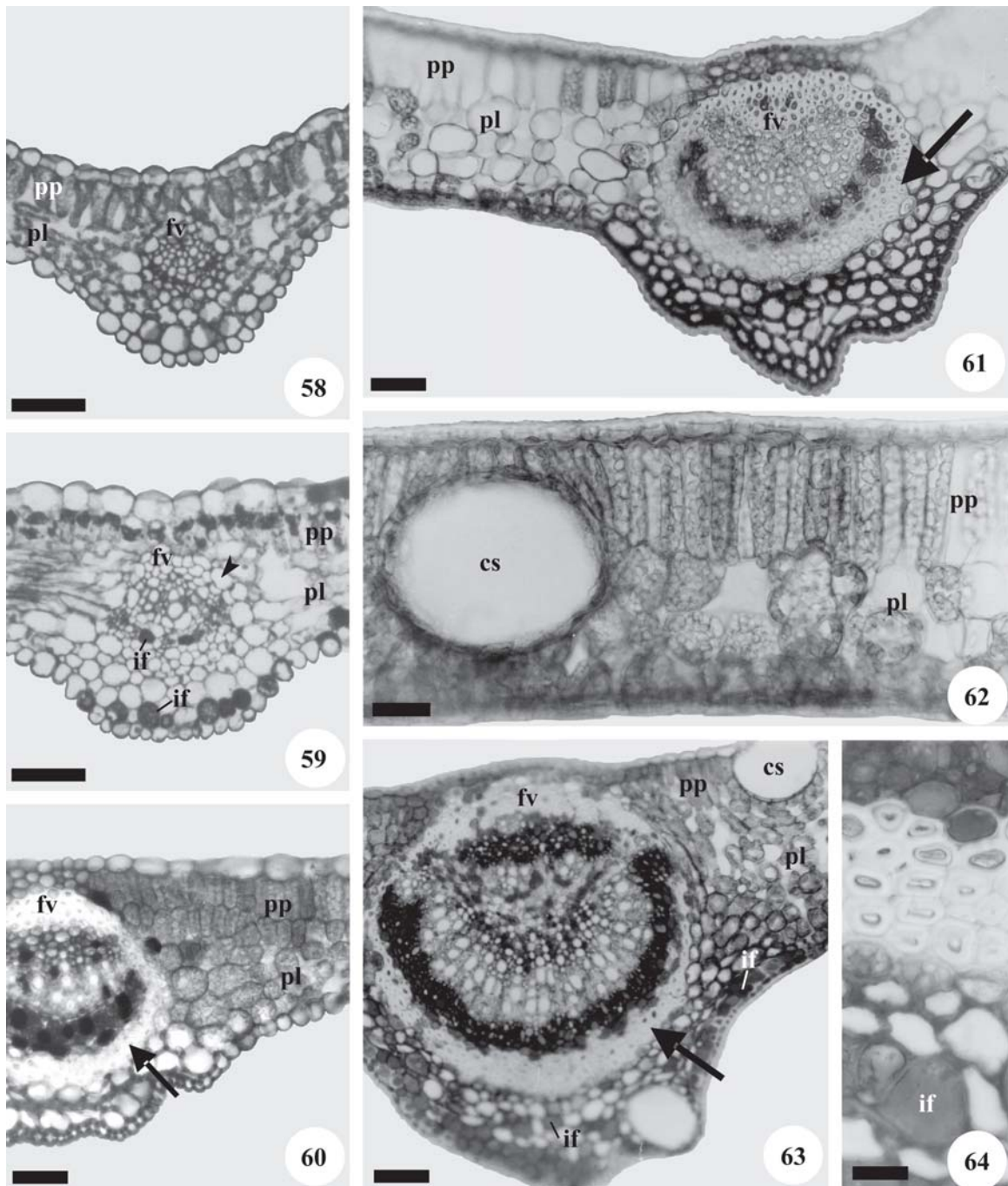
Espécies	Tipo	Constituição do Mesofilo	Nervura Principal
Cotilédone			
<i>Caesalpinia leiostachya</i>	(dorsiventral)	3 camadas de PP e PF	sem fibras diferenciadas
<i>Dimorphandra mollis</i>	(isobilateral)	PF (PP)	sem fibras diferenciadas
<i>Peltophorum dubium</i>	dorsiventral	1-2 camadas de PP e PL	fibras – região abaxial
<i>Pterogyne nitens</i>	dorsiventral	3 camadas de PP e PL	fibras – região abaxial
<i>Schizolobium parahyba</i>	(dorsiventral)	PF (PP)	fibras – região abaxial
<i>Cassia ferruginea</i>	homogêneo	PF	sem fibras diferenciadas
<i>Senna multijuga</i>	dorsiventral	1 camada de PP e PL	poucas fibras – face adaxial
<i>Bauhinia forficata</i>	dorsiventral	3-4 camadas de PP e PL	fibras ao redor do feixe
<i>Copaifera langsdorffii</i>	homogêneo	PF	sem fibras diferenciadas
<i>Hymenaea stilbocarpa</i>	homogêneo	PF	sem fibras diferenciadas
Eofilo			
<i>Caesalpinia leiostachya</i>	dorsiventral	1 camada de PP e PL	sem fibras diferenciadas
<i>Dimorphandra mollis</i>	dorsiventral	1 camada de PP e PL	sem fibras diferenciadas
<i>Peltophorum dubium</i>	dorsiventral	1 camada de PP e PL	fibras em “U” – face abaxial
<i>Pterogyne nitens</i>	dorsiventral	1 camada de PP e PL	fibras em “U” – face abaxial
<i>Schizolobium parahyba</i>	dorsiventral	1 camada de PP e PL	fibras em “U” – face abaxial
<i>Cassia ferruginea</i>	dorsiventral	1 camada de PP e PL	sem fibras diferenciadas
<i>Senna multijuga</i>	dorsiventral	1 camada de PP e PL	sem fibras diferenciadas
<i>Bauhinia forficata</i>	dorsiventral	1 camada de PP e PL	fibras ao redor do feixe
<i>Copaifera langsdorffii</i>	dorsiventral	1 camada de PP e PL	fibras ao redor do feixe
<i>Hymenaea stilbocarpa</i>	dorsiventral	1 camada de PP e PL	fibras ao redor do feixe

Figures 46-52. Cotyledon - transversal sections. 46. *Cassia ferruginea* (Schrad.) Schrad. ex DC. (arrowhead = stoma). 47. *Senna multijuga* (Rich.) Irwin & Barn. 48. *Bauhinia forficata* Link. 49-50. *Copaifera langsdorffii* Desf. 49. View of epidermis adaxial face and mesophyll. 50. Detail of the mesophyll, showing thickenings of cell wall (arrowhead). 51-52. *Hymenaea stilbocarpa* Hayne. 51. View of epidermis adaxial face and mesophyll. 52. Detail of the mesophyll, with irregular thickening cell wall (arrowhead). (cp = procambial string; fv = vascular bundle; pf = ground parenchyma; pl = spongy parenchyma; pp = palisade parenchyma; arrow = perivascular fibers). Bars = 100 µm (46-49, 51), 25 µm (50, 52).



Figuras 53-57. Eofilo - seções transversais. 53. *Caesalpinia leiostachya* (Benth.) Ducke. 54. *Dimorphandra mollis* Benth. 55. *Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub. 56. *Pterogyne nitens* Tul. 57. *Schizolobium parahyba* (Vell.) Blake. (co = colênquima; fv = feixe vascular; pl = parênquima lacunoso; pp = parênquima paliçádico; ponta de seta = bainha parenquimática; seta = fibras perivasculares). Barras = 100 μ m (54), 50 μ m (53, 56), 25 μ m (55, 57).

Figures 53-57. Eophyll - transversal sections. 53. *Caesalpinia leiostachya* (Benth.) Ducke. 54. *Dimorphandra mollis* Benth. 55. *Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub. 56. *Pterogyne nitens* Tul. 57. *Schizolobium parahyba* (Vell.) Blake. (co = collenchyma; fv = vascular bundle; pl = spongy parenchyma; pp = palisade parenchyma; arrowhead = parenchyma sheath; arrow = perivascular fibers). Bars = 100 μ m (54), 50 μ m (53, 56), 25 μ m (55, 57).



Figuras 58-64. Eofilo - secções transversais. 58. *Cassia ferruginea* (Schrad.) Schrad. ex DC. 59. *Senna multijuga* (Rich.) Irwin & Barn. 60. *Bauhinia forficata* Link. 61-62. *Copaifera langsdorffii* Desf. 61. Aspecto da nervura principal. 62. Detalhe do mesofilo, mostrando cavidade secretora. 63-64. *Hymenaea stilbocarpa* Hayne. 63. Aspecto da nervura principal. 64. Detalhe da figura anterior, mostrando as fibras gelatinosas perivasculares. (cs = cavidade secretora; fv = feixe vascular; if = idioblasto fenólico; pl = parênquima lacunoso; pp = parênquima paliçádico; ponta de seta = bainha parenquimática; seta = fibras perivasculares). Barras = 200 µm (61, 63), 50 µm (58-60, 62), 25 µm (64).

Figures 58-64. Eophyll - transversal sections. 58. *Cassia ferruginea* (Schrad.) Schrad. ex DC. 59. *Senna multijuga* (Rich.) Irwin & Barn. 60. *Bauhinia forficata* Link. 61-62. *Copaifera langsdorffii* Desf. 61. View of the midrib. 62. Detail of the mesophyll, showing secretory cavities. 63-64. *Hymenaea stilbocarpa* Hayne. 63. View of midrib. 64. Detail of previous figure, showing perivascular gelatinous fibers. (cs = secretory cavity; fv = vascular bundle; if = phenolic idioblast; pl = spongy parenchyma; pp = palisade parenchyma; arrowhead = parenchyma sheath; arrow = perivascular fibers). Bars = 200 µm (61, 63), 50 µm (58-60, 62), 25 µm (64).

os feixes vasculares cotiledonares são colaterais. As nervuras dos cotilédones mostram-se menos diferenciadas, quando comparadas às dos eofilos. A ocorrência e disposição das fibras nos feixes é variável (tabela 3); *Caesalpinia leiostachya* (figura 41), *Dimorphandra mollis* (figura 42), *Cassia ferruginea* (figura 46), *Copaifera langsdorffii* e *Hymenaea stilbocarpa* não apresentam fibras diferenciadas junto aos feixes; em outras espécies, as fibras diferenciadas concentram-se em direção à face abaxial (*Peltophorum dubium*, *Pterogyne nitens* e *Schizolobium parahyba*, respectivamente figuras 43-45), adaxial (*Senna multijuga*, figura 47) ou circundando totalmente os feixes vasculares, em maior quantidade em direção à face abaxial (*Bauhinia forficata*, figura 48). Em *Dimorphandra mollis*, apesar de não haver fibras diferenciadas, há células agrupadas como tais, voltadas para a face abaxial (figura 42).

As espécies *Peltophorum dubium*, *Pterogyne nitens* e *Senna multijuga* apresentam nítida bainha parenquimática circundando o feixe vascular, contendo cristais prismáticos de oxalato de cálcio.

Há idioblastos fenólicos no floema, em *Peltophorum dubium* (figura 43) e em *Pterogyne nitens* (figura 44), e distribuídos por todo o feixe vascular em *Bauhinia forficata* (figura 48).

Feixes vasculares do eofilo – Os feixes vasculares dos eofilos também são colaterais. É freqüente a presença de fibras ao redor dos feixes, embora haja grande variação na quantidade e na disposição destas células (tabela 3). Em *Bauhinia forficata*, chama atenção a preponderância de idioblastos fenólicos no feixe vascular, especialmente no floema (figura 60).

Em *Copaifera langsdorffii* (figura 61), há reação positiva ao teste do lugol no parênquima vascular, além de haver idioblastos mucilaginosos entre as células do floema e substâncias pécticas nas fibras gelatinosas que circundam a nervura principal. *Hymenaea stilbocarpa* apresenta fibras gelatinosas circundando a nervura principal (figuras 63-64), nas quais há grãos de amido, que também estão presentes no parênquima vascular e na endoderme. Ocorrem idioblastos fenólicos por toda a região vascular (figura 63). Nas demais espécies, observam-se idioblastos fenólicos dispersos e em pequena quantidade.

Discussão

A análise da epiderme das espécies estudadas revelou que o tipo estomático prevalente nos cotilédones e eofilos é o anomocítico. Reddy & Shah

(1979), também analisando cotilédones de espécies de Caesalpinioideae, notaram que o tipo anomocítico era o mais freqüente, seguido pelo paracítico. Shah & Gopal (1971) afirmaram que o tipo anomocítico era predominante em *Caesalpinia* e o paracítico nos gêneros *Cassia*, *Bauhinia* e *Peltophorum*. Embora neste trabalho tenham sido encontrados estômatos paracíticos em *Copaifera langsdorffii* Desf. e *Hymenaea stilbocarpa* Hayne, em *Cassia ferruginea* (Schrad.) Schrad. ex DC., *Bauhinia forficata* Link e *Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub., os estômatos são anomocíticos, discordando dos autores supracitados.

Cabe destacar que *Copaifera langsdorffii* e *Hymenaea stilbocarpa* (Detarieae) apresentaram diferentes tipos estomáticos nos cotilédones e eofilos, respectivamente anomocítico e paracítico. Reddy & Shah (1979) e Shah & Gopal (1969, 1971) alertaram que a variação do tipo estomático pode ocorrer não só entre diferentes tipos foliares, mas entre diferentes regiões de uma mesma folha, de modo que este caráter deve ser empregado com cuidado em análises filogenéticas.

Sharma & Dunn (1968) concluíram que a freqüência estomática, quando analisada isoladamente, é uma característica desaconselhável para uso taxonômico. Esses autores indicaram que o índice estomático é um caráter seguro, pois para a mesma planta em diferentes condições ambientais, os valores variam pouco.

Os cotilédones estudados apresentaram-se, em sua maioria, anfiestomáticos, enquanto os eofilos foram hipostomáticos. A freqüência e ocorrência dos estômatos na folha podem estar relacionadas à estrutura do mesofilo e espessura do limbo. Wilkinson (1979) verificou que há correlação entre folhas hipostomáticas, delgadas e de mesofilo dorsiventral, enquanto que folhas anfiestomáticas tendem a ser mais espessas e com mesofilo isobilateral. Novotná (1976) e Mott *et al.* (1982) afirmaram que, em folhas anfiestomáticas e de mesofilo dorsiventral, a freqüência de estômatos é menor na face adaxial. Entretanto, para cotilédones carnosos ou fotossintetizantes mais espessos, Kitajima (1992) notou baixa freqüência estomática abaxial. Os dados obtidos neste estudo corroboram a observação de Kitajima (1992), com exceção de *Bauhinia forficata*, que se apresentou como relatado por Novotná (1976) e Mott *et al.* (1982).

Sharma & Dunn (1968) consideraram que a freqüência estomática tem pequeno valor taxonômico e que o índice estomático seria um caráter mais seguro, tendo em vista sua baixa variação intra-específica,

mesmo em diferentes ambientes. Leelavathi *et al.* (1980) relataram que a ocorrência de estômatos (adaxial e/ou abaxial) tem valor taxonômico. Os dados aqui apresentados permitem separar *Caesalpinia leiostachya* (Benth.) Ducke e *Cassia ferruginea* (cotilédones epiestomáticos) e *Bauhinia forficata* (cotilédones anfiestomático) das demais, cujos cotilédones são anfiestomáticos e eofilos são hipoestomáticos.

Quanto à sinuosidade das paredes anticlinais das células epidérmicas, observaram-se cotilédones com paredes retas a levemente sinuosas e eofilos com paredes intensamente sinuosas. Deve-se destacar que *Hymenaea stilbocarpa* ilustra bem este fato e que a sinuosidade parietal epidérmica já foi destacada por Valdés & Matos (1992) para espécies congêneres ocorrentes em Cuba. Considera-se que o grau de sinuosidade das paredes anticlinais das células epidérmicas varia com as condições luminosas, com as folhas mais iluminadas apresentando paredes periclinais mais retas (Watson 1942, Pyykkö 1979). Metcalfe (1979) generalizou que a sinuosidade é muito mais acentuada na face abaxial que na adaxial.

Kotresha & Seetharam (1995) afirmaram que a sinuosidade das paredes anticlinais, associada a outros caracteres epidérmicos, tem valor para a identificação de espécies do gênero *Bauhinia*. Contudo, considerando-se que a sinuosidade é variável em diferentes ambientes, de uma folha para outra ou mesmo em diferentes áreas da mesma folha, Sharma & Dunn (1968) e Moraes & Paoli (1999) impuseram restrições ao uso do caráter sinuosidade de paredes anticlinais de células epidérmicas para fins taxonômicos.

Verificou-se que paredes anticlinais retas ocorreram em 80% dos cotilédones das espécies avaliadas e foram sinuosas em todos os eofilos. Tais dados sugerem que este fato possa estar relacionado ao menor tempo de permanência dos cotilédones na plântula, em relação aos eofilos. Acredita-se que estes, desenvolvendo sinuosidades, apresentem aumento da superfície de contato entre células, ampliando a resistência do sistema dérmico e sua eficiência na transferência de substâncias célula a célula.

Embora Scott & Smith (1998) tenham afirmado que há similaridade de forma e tamanho entre as células das duas faces da epiderme, os dados aqui obtidos mostram que a maioria das espécies apresentou apenas as células adaxiais com paredes periclinais externas convexas. A literatura relaciona esta característica à concentração de luz para o mesofilo em locais de pouca luminosidade (Larcher 2000), ambientes aos quais as plântulas encontram-se adaptadas.

O mesofilo dos cotilédones apresentou-se bastante variável, como já havia notado Smith (1983). Em seu amplo trabalho sobre a anatomia de cotilédones de espécies de Fabaceae, o autor distinguiu quatro tipos de cotilédones, colocando, nos extremos, os cotilédones foliáceos, cuja função principal é a fotossíntese, e os cotilédones carnosos, especializados no armazenamento de reservas; os dois tipos restantes apresentam-se intermediários. Os cotilédones foliáceos apresentam parênquima paliçádico e lacunoso diferenciados, porém a fotossíntese realizada por eles teria uma contribuição mínima para o crescimento da plântula. Já os cotilédones carnosos são compostos por células homogêneas de armazenamento. Analisando a distribuição dos tipos de cotilédones na família Fabaceae, o autor constatou que tribos basais apresentam os vários tipos de cotilédones, enquanto as tribos mais derivadas possuem uma ou outra forma extrema (foliáceo ou carnosos). As espécies estudadas de Caesalpinieae, tribo basal de Caesalpinioideae, ilustram a ocorrência de cotilédones foliáceos típicos, em *Peltophorum dubium* e *Pterogyne nitens* Tul., e de formas de transição, nas demais espécies. Detarieae, tribo considerada derivada na subfamília, só apresentou cotilédones carnosos, destacando-se a ocorrência de espessamentos parietais de natureza polissacarídica. De acordo com Kooiman (1960), trata-se do acúmulo de amilóides, provavelmente restrito às tribos Detarieae e Amherstieae, ao qual se atribui valor taxonômico.

Esau (1974) já observou que o mesofilo das primeiras folhas apresenta-se menos diferenciado do que o das folhas subseqüentes. Neste trabalho, os cotilédones apresentaram menor diferenciação do que os eofilos, especialmente em relação à vascularização, havendo variação relativa à presença e posição das fibras que acompanham estes feixes. A necessidade de reforço mecânico mais definido nas folhas de longa duração explica estas observações (Larcher 2000).

Comparando-se a anatomia dos eofilos de *Copaifera langsdorffii* com o registrado por Morretes (1966) para seus metafílos, notam-se variações quanto à constituição da face adaxial da epiderme (respectivamente com ou sem tricomas), tipo de feixe vascular da nervura principal (colateral nos eofilos e anficrival nos metafílos) e formação de cristais (ausentes naqueles e presentes nestes). Variações deste tipo podem registrar estruturas transitórias, ocorrentes no eofilos e ausentes na fase adulta do indivíduo, que podem ser relevantes para inferir sobre relações filogenéticas, conforme destacado por Ricardi *et al.* (1977) e Gifford & Foster (1989).

Com relação às estruturas secretoras, cumpre registrar que suas variações morfológicas e de distribuição possuem valor taxonômico nas Caesalpinioideae (Lersten & Curtis 1994, 1996). Este trabalho registrou a ocorrência de cavidades secretoras (em *Copaifera langsdorffii* e *Hymenaea stilbocarpa*), idioblastos mucilaginosos (em *Copaifera langsdorffii* e *Dimporphandra mollis* Benth.), idioblastos fenólicos (em *Bauhinia forficata*, *Hymenaea stilbocarpa*, *Peltophorum dubium*, *Pterogyne nitens* e *Senna multijuga* (Rich.) Irwin & Barn.) e idioblastos cristalíferos (em *Copaifera langsdorffii*, *Hymenaea stilbocarpa*, *Peltophorum dubium*, *Pterogyne nitens* e *Senna multijuga*). A presença de cristais de oxalato de cálcio é considerada uma característica típica da família Fabaceae (Zindler-Frank 1987). Pôde-se observar que, mesmo na sucessão foliar primária (cotilédones e primeiros eofilos), eles mostraram-se presentes, na posição considerada mais comum, ou seja, ao longo dos feixes vasculares. Com relação aos tipos de cristais encontrados, as drusas e os cristais isolados foram os mais comuns, o que corrobora dados já reportados para as Caesalpinioideae (Zindler-Frank 1987).

Também merece destaque a freqüência de idioblastos fenólicos nos órgãos estudados, que são considerados de ocorrência generalizada entre as Fabaceae (Fahn 1990). Dentre os compostos fenólicos, a ocorrência de taninos é muito comum e estes apresentam propriedades que protegem as plantas primariamente contra fungos e bactérias, sendo também importantes contra herbívoros (Swain 1979). Segundo Larcher (2000), a presença de vários compostos secundários é relevante para a proteção contra herbívoros e parasitas em folhas de longa duração.

Os resultados aqui apresentados confirmam a tendência ao aumento de complexidade estrutural dos eofilos em relação aos cotilédones, o que pode ser justificado pelas funções desempenhadas por estes últimos e por sua efemeridade na vida da planta. É importante que outros estudos sobre a heterofilia juvenil sejam realizados com um maior número de espécies da família Fabaceae, de modo a permitir a utilização desses caracteres com finalidades taxonômicas e filogenéticas.

Agradecimentos – Ao Pibic/CNPq/Universidade Estadual Paulista, pela bolsa concedida à primeira autora. Aos Assessores anônimos, pelas relevantes contribuições apresentadas à primeira versão do trabalho.

Referências bibliográficas

- BOELCKE, O. 1946. Estudio morfológico de las semillas de Leguminosas, Mimosoideas y Caesalpinioideas de interés agronómico en la Argentina. *Darwiniana* 7:240-321.
- BRASIL. 1992. Regras para análise de sementes. 2ª ed. Ministério da Agricultura. Departamento Nacional de Produção Vegetal, Brasília.
- BUKATSCH, F. 1972. Bemerkungen zur doppelfärbung Astrablau-Safranin. *Mikrokosmos* 61:255.
- COMPTON, R.H. 1912. Investigation of the seedling structure in the Leguminosae. *Journal of the Linnean Society of London Botany* 41:1-122.
- CORNER, E.J.H. 1951. The leguminous seed. *Phytomorphology* 1:117-150.
- ESAU, K. 1974. Anatomia das plantas com sementes (B.L. Morretes, trad.). Edgard Blücher, São Paulo.
- FAHN, A. 1990. *Plant anatomy*. 4th ed. Pergamon Press, Oxford.
- GARWOOD, N.C. 1995. Studies in Annonaceae. XX. Morphology and ecology of seedlings, fruits and seeds of selected Panamanian species. *Botanische Jahrbuecher fuer Systematik* 117:1-152.
- GIFFORD, E.M. & FOSTER, A.S. 1989. *Morphology and evolution of vascular plants*. 3rd ed. W.H. Freeman, New York.
- GUNN, C.R. 1984. Fruits and seeds of genera in the subfamily Mimosoideae (Fabaceae). *Technical Bulletin* 1681:1-194.
- JENSEN, W.A. 1962. *Botanical histochemistry: principle and practice*. W.H. Freeman, San Francisco.
- JOHANSEN, D.A. 1940. *Plant microtechnique*. McGraw-Hill Book, New York.
- JUDD, W.S., CAMPBELL, C.S., KELLOGG, E.A. & STEVENS, P.F. 1999. *Plant Systematics: a phylogenetic approach*. Sinauer Associates, Sunderland.
- KITAJIMA, K. 1992. Relationship between photosynthesis and thickness of cotyledons for tropical tree species. *Functional Ecology* 6:582-589.
- KOOIMAN, P. 1960. On the occurrence of amyloids in plant seeds. *Acta Botanica Neerlandica* 9:208-219.
- KOTRESHA, K. & SEETHARAM, Y.N. 1995. Epidermal studies in some species of *Bauhinia* L. (Caesalpinioideae). *Phytomorphology* 45:127-137.
- KRAUS, J.E. & ARDUIN, M. 1997. *Manual básico de métodos em Morfologia Vegetal*. Edur, Seropédica.
- LARCHER, W. 2000. *Ecofisiologia Vegetal* (C.H.B.A. Prado, trad.). RiMa Editora, São Carlos.
- LEELAVATHI, P., RAMAYYA, N. & PRABHAKAR, M. 1980. Foliar stomatal distribution patterns in Leguminosae and their taxonomic significance. *Phytomorphology* 30:195-204.
- LERSTEN, N.R. & CURTIS, J.D. 1994. Leaf anatomy in *Caesalpinia* and *Hoffmannseggia* (Leguminosae, Caesalpinioideae) with emphasis on secretory structures. *Plant Systematics and Evolution* 192:231-255.

- LERSTEN, N.R. & CURTIS, J.D. 1996. Survey of leaf anatomy, especially secretory structures, of tribe *Caesalpinieae* (Leguminosae, Caesalpinioideae). *Plant Systematics and Evolution* 200:21-39.
- LORENZI, H. 1992. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Plantarum, Nova Odessa.
- METCALFE, C.R. 1979. The leaf: general topography and ontogeny of the tissues. *In Anatomy of dicotyledons: systematic anatomy of the leaf and stem* (C.R. Metcalfe & L. Chalk, eds.). 2nd ed. Clarendon Press, Oxford, p.97-165.
- MORAES, P.L.R. & PAOLI, A.A.S. 1999. Epiderme e padrão de venação foliar de espécies de Lauraceae. *Acta Botanica Brasilica* 13:87-97.
- MORRETES, B.L. 1966. Contribuição ao estudo da anatomia das folhas de plantas do cerrado II. *Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo* 305:209-244.
- MOTT, K.A., GIBSON, A.C. & O'LEARY, J.W. 1982. The adaptive significance of amphistomatic leaves. *Plant, Cell and Environment* 5:455-460.
- NOVOTNÁ, J. 1976. Anatomical characteristics of the epidermis in some cultivars of *Brassica oleracea* L. Distribution and structure of stomata in the cotyledons. *Biologia Plantarum* 18:13-18.
- 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. 1999a. Morfo-anatomia do 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 Brasilica* 13:263-269.
- OLIVEIRA, D.M.T. & BELTRATI, C.M. 1992. Morfologia e desenvolvimento das plântulas de *Inga fagifolia* e *I. uruguensis*. *Turrialba* 42:306-313.
- PYYKKÖ, M. 1979. Morphology and anatomy of leaves from some woody plants in a humid tropical forest of Venezuelan Guyana. *Acta Botanica Fennica* 112:1-41.
- POLHILL, R.M. & RAVEN, P.H. 1981. *Advances in legume systematics* (Part 1). Crown Copyright, Kew.
- REDDY, P.K.R. & SHAH, G.L. 1979. Observations on the cotyledonary and hypocotyledonary stomata and trichomes in some Caesalpinioideae with a note on their taxonomic significance. *Feddes Repertorium* 90:239-250.
- RICARDI, M., TORRES, F., HERNÁNDEZ, C. & QUINTERO, R. 1977. Morfologia de plantulas de arboles venezolanos. I. *Revista Florestal Venezolana* 27:15-56.
- SAINT-MARTIN, M. 1984. Ontogenie des plantules et phytodermologie chez les Papilionaceae. *Gaussenia* 1:19-44.
- 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.
- SHAH, G.L. & GOPAL, B.V. 1969. Development of stomata in some Papilionaceae. *Canadian Journal of Botany* 47:387-393.
- SHAH, G.L. & GOPAL, B.V. 1971. Structure and development of stomata on the vegetative and floral organs in some members of Caesalpinioideae. *Annals of Botany* 35:745-759.
- SHARMA, G.K. & DUNN, D.B. 1968. Effect of environment on the cuticular features in *Kalanchoe fedtschenkoi*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 95:464-473.
- SMITH, D.L. 1981. Cotyledons of the Leguminosae. *In Advances in legume systematics* (R.M. Polhill & P.H. Raven, eds.). Royal Botanic Gardens, 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.
- SWAIN, T. 1979. Tannins and lignins. *In Herbivorous: their interactions with secondary plant metabolites* (G.A. Rosenthal & D.H. Janzen, eds.). Academic Press, New York, p.657-682.
- THEOBALD, W.L., KRAHULIK, J.L. & ROLLINS, R.C. 1979. Trichome description and classification. *In Anatomy of dicotyledons: systematic anatomy of the leaf and stem* (C.R. Metcalfe & L. Chalk, eds.). 2nd ed. Clarendon Press, Oxford, p.40-53.
- VALDÉS, A.B. & MATOS, Á.B. 1992. Características epidérmico-foliares en táxones cubanos de la tribu Detarieae (Leguminosae: Caesalpinioideae). *Acta Botanica Cubana* 93:1-6.
- 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.
- WATSON, R.W. 1942. The effect of cuticular hardening on the epidermal cells. *New Phytologist* 41:223-229.
- WILKINSON, H.P. 1979. The plant surface (mainly leaf). *In Anatomy of dicotyledons: systematic anatomy of the leaf and stem* (C.R. Metcalfe & L. Chalk, eds.). 2nd ed. Clarendon Press, Oxford, p.97-165.