



FLÁVIO ANTONIO ZAGOTTA VITAL

**O “COMPLEXO POLYPHYLLA” EM *Senegalia* Raf.
(LEGUMINOSAE Juss.: “CLADO MIMOSOIDEAE”):
Abordagens Morfoanatômica e Taxonômica**

LAVRAS – MG

2018

FLÁVIO ANTONIO ZAGOTTA VITAL

**O “COMPLEXO POLYPHYLLA” EM *Senegalia* Raf. (LEGUMINOSAE Juss.:
“CLADO MIMOSOIDEAE”): Abordagens Morfoanatômica e Taxonômica**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras,
como parte das exigências do Programa de Pós-
Graduação em Botânica Aplicada, área de
concentração em Botânica Aplicada, para a
obtenção do título de Doutor.

Prof^a. Dr^a. Adriana Tiemi Nakamura

Orientadora

Prof^a. Dr^a. Vanessa Terra dos Santos

Coorientadora

LAVRAS – MG

2018

Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca
Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).

Vital, Flávio Antônio Zagotta.

O “COMPLEXO POLYPHYLLA” EM Raf.
(LEGUMINOSAE Juss.: “CLADO MIMOSOIDEAE”) :
Abordagens Morfoanatômica e Taxonômica / Flávio Antônio
Zagotta Vital. - 2018.

119 p. : il.

Orientador(a): Adriana Tiemi Nakamura.

Coorientador(a): Vanessa Terra.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Lavras, 2018.

Bibliografia.

1. Fabaceae. 2. Complexo Específico. 3. Morfometria. I.
Nakamura, Adriana Tiemi. II. Terra, Vanessa. III. Título.

FLÁVIO ANTONIO ZAGOTTA VITAL

**O “COMPLEXO POLYPHYLLA” EM *Senegalia* Raf. (LEGUMINOSAE Juss.:
“CLADO MIMOSOIDEAE”): Abordagens Morfoanatômica e Taxonômica**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras,
como parte das exigências do Programa de Pós-
Graduação em Botânica Aplicada, área de
concentração em Botânica Aplicada, para a
obtenção do título de Doutor.

APROVADA em 30 de Outubro de 2018.

Dr ^a . Vanessa Terra dos Santos	UFU
Dr. Cassiano Aimberê Dorneles Welker	UFU
Dr ^a . Marines Ferreira Pires Lira	UFLA
Dr ^a . Simone de Pádua Teixeira	USP
Dr. Vidal de Freitas Mansano	JBRJ

Prof^a. Dr^a. Adriana Tiemi Nakamura
Orientadora

**LAVRAS – MG
2018**

Aos meus pais, Sílvia e Geraldo, pelo amparo e afeto concedidos
desde a minha tenra idade.

DEDICO

AGRADECIMENTOS

Ao Bom Senhor Deus, pela concessão de fé, ciência e entendimento, elementos fundamentais para que eu alcançasse meus intentos de forma clara e concisa. Agradeço a Ele pelo amparo nos momentos de atribulações, e por sempre me mostrar uma perspectiva de breve melhoria. Palavras não seriam capazes de expressar o meu contentamento em receber o auxílio na aquisição deste título.

Aos meus entes familiares, meus pais Sílvia e Geraldo, e meus irmãos Lívía e Bruno, pelo apoio, incentivo e afeto durante esta longa etapa.

Ao Mario Lúcio Fernandes Pinto, pelo grande afeto e companheirismo na etapa final deste processo. Seus diálogos compreensivos e racionais foram cruciais.

À Professora Dra. Adriana Tiemi Nakamura, por ter me acolhido durante todo o trajeto da minha pós-graduação, transmitindo seus valiosos ensinamentos profissionais e morais. Lhe agradeço imensamente por ter permanecido ao meu lado durante todos os percalços e pelos incentivos sinceros. Irei sempre guardar com carinho a convivência com a sua admirável personalidade.

À Professora Dra. Vanessa Terra dos Santos, pelos direcionamentos concedidos na delimitação deste projeto e por todos os ensinamentos taxonômicos. Agradeço também pela amizade, pelos momentos de descontração e, principalmente, pelos incentivos ao longo deste projeto.

Ao Professor Dr. Ítalo Antônio Cotta Coutinho, pelo auxílio e disponibilidade, que me proporcionaram uma visão científica crítica em pontos chave deste trabalho. Agradeço por todo conhecimento científico compartilhado.

À Dra. Ellen Cristina Dantas de Carvalho, pelo auxílio e pelo aceite desta parceria profissional.

À Professora Dra. Flávia de Freitas Coelho, agradeço pelos incentivos científicos e também pelas inúmeras oportunidades ao ingresso à docência, que contribuíram muito com a minha formação. Agradeço pela amizade que me proporcionou um imenso crescimento pessoal.

Ao Professor Dr. Manuel Losada Gavilanes, pela amizade sincera e também pelos esclarecimentos de dúvidas ao longo deste trajeto. Agradeço por todo conhecimento transmitido.

Ao Professor e Coordenador do Curso de Botânica Aplicada, Dr. Evaristo Mauro de Castro, pelo apoio incondicional para a execução desta tese. Admiro muito a sua iniciativa em ter criado este curso, que vem modificando a vida de inúmeros estudantes.

À professora Dra. Marines Ferreira Pires Lira, por todo auxílio e incentivos ao longo deste trajeto.

Ao Professor Dr. Thiago Alves Magalhães, pela credibilidade, disponibilidade e, acima de tudo, pela confiança concedida junto as turmas de docência voluntária, as quais foram cruciais para o meu desenvolvimento como docente.

À Professora Dra. Mariana Esteves Mansanares pela confiança concedida junto as disciplinas de docência voluntária.

Ao Técnico Ítalo Antônio Fernandes, pelo indispensável auxílio nas práticas laboratoriais.

A todo o corpo docente e funcionários, vinculados ao Departamento de Botânica e ao Programa de Pós-Graduação em Botânica Aplicada.

À Isabelle Mary Costa Pereira, pela amizade e afeto, e pelos indispensáveis préstimos no processamento das amostras. Serei eternamente grato.

Ao colega de doutorado Vinicius Politi Duarte, pela amizade e descontração ao longo deste árduo processo.

Ao colega de doutorado Felipe Fogaroli Correia, pela amizade e por todos os auxílios científicos proporcionados ao longo da pós-graduação.

A colega de doutorado Juliana Bueno dos Santos, pela amizade e companheirismo ao longo de todo este processo.

Ao colega de doutorado Luiz Carlos de Almeida Rodrigues, pela amizade, auxílio e exemplo de perseverança científica. Você detém uma significativa parcela da minha admiração.

Aos colegas do curso de Botânica Aplicada: Ana Carolina Oliveira Duarte, Raquel Chiavegatto, Marcio Paulo Pereira, Luciana Silva, João Paulo Rodrigues Martins, Jainae Gongalves, Ana Livia Martins Scarpa, Yasmini Da Cunha Cruz, Bethânia Silva Morais De Freitas, Graciele Lurdes Silveira e Dayanne Medrado Silva.

Aos companheiros do corpo discente do Programa de Pós-Graduação em Botânica Aplicada, pela fraternidade, momentos de descontração e pela contribuição profissional.

Ao amigo Lucas Carvalho Furtado, pela incomparável amizade e também pela cativante espontaneidade ao longo de todo este trajeto.

Ao amigo Saulo Geraldo Santana Moura Junior, pela amizade sincera e honesta. Agradeço por todos os momentos de descontração, envoltos em diálogos agradáveis e demasiadamente perspicazes.

Ao corpo de funcionários da Casa de Hospedagens Alvorada, em especial a Sra. Edna Aparecida Rezende Vilela pelo carinho, afeto e zelo ao longo deste período do doutorado.

À Universidade Federal de Lavras, em especial à Pró-Reitora de Pós-Graduação e de Pesquisa, à Biblioteca Universitária, e em especial ao Herbário ESAL, onde foram realizadas as análises morfométricas iniciais deste trabalho.

À Universidade Federal do Ceará, em especial a equipe do Laboratório de Anatomia Vegetal, onde realizei análises determinantes para a elaboração deste trabalho.

A Professora Dra. Maria Iracema Bezerra Loiola, curadora do Herbário Prisco Bezerra.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior — Brasil (CAPES) — Código de Financiamento 001.

O meu reconhecimento a todos que contribuíram, direta ou indiretamente, com a minha edificação moral e profissional. **Большое спасибо!**

“Giving me peace
Giving me strength when I'd
Almost lost it all
Catching my every fall
I still exist because you keep me safe
I found my saving grace within you (Lord)”

CAREY, M.; CROUCH, K.; JACKSON, R. e LAWRENCE, T.

RESUMO

Leguminosae é a terceira maior família de Angiospermas, incluindo aproximadamente 19.580 espécies, cuja distribuição é cosmopolita. O arranjo tradicional desta família dividida em três subfamílias não reflete o conhecimento atual das relações filogenéticas, fazendo que uma nova classificação fosse proposta. Atualmente, em Caesalpinioideae está contido o “Clado Mimosoideae”, que engloba numerosos gêneros, dentre eles, *Senegalia* Raf. O gênero *Senegalia* abrange cerca de 217 espécies distribuídas nas regiões tropicais e subtropicais do mundo. Este gênero apresenta algumas espécies de difícil delimitação taxonômica devido à sobreposição de caracteres morfológicos entre os indivíduos, formando os “complexos de espécies”. Um desses complexos é o “Complexo Polyphylla”, que é composto pelas espécies *S. giganticarpa*, *S. polyphylla*, *S. rhytidocarpa*, *S. lorentensis*, *S. kallunkiae* e *S. klugii*. Este trabalho objetiva investigar parâmetros morfológicos e anatômicos que auxiliem na segregação clara dos táxons do “Complexo Polyphylla”. Foram analisadas todas as espécies do complexo, com exceção de *S. klugii*. Para alcançar os objetivos propostos, foram realizadas: (1) análises morfométricas de aspectos vegetativos e reprodutivos; (2) averiguação da anatomia foliar, englobando o pecíolo, a raque e os foliólulos; e (3) a anatomia e histoquímica dos nectários extraflorais, presentes no pecíolo e na raque. Mediante as análises morfométricas, observamos que os caracteres relacionados às folhas foram extremamente úteis tanto na segregação quanto na hierarquização dos espécimes estudados, permitindo uma clara individualização das espécies do complexo. As análises anatômicas também foram úteis na segregação das espécies, principalmente a conformação dos feixes vasculares; presença de tricomas; conformação da raque distal; morfologia dos foliólulos; número de nervuras de menor calibre; projeção da nervura de maior calibre dos foliólulos. Os nectários extraflorais, principalmente no que tange a posição, o número e a morfologia dos mesmos no pecíolo e na raque são utilizados na delimitação taxonômica de espécies de *Senegalia*, porém, a semelhança morfoanatômica encontrada entre os integrantes do “Complexo Polyphylla” não permite uma identificação clara. Além disso, os testes histoquímicos identificaram os mesmos grupos de compostos químicos para as espécies estudadas. Portanto, apesar das análises anatômicas realizadas não segregarem taxonomicamente as espécies com clareza, as semelhanças encontradas ratificam que as espécies do “Complexo Polyphylla” são intimamente relacionadas. Concluimos que as espécies *S. giganticarpa*, *S. polyphylla*, *S. rhytidocarpa*, *S. lorentensis* são intimamente relacionadas. *Senegalia kallunkiae* apresenta padrões morfoanatômicos únicos em relação às demais espécies do “Complexo Polyphylla”, não devendo ser considerada parte deste Complexo de espécies.

Palavras-chave: Fabaceae. Complexo Específico. Morfometria. Anatomia Foliar. Nectários Extraflorais.

ABSTRACT

Leguminosae is the third largest family of angiosperms, including approximately 19,580 species with cosmopolitan distribution. The traditional arrangement of this family divided into three subfamilies does not reflect the current knowledge of phylogenetic relationships and a new classification was proposed in 2017. Currently in Caesalpinioideae is the "Mimosoideae Clade", which includes *Senegalia* Raf. with about 217 species distributed in the tropical and subtropical regions of the world. This genus presents some species of difficult taxonomic delimitation due to the overlap of morphological characters between the individuals, creating the "species complexes". One of these complexes is the "Polyphylla Complex", which is composed of the species *S. giganticarpa*, *S. polyphylla*, *S. rhytidocarpa*, *S. lorentensis*, *S. kallunkiae* and *S. klugii*. This work aims to investigate morphological and anatomical parameters that may be useful in the differentiating of this complex. All species cited before were analyzed, with exception of *S. klugii*. To achieve the proposed aims were accomplished: (1) morphometric analyzes of vegetative and reproductive characteristics; (2) investigation of the foliar anatomy, including the petiole, rachis and leaflets; and (3) the anatomy and histochemistry of extrafloral nectaries on the petiole and rachis. Through the morphometric analysis, we observed that the leaf-related characters were extremely useful both in the segregation and hierarchization of the studied specimens, allowing a clear individualization of the species of the complex. The anatomical analyzes were also useful in the segregation of the species, mainly the conformation of the vascular bundles; presence of trichomes; conformation of the distal rachis; leaflet morphology; number of smaller caliber veins; projection of the largest caliber vein of leaflets. The extrafloral nectaries mainly in relation to the position, number and morphology of it in the petiole and rachis are used in the taxonomic delimitation of *Senegalia* species; however, the morphoanatomic similarity found among the members of the "Polyphylla Complex" does not allow a clear identification. In addition, histochemical tests identified the same groups of chemical compounds for the species studied. Therefore, although the anatomical analyzes carried out do not clearly segregate taxonomically the species, the similarities found confirm that the species of the "Polyphylla Complex" are closely related. We conclude that the species *S. giganticarpa*, *S. polyphylla*, *S. rhytidocarpa* and *S. lorentensis* are closely related. *Senegalia kallunkiae* presents unique morphoanatomic patterns in relation to the other species of the "Polyphylla Complex" and should not be considered part of this Complex of species.

Keywords: Fabaceae. Specific Complex. Morphometry. Foliar Anatomy. Extrafloral Nectaries.

LISTA DE FIGURAS

PRIMEIRA PARTE

- Figura 1 – Clado de *Senegalia* Raf. que contém o “Complexo Polyphylla” (*). Árvore de topologia RaxML baseada na análise combinada de ITS, *rpcL*, *matK*, *trnL*, *psbA*. Porcentagens de bootstrap são mostradas acima (Adaptado de TERRA et al., 2017). *Senegalia kluggi* não foi amostrada neste trabalho..... 22

ARTIGO 1

- Figura 1 - Principais características diagnósticas das espécies do “Complexo Polyphylla”. *Senegalia gigantocarpa* (G.P. Lewis) Seigler e Ebinger. Ramo (A). Nectário peciolar (B). Foliólulo (C) [Terra, V. 478]. *Senegalia kallunkiae* (Grimes e Barneby) Seigler e Ebinger. Foliólulo mediano (D) e distal (E) [A.F. Venâncio e F. Esteves 09]. *Senegalia lorentensis* (J.F. Macbr.) Seigler e Ebinger. Ramo (F). Nectário peciolar (G). Foliólulo (H) [V. Terra e I.A.C. Coutinho 669]. *Senegalia polyphylla* (DC.) Britton e Rose. Ramo (I). Nectário peciolar (J). Foliólulo (K) [Terra, V. 478]. *Senegalia rhytidocarpa* (L. Rico) Seigler e Ebinger. Foliólulo (L) [C.A.C. Ferreira 10593]..... 44
- Figura 2 - Análise de componentes principais (PCA) com a vortização de caracteres morfológicos, utilizados para as espécies do “Complexo Polyphylla” e o grupo externo (*S. langsдорffii* e *S. lasiophylla*). Legenda de acordo com a Tab 3..... 47
- Figura 3 - Análise de componentes principais (PCA) de caracteres morfológicos. Legenda de acordo com a Tab 2..... 48
- Figura 4 - Análise Hierárquica de Agrupamento (Two-Way Cluster). Caracteres morfológicos (dendrograma vertical) (Tab 2). Espécimes (dendrograma horizontal a esquerda). LEGENDA: Presença (valor qualitativo) ou maior valor (quantitativo) (■); Ausência (valor qualitativo) ou menor valor (quantitativo) (□); *S. lasiophylla* (la); *S. langsдорffii* (lg); *S. kallunkiae* (ka); *S. rhytidocarpa* (rh); *S. polyphylla* (po); *S. lorentensis* (lo); *S. gigantocarpa* (gi)..... 50

ARTIGO 2

- Figura 1 - Seções transversais do pecíolo das espécies do “Complexo Polyphylla”. (A) *S. lorentensis*: tricoma tector unicelular. (B) *S. polyphylla*: tricoma tector multicelular. (C) *S. polyphylla*: tricoma glandular. (D) *S. gigantocarpa*: epiderme unisseriada e presença de idioblastos fenólicos no córtex. Aspecto geral do pecíolo antes do NEF em (E) *S. gigantocarpa*, (F) *S. kallunkiae* e (G) *S. polyphylla*. (H) *S. lorentensis*: pecíolo após o nectário extrafloral. LEGENDA: Asterisco Branco: Feixes Acessórios. BARRAS DE ESCALA: 20 µm (A; C); 25 µm (D); 200 µm (B); 250 µm (F; G; H); 300 µm (E)..... 67
- Figura 2 - Diagramas esquemáticos das seções transversais do pecíolo para o “Complexo Polyphylla”, após o NEF. (A) *S. gigantocarpa*; (B) *S. rhytidocarpa*; (C) *S. polyphylla*; (D) *S. lorentensis*. LEGENDA: Asterisco Branco: Feixe Acessório; Área cheia: Fibras; Área pontilhada: Floema; Área listrada: Xilema; Área branca: parênquima. BARRAS DE ESCALA: 250 µm (B; C); 500 µm (A; D)..... 68

- Figura 3 – Seções transversais da raque das espécies do “Complexo Polyphylla”. A-D: Raque proximal. E-F: Raque distal. (A) *S. giganticarpa*, evidenciando dois feixes adicionais no sistema vascular central. (B) *S. kallunkiae*. (C) *S. polyphylla* com um terceiro feixe acessório. (D) *S. rhytidocarpa*. (E) *S. kallunkiae*. (F) *S. polyphylla*, notar feixe acessório único. LEGENDA: Asterisco Branco: Feixe Acessório (FA); Círculo preto: Feixes adicionais. BARRAS DE ESCALA: 100 µm (F; G); 250 µm (A; B; C; D; E)..... 70
- Figura 4 - Aspectos morfológicos e anatômicos dos foliólulos do “Complexo Polyphylla”. (A) Foliólulo ovado-lanceolado em *S. rhytidocarpa*, e (B) rômbico-obovado em *S. kallunkiae*. Face adaxial da epiderme em (C) *S. loretensis* com estômatos paracíticos e paredes de sinuosas a angulares. (D) *S. loretensis*, com estômatos paracíticos e células tendendo a retangulares. (E) *S. polyphylla*, face abaxial com tricoma unicelular. (F) *S. polyphylla* evidenciando venação com aréolas reticuladas aleatórias, com a última marginal fechada (◆) e aberta (◇). (G) *S. kallunkiae* evidenciando tricomas na margem dos foliólulos. Número de nervura em (H) *S. loretensis*, (I) *S. giganticarpa* e (J) *S. kallunkiae*. (K) *S. rhytidocarpa* com elementos traqueoidais alargados (▲). (L) *S. polyphylla* apresentando células de menor diâmetro (Δ). LEGENDA: + branca: nervuras de menor calibre; + preta: nervura de maior calibre. BARRAS DE ESCALA: 20 µm (D); 40 µm (C); 50 µm (F, G); 80 µm (E); 100 µm (K, L); 125 µm (H, I, J); 500 µm (A, B, E). 72
- Figura 5 - Seções transversais dos foliólulos do “Complexo Polyphylla”. (A) *S. kallunkiae*, interrupção do parênquima paliçádico (seta preta) e mesofilo paravenal (estrela preta). (B) *S. giganticarpa*, projeção da nervura de maior calibre para a face adaxial. (C) *S. rhytidocarpa*, projeção da nervura de maior calibre para a face abaxial. (D) *S. rhytidocarpa*, evidenciando a nervura de menor calibre, mesofilo paravenal (estrela preta) e estômato (seta branca). (E) *S. loretensis*, epiderme da face abaxial evidenciando o mesofilo paravenal (estrela preta) e estômato (seta branca). BARRAS DE ESCALAS: 50 µm (A, B, C, D); 10 µm (E)..... 74
- ARTIGO 3
- Figura 1 – Nectários extraflorais (NEF) na folha do “Complexo Polyphylla”. (A) *S. polyphylla*. (B) *S. kallunkiae*. LEGENDA: Triângulo branco = NEF do pecíolo; Triângulo preto = NEF da raque. BARRA DE ESCALA: 4 cm..... 96
- Figura 2 - Seção transversal de NEFs do “Complexo Polyphylla”, em *Senegalia* Raf. (A) Raque de *S. giganticarpa*, com nectário cupuliforme longo-estipitado. (B) Pecíolo de *S. polyphylla*, com nectário pateliforme estipitado. (C) Pecíolo de *S. kallunkiae*, com nectário oval séssil. (D) *S. polyphylla*, evidenciando a epiderme secretora (Es; Estrela) e o parênquima secretor (Ps). (E) *S. polyphylla*, epiderme secretora (Estrela). (F) Pecíolo de *S. giganticarpa*, quatro feixes acessórios irrigando o nectário. (G) Pecíolo de *S. polyphylla*, dois feixes acessórios irrigando o nectário. LEGENDA: Ps = Parênquima secretor; Es = Epiderme secretora; Seta branca = Parênquima subnectárfifero; Asterisco = feixes acessórios. BARRA DE ESCALAS: 500 (B; F; G); 250 µm (C); 200 µm (D); 150 µm (A); 20 µm (E)..... 98

Figura 3 – Testes histoquímicos nos nectários extraflorais peciolares do “Complexo Polyphylla”, de *Senegalia* Raf. (A, B) *S. loretensis*, Sudan IV para compostos lipídicos. (C, D) *S. loretensis*, Sudan Black indicando positivo na epiderme e parênquima nectarífero, respectivamente. (E, F, G) *S. gigantecarpa*, Cloreto Férrico indicando compostos fenólicos, aspecto geral; na lateral do nectário; e na epiderme não-secretora. (H, I, J) *S. polyphylla*, PAS para carboidratos (K, L) *S. polyphylla*, Vermelho de Rutênio para pectinas; positivo na parede do parênquima secretor. (M, N) *S. polyphylla*, Xilidine Ponceau para proteínas, verificar positivo na epiderme e parênquima nectarífero. BARRA DE ESCALAS: 100 μm (A; E; H; K; M); 50 μm (F); 25 μm (G); 5 μm (B; C; D; I; J; N)..... 102

LISTA DE TABELAS

PRIMEIRA PARTE

Tabela 1 –	Histórico nomenclatural dos táxons integrantes do “Complexo Polyphylla”, <i>Senegalia</i> Raf.....	23
ARTIGO 1		
Tabela 1 -	Espécimes incluídos no estudo morfométrico.....	39
Tabela 2 -	Características vegetativas e reprodutivas utilizadas na análise morfométrica.....	41
Tabela 3 -	Cargas de fator nos dois primeiros eixos componentes para caracteres quantitativos e qualitativos utilizados na análise de componentes principais (PCA). A variância explicada é mostrada para cada eixo, com os valores significativos (>+0.7 e <-0.7) em negrito.....	46
ARTIGO 2		
Tabela 1 –	Tabela comparativa das espécies do “Complexo Polyphylla”.....	75
ARTIGO 3		
Tabela 1 –	Características Morfoanatômica dos Nectários Extraflorais das espécies do “Complexo Polyphylla”, <i>Senegalia</i> Raf.....	99
Tabela 2 -	Caracterização histoquímica da região secretora dos nectários extraflorais em espécies do “Complexo Polyphylla”, <i>Senegalia</i> Raf.....	101

SUMÁRIO

	PRIMEIRA PARTE.....	17
1	INTRODUÇÃO.....	18
2	REFERENCIAL TEÓRICO.....	21
2.1	O “Complexo Polyphylla” em <i>Senegalia</i> Raf.....	21
2.2	Caracteres morfoanatômicos foliares e sua utilização na taxonomia.....	24
2.3	Nectários extraflorais e seu potencial taxonômico.....	24
	REFERÊNCIAS.....	26
	SEGUNDA PARTE – ARTIGOS.....	33
	ARTIGO 1 ANÁLISE MORFOMÉTRICA DO “COMPLEXO POLYPHYLLA” EM <i>Senegalia</i> Raf. (LEGUMINOSAE Juss.: “CLADO MIMOSOIDEAE”)	34
1	INTRODUÇÃO.....	37
2	MATERIAL E MÉTODOS.....	39
2.1	Material Botânico.....	39
2.1	Caracteres Morfológicos.....	40
2.3	Análises Estatísticas.....	41
3	RESULTADOS.....	43
3.1	Chave Para a Identificação das Espécies de <i>Senegalia</i> Raf. Integrantes do “Complexo Polyphylla”.....	43
3.2	Análise Morfométricas.....	44
3.2.1	Análise de Componentes Principais (PCA).....	44
3.2.1	Análise Hierárquica de Agrupamento (Two-Way Cluster).....	48
3.2.3	Procedimento de Permutação de Múltipla Resposta (MRPP).....	50
4	DISCUSSÃO.....	51
	REFERÊNCIAS.....	55
	ARTIGO 2 ANATOMIA FOLIAR COMPARADA DO “COMPLEXO POLYPHYLLA”, EM <i>Senegalia</i> Raf. (LEGUMINOSAE Juss.: “CLADO MIMOSOIDEAE”): Uma Abordagem Taxonômica.....	59
1	INTRODUÇÃO.....	62
2	MATERIAL E MÉTODOS.....	64
2.1	Obtenção do Material Botânico.....	64
2.2	Análise Anatômica.....	64
3	RESULTADOS.....	66
3.1	Descrição Anatômica do Pecíolo e da Raque.....	66
3.2	Descrição dos Foliólulos.....	70
4	DISCUSSÃO.....	76
	REFERÊNCIAS.....	81
	ARTIGO 3 CARACTERIZAÇÃO MORFOANATÔMICA DOS NECTÁRIOS EXTRAFLORAIS DO “COMPLEXO POLYPHYLLA” EM <i>Senegalia</i> Raf. (LEGUMINOSAE Juss.: “CLADO MIMOSOIDEAE”): Implicações Taxonômicas.....	89
1	INTRODUÇÃO.....	92
2	MATERIAL E MÉTODOS.....	94
2.1	Análise Anatômica.....	94

2.2	Análises Histoquímicas dos Nectários Extraflorais.....	95
3	RESULTADOS.....	96
3.1	Descrição Morfoanatômica dos Nectários Extraflorais.....	96
3.2	Substância química natural de secreção.....	100
4	DISCUSSÃO.....	103
	REFERÊNCIAS.....	108
	TERCEIRA PARTE.....	115
	CONCLUSÕES FINAIS.....	116
	APÊNDICES.....	117

PRIMEIRA PARTE

1 INTRODUÇÃO

Leguminosae Jussieu (=Fabaceae Lindley) é a terceira maior família de Angiospermas, incluindo aproximadamente 766 gêneros e 19.580 espécies (STEVENS, 2017). Está distribuída de forma cosmopolita no globo terrestre, excetuando a Antártida, fazendo com que este grupo seja um importante componente ecológico dos mais diversos biomas (SCHRIRE et al., 2005; LEWIS e RICO-ARCE, 2005; LPWG, 2017). O monofiletismo desta família nunca foi questionado em termos morfológicos, e em todas as análises filogenéticas moleculares, independentemente da amostragem dos táxons ou genes, esta monofilia se reforça (WOJCIECHOWSKI et al., 2004; JUDD e OLMSTEAD, 2004; LPWG, 2013, 2017; /et al., 2012; LEWIS et al., 2013). No Brasil, Leguminosae é a família que possui o maior número de espécies, cerca de 2.848 espécies, distribuídas em 222 gêneros (LIMA et al., 2015).

Leguminosae é tradicionalmente dividida em três subfamílias: Papilionoideae DC., Caesalpinioideae DC. e Mimosoideae DC. (LEWIS et al., 2013; APG IV, 2016), entretanto, este arranjo não reflete o conhecimento atual das relações filogenéticas na família (LPWG, 2017). O LPWG (Grupo da filogenia de Leguminosae) publicou uma nova classificação em 2017, propondo um arranjo em seis subfamílias: Cercidoideae LPWG; Detarioideae Burmeister; Duparquetioideae LPWG; Dialioideae LPWG; Papilionoideae DC. e Caesalpinioideae DC. (“Clado Mimosoideae-Caesalpinieae-Cassieae” ou “Clado MCC”); sendo que esta nova configuração apresenta forte suporte molecular (LPWG, 2017).

O “Clado MCC” inclui o “Clado Mimosoideae”, que engloba numerosos gêneros, sendo os principais, em número de espécies: *Acacia* Mill.; *Mimosa* L.; *Inga* Mill.; *Vachellia* Wight e Arn.; *Calliandra* Benth.; *Senegalia* Raf.; *Abarema* Pittier; *Prosopis* L. e *Pithecellobium* Mart. (LPWG, 2017; STEVENS, 2017). Uma das desvantagens da adoção do novo sistema de classificação de Leguminosae é abandonar a conhecida subfamília Mimosoideae, havendo a necessidade de uma nova classificação de tribos para este clado (MANZANILLA e BRUNEAU, 2012; LPWG, 2017).

A antiga tribo Acacieae por um longo período deteve apenas o gênero *Acacia* Mill. *s.l.* (VASSAL, 1972; SEIGLER et al., 2006). Este grupo taxonômico possui uma história nomenclatural complexa (MASLIN et al., 2003; LUCKOW et al., 2003; LEWIS et al., 2005; MILLER et al., 2012; TERRA e GARCIA, 2014; SEIGLER et al., 2017). Recentemente, estudos filogenéticos classificam *Acacia s.l.* como um grupo polifilético (LUCKOW et al., 2003; SEIGLER et al., 2006; KYALANGALILWA et al., 2011; MILLER et al., 2017; SEIGLER et al., 2017), e as diferenças morfológicas e moleculares sugerem que este gênero seja

segmentado em pelo menos sete outros gêneros: (1) *Senegalia* Raf. (= *Acacia* subg. *Aculeiferum* s.s.); (2) *Mariosousa* Seigler e Ebinger (= *Acacia* subg. *Aculeiferum* sect. Filicinae); (3) *Vachellia* Wight e Arn. (= *Acacia* subg. *Acacia*); (4) *Acacia* Mill. s.s. (*Acacia* subg. *Phyllodinae*); (5) *Acaciella* (= *Acacia* subg. *Aculeiferum* “coulteri group”); *Pseudosenegalia* Seigler e Ebinger e *Parasenegalia* Seigler e Ebinger.

Senegalia foi originalmente descrita por Rafinesque (1838), com base na espécie *Senegalia triacantha* Raf., um nome ilegítimo (SEIGLER et al., 2006), baseado em *Mimosa senegal* L., atualmente combinado para *Senegalia senegal* (L.) Britton (BRITTON e WILSON, 1930). O gênero *Senegalia* abrange cerca de 217 espécies, distribuídas nas regiões tropicais e subtropicais do mundo (BARROS e MORIM, 2014; EBINGER, 2017). Aproximadamente 93 espécies ocorrem nas Américas, 68 na África, 45 na Ásia e duas na Austrália (SEIGLER et al., 2006; MASLIN, 2008; TERRA e GARCIA, 2016; SEIGLER e EBINGER, 2017).

Morfológicamente, *Senegalia* pode ser caracterizada como árvores, arbustos ou lianas, com acúleos nos ramos e sem a presença de estípulas transformadas em espinhos, pecíolos com nectários extraflorais e com filódios ausentes, folhas bipinadas podendo conter nectários em porções da raque, inflorescências globosas ou paniculadas, ovários com disco nectarífero na base, grãos de pólen columelados, porados, dispostos em políades com 16 grãos (SEIGLER e EBINGER, 2017; VILLARREAL-QUINTANILLA et al., 2018).

Em *Senegalia*, existem algumas espécies de difícil delimitação taxonômica devido a sobreposição de características morfológicas entre os indivíduos (TERRA, 2014), e esses grupos de espécies formam os chamados “complexos de espécies”. O termo complexo de espécies foi descrito por Fabricius (1780) como sendo um grupo de espécies intimamente relacionadas cuja caracterização específica é muito tênue devido a inúmeras semelhanças (SIGOVINI et al., 2016). Em *Senegalia*, são identificados cinco complexos de espécies, sendo eles: “Complexo Amazonica”, “Complexo Tenuifolia” e “Complexo Martiusiana”, “Complexo Polyphylla” e “Complexo Burkei” (TERRA, 2014; HAHN, 2016).

O “Complexo Polyphylla” recebeu este nome devido a semelhança morfológica que os indivíduos que o compõem possuem com *Senegalia polyphylla* (DC.) Britton e Rose (QUEIROZ, 2009; TERRA, 2014; TERRA et al., 2017). A referida espécie é relatada como detentora de grande plasticidade fenotípica, principalmente em relação ao tamanho dos foliólulos, o que dificulta a sua delimitação (QUEIROZ, 2009; BARROS e MORIM, 2014; TERRA, 2014; TERRA et al., 2017). O “Complexo Polyphylla” é composto pelas antigas variedades de *Acacia polyphylla* DC.: *S. giganticarpa* (G.P. Lewis) Seigler e Ebinger, *S. polyphylla* e *S. rhytidocarpa* (L. Rico) Seigler e Ebinger (LEWIS, 1996; SEIGLER et al., 2006;

RICO-ARCE, 2007;); *S. lorentensis* (J.F. Macbr.) Seigler e Ebinger, *S. kallunkiae* (Grimes e Barneby) Seigler e Ebinger e *S. klugii* (Standley ex J. F. Macbride) Seigler e Ebinger (RICO-ARCE, 2006; TERRA, 2014; TERRA et al., 2017).

Os estudos de morfologia e anatomia foliar aplicados à taxonomia têm demonstrado o valor dos caracteres foliares como ferramenta para a taxonomia, os quais são úteis na resolução de problemas taxonômicos em diversas famílias botânicas (DIANNE et al., 2003; ANDRÉS-HERNÁNDEZ e TERRAZAS, 2006; ARAÚJO et al., 2010). Os dados anatômicos podem ser utilizados para indicar tendências evolutivas e relações filogenéticas entre os táxons (METCALFE e CHALK, 1979). Em Leguminosae, caracteres anatômicos e micromorfológicos com significados taxonômicos têm sido estudados em *Vigna* (OKWUCHUKWU e UWABUKEONYE, 2017), *Chamaecrista* (NEMOTO et al., 2016; COUTINHO et al., 2016), *Acacia* (MACHADO et al., 2016), *Rhynchosia* (VARGAS et al., 2015) e *Senegalia* (GONZALEZ e MARAZZI, 2018).

Mediante os aspectos relatados acerca da tênue delimitação de espécies pertencentes ao “Complexo Polyphylla”, este trabalho tem como objetivo buscar caracteres morfológicos e anatômicos úteis na diagnose das espécies. Para tanto, esta tese é dividida em três capítulos, cujos objetivos específicos são: (1) análise dos parâmetros morfológicos vegetativos e reprodutivos; e (2) análise anatômica foliar e (3) descrição anatômica e histoquímica dos nectários extraflorais.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 O “Complexo Polyphylla” em *Senegalia* Raf.

O termo complexo de espécies foi primeiramente mencionado por Fabricius (1780). Pode ser compreendido como espécies intimamente relacionadas cuja caracterização específica é muito tênue devido a semelhanças fenotípicas (SIGOVINI et al., 2016), podendo haver um isolamento reprodutivo completo ou incompleto, necessitando de uma revisão taxonômica crítica na sua delimitação (MAYR, 1940; SIMPSON, 2006). As folhas e as estruturas reprodutivas são altamente variáveis, mesmo dentro de uma população, o que leva a uma profusão de descrições de novas espécies com base em variantes individuais (DOROSZEWSKA, 1974). Neste contexto, a distinção entre espécies é difícil, como evidenciado pelas inúmeras sinonímias (DOROSZEWSKA, 1974). Os estudos moleculares têm identificado notavelmente um número crescente de complexos de espécies (KNOWLTON, 2000; PFENNINGER e SCHWENK, 2007).

Senegalia apresenta espécies de difícil delimitação, dentre elas podemos citar *Senegalia polyphylla* (DC.) Britton e Rose (RICO-ARCE, 2006; QUEIROZ, 2009; TERRA, 2014; TERRA et al., 2017), devido a grande plasticidade fenotípica, principalmente em relação ao tamanho dos foliólulos, (QUEIROZ, 2009; BARROS e MORIM, 2014).

Senegalia polyphylla apresenta uma grande afinidade morfológica com *Senegalia giganticarpa* (G.P. Lewis) Seigler e Ebinger, *Senegalia rhytidocarpa* (L. Rico) Seigler e Ebinger, *Senegalia lorentensis* (J.F. Macbr.) Seigler e Ebinger, *Senegalia klugii* (Standl. ex J.F. Macbr.) Seigler e Ebinger e *Senegalia kallunkiae* (Grimes e Barneby) Seigler e Ebinger. Devido a ocorrência de similaridades como a posição e forma dos nectários extraflorais, números de pares de pinas, forma dos foliólulos, morfologia do cálice e da corola, dentre outras, autores como Queiroz (2009) e Terra et al. (2017) intitularam esse agrupamento de espécies de “Complexo Polyphylla”.

Um dos fatores que reflete a similaridade morfológica entre as espécies do “Complexo Polyphylla” pode estar relacionado ao passado nomenclatural dessas espécies, principalmente entre *S. polyphylla*, *S. giganticarpa* e *S. rhytidocarpa*, espécies que eram tratadas como subespécies de *Acacia polyphylla* DC. (Tab 1) (RICO-ARCE, 2006; SEIGLER et al., 2006). Além disso, Terra et al. (2017) identificaram um intrínseco relacionamento filogenético entre as espécies integrantes do “Complexo Polyphylla”, todas estando alocadas em um pequeno clado com outras espécies não pertencentes ao Complexo Polyphylla (Fig. 1).

Figura 1 – Clado de *Senegalia* Raf. que contém o “Complexo Polyphylla” (*). Árvore de topologia RaxML baseada na análise combinada de ITS, *rplC*, *matK*, *trnL*, *psbA*. Porcentagens de bootstrap são mostradas acima (Adaptado de TERRA et al., 2017). *Senegalia kluggi* não foi amostrada neste trabalho.



Fonte: Do autor (Adaptado de TERRA et al., 2017).

Tabela 1 – Histórico nomenclatural dos táxons integrantes do “Complexo Polyphylla”, *Senegalia* Raf.

DC. (1813)	Britton e Rose (1928)	Britton e Killip (1936)	J.F. Macbr (1943)	Grimes e Barneby (1985)	G.P. Lewis (1996)	Rico-Arce (2006)	Seigler e Ebinger (2006)*
					<i>Acacia polyphylla</i> var. <i>giganticarpa</i>		<i>S. giganticarpa</i>
				<i>Acacia kallunkiae</i>			<i>S. kallunkiae</i>
			<i>Acacia klugii</i>				<i>S. klugii</i>
			<i>Acacia loretensis</i>				<i>S. loretensis</i>
<i>Acacia ''''''</i>	<i>Senegalia glomerosa</i>	<i>Senegalia polyphylla</i>	<i>Acacia ''''''</i>		<i>Acacia polyphylla</i> var. <i>polyphylla</i>		<i>S. polyphylla</i>
						<i>Acacia polyphylla</i> var. <i>rhytidocarpa</i>	<i>S. rhytidocarpa</i>

*Seigler e Ebinger (2006) – Tratamento taxonômico atual adotado neste trabalho.

Fonte: Do autor.

2.2 Caracteres morfoanatômicos foliares e sua utilização na taxonomia

A anatomia foliar de Leguminosae tem sido utilizada como um importante parâmetro na identificação das espécies, contribuindo com novas delimitações taxonômicas em dados filogenéticos (METCALFE e CHALK, 1950; LERSTEN e CURTIS, 1995; TEIXEIRA et al., 2000; TEIXEIRA e GABRIELLI, 2000; FORTUNA-PEREZ et al., 2012; COUTINHO et al., 2013; VARGAS et al., 2015). Aliado a isso, indivíduos estéreis podem ser bastante difíceis de serem identificados a nível específico, e os caracteres morfoanatômicos provaram ser úteis como uma ferramenta adicional para taxonomia de Leguminosae (METCALFE e CHALK, 1950; LUCKOW, 2002; ARAMBARRI et al., 2006).

Alguns desses estudos enfocaram a diversidade de caracteres específicos na anatomia foliar, tais como: a disposição de feixes vasculares; anatomia do limbo; tipos de estômatos e tricomas; e foram capazes de fazer contribuições significativas na classificação sistemática das leguminosas (METCALFE e CHALK, 1950; LACKEY, 1978; DEVECCHI et al., 2014). As folhas de *Senegalia* apresentam características morfológicas importantes (SEIGLER et al., 2006; TERRA, 2014; TERRA e GARCIA, 2016) que podem revelar importantes parâmetros anatômicos, complementando os estudos taxonômicos do grupo.

2.3 Nectários extraflorais e seu potencial taxonômico

Nectários são estruturas secretoras de néctar, uma solução que pode conter sacarose, glicose, frutose, mucilagens, proteínas e ácidos orgânicos (FAHN, 1979; 1988). São distintos entre nectários extraflorais (NEF) e florais, considerando apenas a posição dessas estruturas no corpo vegetal (CASPARY, 1848).

Os nectários extraflorais (NEF) ocorrem em espécies de mais de 100 famílias de Angiospermas e algumas samambaias (WEBER e KEELER, 2013) distribuídas em ampla faixa de ecossistemas tropicais, subtropicais e temperados (RICO-GRAY e OLIVEIRA, 2007; ARANDA-RICKERT et al., 2014). Em Leguminosae, os nectários extraflorais podem ser considerados ancestrais em relação aos nectários florais (FREY-WYSSLING, 1933; ZIMMERMANN, 1932), especialmente nos trópicos (OLIVEIRA e FREITAS, 2004; GHOSH et al., 2015; MACHADO et al., 2008).

Leguminosae é a família com o maior número de espécies portadoras de NEF, ocorrendo em 1.049 espécies desta família (MELO et al., 2010) e apresentando uma grande diversidade morfológica destes (MARAZZI et al., 2012). Os nectários extraflorais provavelmente

desempenharam um papel evolutivo fundamental na diversificação de alguns clados de Leguminosae (MARAZZI e SANDERSON, 2010; WEBER e KEELER, 2013), fato que ratifica a importância taxonômica desta estrutura na família. Em Leguminosae a morfologia dos nectários extraflorais é altamente variável, sendo os nectários estipitados frequentemente encontrados nas raques das folhas de suas espécies (MACHADO et al., 2008).

Os NEF são encontrados em uma variedade de partes aéreas, tais como folhas, flores e frutos, onde a proteção contra danos causados pela herbivoria e predação é mais necessária (BENTLEY, 1977; MCKEY, 1989).

Em Leguminosae, diversos estudos foram realizados utilizando os NEF em análises taxonômicas em Caesalpinoideae, incluindo o “Clado Mimosoideae” (PASCAL et al., 2000; RICO e BACHMAN, 2006; MELO et al., 2010; COUTINHO et al., 2012; MARAZZI et al., 2013; GONZALES e MARAZZI, 2018). No “Clado Mimosoideae”, 44 dos 60 gêneros possuem NEF, localizados na base do pecíolo e nas raques (PASCAL et al., 2000; MCKEY, 1989). Eles são mais difundidos em *Acacia* s.l. e *Inga* Mill. ambas consideradas linhagens derivadas dentro deste Clado (PASCAL et al., 2000) e sendo menos frequentes nas linhagens mais basais (ELIAS, 1981a; LEWIS e ELIAS, 1981; RICO-ARCE e BACHMAN, 2006). A morfologia e a distribuição dos NEF são úteis para a delimitação taxonômica de espécies de *Acacia* s.l. incluindo *Senegalia* s.s. (BHATTACHARYYA e MAHESHWARI, 1970; MELO et al., 2010).

REFERÊNCIAS

- ANDRÉS-HERNÁNDEZ, R. e TERRAZAS, T. Anatomía foliar y del pecíolo de espécies del género *Rhus* s. str. (Anacardiaceae). **Boletim of Society of Botany of Mexico**. 78: 95-10. 2006.
- ARAÚJO, S.A.; AZEVEDO, A.A.; SILVA, L.C. e MEIRA, R.M.S.A. Leaf anatomy as an additional taxonomy tool for 16 species of Malpighiaceae found in Cerrado area (Brasil). **Plant Systematic Evolution**. 286: 117-131. 2010.
- APG (ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP) IV. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **The Botanical Journal of the Linnean Society**. 161: 105–121. 2016.
- ARAMBARRI, A. N.; FREIRE, S. E.; COLARES, M. N.; BAYÓN, N. D.; NOVOA, M. C. e MONRI, C. Leaf anatomy of medicinal shrubs and trees from gallery forests of the paranaense province (Argentina): part 1. **Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica**. 41 (3-4): 233-268. 2006.
- ARANDA-RICKERT, A.; DIEZ, P. e MARAZZI, M. Extrafloral nectar fuels ant life in deserts. **AoB Plants**. 6: 1–14. 2014.
- BARROS, M.J.F. e MORIM, M.P. *Senegalia* (Leguminosae, Mimosoideae) from the Atlantic Domain, Brazil. **Systematic Botany**. 39: 452-477. 2014.
- BENTLEY, L. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious body-guards. **Annual Review of Ecology and Systematics**. 8: 407–427. 1977.
- BHATTACHARYYA, B. e MAHESHWARI J.K. Studies on extrafloral nectaries of the Leguminosae. **Proceedings of the Indian Natural Science Academy**. 37: 11-30. 1970.
- BRITTON, N. L. e E. P. KILLIP. Mimosaceae and Caesalpiniaceae of Colombia. **Annals of the New York Academy of Science**. 35: 101-208. 1936.
- BRITTON, N.L. e WILSON, P. Scientific survey of Porto Rico and the Virgin Islands. Supplement to descriptive flora. **New York Academy of Science**. 6: 523–575. 1930.
- BRITTON, N.L. e ROSE, J.N. **North American flora**. New York Botanical Gardens: New York. 23: 1-194. 1928.
- BELLO, M.A.; RUDALL, P.J. e HAWKINS, J.A. Combined phylogenetic analyses reveal interfamilial relationships and patterns of floral evolution in the eudicot order Fabales. **Cladistics**. 28: 393–421. 2012.
- CASPARY, R. DE. 1848. De Nectariis. Elberfeld. In: FAHN, A. Secretory tissues in vascular plants. **New Phytologist**. 108: 229-257. 1988.

COUTINHO, Í.A.C.; FRANCINO, D.M.T.; AZEVEDO, A.A. e MEIRA, R.M.S.A. Anatomy of the extrafloral nectaries in species of *Chamaecrista* section *Absus* subsection *Baseophyllum* (Leguminosae, Caesalpinioideae). **Flora**. 207: 427-435. 2012.

COUTINHO Í.A.C., FRANCINO D.M.T. e MEIRA R.M.S.A. Leaf anatomical studies of *Chamaecrista* subsect. *Baseophyllum* (Leguminosae, Caesalpinioideae): new evidence for the up-ranking of the varieties to the species level. **Plant Systematic Evolution**. 299: 1709-1720. 2013.

COUTINHO, Í.A.C. e MEIRA, R.M.S.A. Structural diversity of extrafloral nectaries in *Chamaecrista* sect. *Apoucouita*. **Botany**. 93: 379-388. 2015.

COUTINHO, I.A.C.; RANDO, J. GASTALEDELLO; CONCEIÇÃO, A.S. e MEIRA, R.M.S.A. A study of the morphoanatomical characters of the leaves of *Chamaecrista* (L.) Moench sect. *Apoucouita* (Leguminosae-Caesalpinioideae). **Acta Botanica Brasilica**. 30(2): 205-221. 2016.

DeCANDOLLE, A.P. Observationum Circa Species Novas Aut Non Satis Cognitas Fascículo. **Catalogus Plantarum Horti Botanici Monspelienensis**. p. 74. 1813.

DEVECCHI, M.F.; PIRANI, J.R. e MELO-DE-PINNA, G.F.A. Comparative leaf anatomy and morphology of some Brazilian species of *Crotalaria* L. (Leguminosae: Papilionoideae: Crotalariae). **Acta Botanica Brasilica**. 28(4): 583-593. 2014.

DIANNE, N.; JACOB, C. e HILGER H.H. Leaf anatomy and foliar trichomes in Heliotropiaceae and their systematic relevance. **Flora**. 198:468-485. 2003.

DOROSZEWSKA, A. The genus *Trollius*: a taxonomical study. **Monographiae Botanicae**. 41: 1-167. 1974.

EBINGER, J. E. A new *Senegalia* (*S. seigleri*, Fabaceae, Mimosoideae) from Bahia, Brazil. **Phytologia**. 99: 126-129. 2017.

ELIAS, T.S. Mimosoideae. In R. M. Polhill and P. H. Raven [eds.], **Advances in legume systematics**. 1: 143-152. 1981a.

FABRICIUS, O. **Favna groenlandica**, systematice sistens animalia Groenlandiae occidentalis hactenus indagata, quad nomen specificum. Hafniae et Lipsiae, Ioannis Gottlob Rothe. p. 456. 1780.

FAHN, A. Ultrastructure of nectaries in relation to nectar secretion. **American Journal of Botany**. 66: 977-985. 1979.

FAHN, A. Secretory tissues in vascular plants. **New Phytologist**. 108: 229-257. 1988.

FORTUNA-PEREZ, A.P.; CASTRO, M.M. e TOZZI, A.M.G.A. Leaflet secretory structures of five taxa of the genus *Zornia* J.F. Gmel. (Fabaceae-Papilionoideae, Darbergieae) and their systematic significance. **Plant Systematic Evolution**. 298 (8): 1415-1424. 2012.

- FREY-WYSSLING, A. The phloem supply to the nectaries. **Acta Botanica Neerlandica**. 4: 358-369. 1955.
- GHOSH, D.; MONDAL, A.K. e MONDAL, S. Morphology, anatomy, ultrastructure and ant-patrolling of extrafloral nectaries (EFNs) in three species of Mimosaceae. **International Journal of Current Research**. 7(5): 15505-15508. 2015.
- GONZALES, A. e MARAZZI, B. Extrafloral nectaries in Fabaceae: filling gaps in structural and anatomical diversity in the family. **Botanical Journal of the Linnean Society**. 20: 1–20. 2018.
- GRIMES, J.W. e BARNEBY, R.C.. A New Acacia (Mimosaceae) from Tropical Southeast Brazil. **Brittonia**. 37: 186–189. 1985
- HAHN, N. *Senegalia montis-salinarum*, a new species of Fabaceae: Mimosoideae endemic to the Soutpansberg, South Africa. **Phytotaxa**. 244 (2): 174–180. 2016.
- JUDD, W.S. e OLMSTEAD, R.G. A survey of tricolpate (eudicot) phylogenetic relationships. **American Journal of Botany**. 91: 1627-1644. 2004.
- KLEINJAN, C.A. e HOFFMANN, J.H. Advances in clarifying the phylogenetic relationships of acacias: relevance for biological control. **Acta Oecologica**. 48: 21–29. 2013.
- KYALANGALILWA, B.; J.S. BOATWRIGHT; B.H. DARU; O. MAURIN e M. VAN DER BANK. Phylogenetic position and revised classification of *Acacia* s. l. (Fabaceae: Mimosoideae) in Africa, including new combinations in *Vachellia* and *Senegalia*. **Botanical Journal of the Linnean Society**. 172: 500–523. 2013.
- LACKEY, J.A. Leaflet anatomy of Phaseoleae (Leguminosae: Papilionoideae) and its relation to taxonomy. **Botanical Gazette**. 139(4):436-446. 1978.
- LERSTEN, N.R. e CURTIS, J.D. Survey of leaf anatomy, especially secretory structures, of tribe Caesalpinieae (Fabaceae, Caesalpinioideae). **Plant Systematic Evolution**. 200: 21-39. 1995.
- LEWIS, G.P. A new, large-fruited variety of *Acacia polyphylla* DC. (Leguminosae: Mimosoideae) from Brazil. **Kew Bulletin**. 51(3): 591-594. 1996.
- LEWIS, G.P. e ELIAS, T.S. Mimoseae. Pp. 155–168 in: Polhill, R.M. e Raven, P.H. (eds.), **Advances in legume systematics**, part 1. Richmond, U.K.: Royal Botanic Gardens, Kew. 1981.
- LEWIS, G.P. e RICO-ARCE, M.L. Tribe Ingeae. In: Lewis GP, Schrire B, Mackinder B e Lock M (eds.) **Legumes of the world**. The Royal Botanic Gardens, Kew. p. 193-213. 2005.
- LEWIS, G.P.; SCHRIRE, B.D.; MACKINDER, B.A.; RICO, L. e CLARK, R. A 2013 linear sequence of legume genera set in a phylogenetic context: A tool for collections management and taxon sampling. **South African Journal of Botany**. 89: 76–84. 2013.

LIMA, H.C. et al. Fabaceae in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Growing knowledge: an overview of Seed Plant diversity in Brazil. **Rodriguésia**. v. 66, n. 4, p. 1085-1113. 2015.

LPWG - The Legume Phylogeny Working Group. Legume phylogeny and classification in the 21st century: progress, prospects and lessons for other species-rich clades. **Taxon**. 62: 217–248. 2013.

LPWG - The Legume Phylogeny Working Group. A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. **Taxon**. 66(1): 44-77. 2017.

LUCKOW, M. J. T.; J.T. MILLER; D.J. MURPHY, e T. LIVSHULTZ. A phylogenetic analysis of the Mimosoideae (Leguminosae) based on chloroplast DNA sequence data. Pp. 197–220 in **Advances in legume systematics** part 10, ed. B. B. Klitgaard and A. Bruneau. Kew: Royal Botanic Gardens. 2003.

MACBRIDE, J. F. **Acacia in Flora of Perú**. Fieldiana. Botanical Series. 13(3-1): 74-83. 1943.

MACHADO, P.F.S.; MARCHIORI, J.N.C. e SIEGLOCH, A.M. A taxonomia do antigo gênero *Acacia* Mill., com base na análise de agrupamento de caracteres do lenho. **Balduinia**. 51: 01-11. 2016.

MACHADO, S.R.; MORELLATO, L.P.; SAJO, M.G. e OLIVEIRA, P.S. Morphological patterns of extrafloral nectaries in woody plant species of the Brazilian cerrado. **Plant Biology**. 10: 660–673. 2008.

MANZANILLA, V. e BRUNEAU, A. Phylogeny reconstruction in the Caesalpinieae grade (Leguminosae) based on duplicated copies of the sucrose synthase gene and plastid markers. **Molecular Phylogenetic Evolution**. 65: 149–162. 2012.

MARAZZI, B.; ANÉ, C.; SIMON, M.F.; DELGADO-SALINAS, A.; LUCKOW, M. e SANDERSON, M.J. Locating evolutionary precursors on a phylogenetic tree. **Evolution; International Journal of Organic Evolution**. 66: 3918–3930. 2012.

MARAZZI, B. e SANDERSON, M.J. Large-scale patterns of diversification in the widespread legume genus *Senna* and the evolutionary role of extrafloral nectaries. **Evolution; International Journal of Organic Evolution**. 64: 3570–3592. 2010.

- MASLIN, B.R.; MILLER, J.T. e SEIGLER, D.S. Overview of the generic status of *Acacia* (Leguminosae: Mimosoideae). **Australian Systematic Botany**. 16: 1-18. 2003.
- MASLIN, B.R. Generic and subgenera names in *Acacia* following retypification of the genus. **Muelleria**. 26: 7–9. 2008.
- MAYR, E. Speciation phenomena. **American Naturalist**. 74: 249-278. 1940.
- MCKEY, D. Interactions between plants and leguminous plants. In Stirton C., Zarucchi J. L. [eds.]. **Advances in legume biology**. p. 673-718. 1989
- MELO, Y. CORDULA, E. MACHADO, S.R. e ALVES, M. Morfologia de nectários em Leguminosae sensu lato em áreas de caatinga no Brasil. **Acta Botanica Brasilica**. 24: 1034-1045. 2010.
- METCALFE, C.R. e CHALK, L. **Anatomy of the dicotyledons**: leaves, stem and wood in relation to taxonomy with notes on economic uses. Structural diversity of extrafloral Oxford, Clarendon Press. p. 432. 1950.
- METCALFE, C.R. e CHALK, L. **Anatomy of the dicotyledons**: systematic anatomy of leaf and stem with a brief history of the subject. Clarendon Press, Oxford. p. 432. 1979.
- MILLER, J.T., MURPHY, D. J., BROWN, G.K., RICHARDSON, D.M. e GONZÁLEZ, C.E.O. The evolution and phylogenetic placement of invasive Australian *Acacia* species. **Diversity and Distributions**. 17: 848–860. 2011.
- MILLER, J. T. e D. S. SEIGLER. Evolutionary and taxonomic relationships of *Acacia* s.l. (Leguminosae: Mimosoideae). **Australian Systematic Botany**. 25: 217–224. 2012.
- MILLER, J.T.; TERRA, V.; RIGGINS, C.; EBINGER, J.E. e SEIGLER, D.S. Molecular phylogenetics of *Parasenegalia* and *Pseudosenegalia*. **Systematic Botany**. 42: 465–469. 2017.
- NEMOTO, T., OHASHI, H., e WU, T.L. Anatomy and Development of Leaves in *Chamaecrista mimosoides* and *C. nomame* (Leguminosae-Caesalpinioideae). **The journal of Japanese botany**. 91: 201-216. 2016.
- OKWUCHUKWU, A.B. e UWABUKEONYE, O.C. Taxonomic significance of stem and petiole anatomy of three white varieties of *Vigna unguiculata* (L.) Walp. **Archives of Agriculture and Environmental Science**. 2 (2): 109-112. 2017.
- OLIVEIRA P.S. e FREITAS A.V.L. Ant-Plant-herbivore interactions in the neotropical cerrado savana. **Naturwissenschaften**. 91:557-570. 2004.
- PASCAL, L.M. MOTTE-FLORAC, E.F. e MCKEY, D.B. Secretory structures on the leaf rachis of Caesalpinieae and Mimosoideae (Leguminosae): implications for the evolution of Nectary Glands. **American Journal of Botany**. 87 (3): 327-338. 2000.
- PFENNINGER, M. e SCHWENK, K. Cryptic species are homogeneously distributed among taxa and biogeographical regions. **BMC Evolutionary Biology**. 7: 21. 2007.

- QUEIROZ, L. P. de **Leguminosas da caatinga**. Feira de Santana: Universidade Estadual de Feira de Santana/Royal Botanic Gardens, Kew/Associação Plantas do Nordeste. p. 560. 2009.
- RAFINESQUE, C.S. **Sylva telluriana**. Printed for the Author and Publisher, Philadelphia. p. 184. 1838.
- RICO-GRAY, V. e OLIVEIRA, P. **The ecology and evolution of ant-plant interactions**. Chicago: University of Chicago Press. p. 340. 2007.
- RICO-ARCE, M.L. *Acacia polyphylla* var. *rhytidocarpa* (Leguminosae: Mimosoideae), un nuevo taxon de Bolivia y Brasil. **Anales del Jardín Botánico de Madrid**. 63: 27–30. 2006.
- RICO-ARCE, M.L. e BACHMAN, S. A taxonomic revision of *Acaciella* (Leguminosae, Mimosoideae). **Anales del Jardín Botánico de Madrid**. 63(2): 189-244. 2006.
- SIGOVINI, M.; KEPPEL, E. e TAGLIAPIETRA, D. Open Nomenclature in the biodiversity era. **Methods in Ecology and Evolution**. 7(1): 1217-1225. 2016.
- SCHRIRE, B.D.; LAVIN, M. e LEWIS, G.P. Global distribution patterns of the Leguminosae: insights from recent phylogenies. In I. Friis and H. Balslev [eds.], Plant diversity and complexity patterns: local, regional and global dimensions. **Biologiske Skrifter**. 55: 375 – 422. 2005.
- SEIGLER, D.S.; J.E. EBINGER e J.T. MILLER. The genus *Senegalia* (Fabaceae: Mimosoideae) from the New World. **Phytologia**. 88: 38-93. 2006.
- SEIGLER, D.S. e EBINGER, J.E. New combinations in the genus *Senegalia* (Fabaceae: Mimosoideae). **Phytologia**. 91: 25–29. 2009.
- SEIGLER, D.S. e EBINGER, J.E. New combinations in *Senegalia* and *Vachellia* (Fabaceae: Mimosoideae). **Phytologia**. 92: 90–93. 2010.
- SEIGLER, D.S. e EBINGER, J.E. A New *Senegalia* (*S. alexae*, Fabaceae: Mimosoideae) from Panama, Brazil, and Peru. **Phytologia**. 99(3): 221-225. 2017.
- SEIGLER, D.S., J.E. EBINGER, C.H. RIGGINS, V. TERRA, e J.T. MILLER. *Parasenegalia* and *Pseudosenegalia* (Fabaceae: Mimosoideae): New genera of the Mimosoideae. **Novon**. 25(2): 180–205. 2017.
- SIMPSON, M.G. **Plant systematics**. Amsterdam, Elsevier/Academic Pres. p. 603. 2006.
- STEVENS, P.F. 2017. Angiosperm Phylogeny Website. Disponível em <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>. Acessado em 23 de março De 2018.
- TEIXEIRA, S.P. e GABRIELLI, A.C. Anatomia do eixo vegetativo de *Dahlstedtia pinnata* (Benth.) Malme e *D. pentaphylla* (Taub.) Burk. (Fabaceae, Papilionoideae). **Revista Brasileira de Botânica**. 23: 1-11. 2000.

TEIXEIRA, S.P.; CASTRO, M.M. e TOZZI, A.M.G.A. Secretory cavities and pellucid dots in leaflets of *Lonchocarpus* (Fabaceae - Papilionoideae, Millettieae). **Plant Systematic Evolution**. 221: 61-68. 2000.

TERRA, V. *Senegalia* Raf. (*Leguminosae - Mimosoideae*) no Brasil: taxonomia, filogenia e distribuição geográfica. Tese de doutorado. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa. p. 196. 2014.

TERRA, V. e GARCIA, F.C.P. Acacieae Benth. (Leguminosae, Mimosoideae) in Minas Gerais, Brazil. **Brazilian Journal of Botany**. 37(4): 609–630. 2014.

TERRA, V. e GARCIA, F.C.P. A new species of *Senegalia* (Leguminosae-Mimosoideae) from the Caatinga Domain, Brazil. **Phytotaxa**. 288 (2): 181–186. 2016.

TERRA, V.; F.C.P. GARCIA; L.P. DE QUEIROZ; M. VAN DER BANK e J.T. MILLER. Data from: Phylogenetic relationships in *Senegalia* (Leguminosae- Mimosoideae) emphasizing the South American lineages. **Systematic Botany**. 42(3): 458-464. 2017.

THIELE, K.R.; FUNK, V.A.; IWATSUKI, K.; MORAT, P.; PENG, C.I.; RAVEN, P.H.; SARUKH, N.J. e SEBERG, O. The controversy over the retypification of *Acacia* Mill. with an Australian type: a pragmatic view. **Taxon**. 60: 194–198. 2011.

VARGAS, W.; SARTORI, A.L.B. e SCREMIN-DIAS, E. Novelty in secretory structures and anatomy of *Rhynchosia* (Fabaceae). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**. 87: 83–93. 2015.

VASSAL, J. Apport des recherches ontogéniques et séminologiques à l'étude morphologique, taxonomique et phylogénique du genre *Acacia*. **Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse**. 108: 125–247. 1972.

VILLARREAL-QUINTANILLA, J.A.; J.A. ENCINA-DO-MÍNGUEZ e E. ESTRADA-CASTILLÓN. The identity of *Senegalia saltilloensis* (Fabaceae). **Acta Botanica Mexicana**. 122: 157-163. 2018.

WEBER, M.G.; e KEELER, K.H. The phylogenetic distribution of extrafloral nectaries in plants. **Annals of Botany**. 111: 1251-1261. 2013.

WOJCIECHOWSKI, M.F.; LAVIN, M. e SANDERSON, M.J. A phylogeny of the legumes (Leguminosae) based on analysis of the plastid *matK* gene sequences resolves many well-supported subclades within the family. **American Journal of Botany**. 91: 1846–1862. 2004.

WOJCIECHOWSKI, M.F. Towards a new classification of Leguminosae: Naming clades using non-Linnaean phylogenetic nomenclature. **South African Journal of Botany**. 89: 85–93. 2013.

ZIMMERMANN, J.G. Über die extrafloralen Nectarien der Angiospermen. **Beihefte zum botanischen Zentralblatt**. 49: 99-196. 1932.

SEGUNDA PARTE - ARTIGOS

ARTIGO 1**ANÁLISE MORFOMÉTRICA DO “COMPLEXO POLYPHYLLA” EM *Senegalia* Raf.
(LEGUMINOSAE Juss.: “CLADO MIMOSOIDEAE”)**

Flávio Antônio Zagotta Vital¹; Vanessa Terra²; Ellen Cristina Dantas de Carvalho³; Adriana Tiemi Nakamura²

¹Universidade Federal de Lavras, Departamento de Biologia, Programa de Pós-Graduação em Botânica Aplicada, Campus Universitário, Caixa Postal 3037, CEP: 37200-000, Lavras-MG, Brasil.

²Universidade Federal de Uberlândia, Instituto de Ciências Agrárias, Campus Monte Carmelo, Rodovia LMG 746, Km 01, s/nº, CEP 38.500-000, Monte Carmelo-MG, Brasil.

³Universidade Federal do Ceará, Departamento de Biologia, Campus do Pici, Av. Mister Hull, s/nº, CEP 60.455-760, Fortaleza-CE, Brasil.

RESUMO

Senegalia é um gênero monofilético pantropical com aproximadamente 200 espécies, que apresentam táxons com posicionamento incerto. O “Complexo Polyphylla” é composto pelas espécies *S. polyphylla*, *S. giganticarpa*, *S. rhytidocarpa*, *S. loretensis*; *S. kallunkiae* e *S. klugii*, que apresentam grande plasticidade fenotípica, dificultando a delimitação específica dos seus integrantes. São objetivos do estudo: (1) encontrar parâmetros morfológicos que auxiliem na delimitação das espécies do Complexo, fornecendo uma chave de identificação; (2) identificar a inter-relação das espécies, hierarquizando-as. A morfometria incluiu todas as espécies do Complexo exceto *S. klugii*. Foram selecionados como grupos externos *S. langsdorffii* e *S. lasiophylla*. Vinte e sete caracteres foram mensurados e avaliados mediante a análise de componentes principais (PCA); análise hierárquica de agrupamento (Two-way Cluster) e procedimento de permutação de múltipla resposta (MRPP), utilizando-se o pacote estatístico PC-Ord 6.0. Os eixos da PCA explicam 32,89%, 21,65% e 17,55% da variação dos dados, e as espécies do grupo externo permaneceram em um quadrante isolado. A Two-Way Cluster fornece confiabilidade de 92,5%, agrupando os espécimes de cada espécie, com o “Complexo Polyphylla” permanecendo intimamente relacionado. Os agrupamentos dos espécimes de cada espécie e formação dos grupos citados demonstra alta confiabilidade através da MRPP ($A=0.77$). *Senegalia kallunkiae* ficou em posição periférica principalmente em relação às divergências relacionadas aos foliólulos. Apesar da similaridade entre *S. giganticarpa*, *S. loretensis*, *S. polyphylla* e *S. rhytidocarpa*, é possível individualizar cada uma destas espécies, com maior similaridade entre *S. polyphylla* e *S. rhytidocarpa*, principalmente na PCA. Os parâmetros morfológicos adotados foram úteis tanto na segregação quanto na hierarquização dos espécimes estudados.

Palavras-chave: Complexo Específico. Hierarquização. Fabaceae. Morfometria. Análises Morfométricas.

ABSTRACT

Senegalia is a pantropical monophyletic genus with approximately 200 species, which present taxa with uncertain positioning. The "Polyphylla Complex" composed by *S. polyphylla*, *S. giganticarpa*, *S. rhytidocarpa*, *S. loretensis*, *S. kallunkiae*, and *S. klugii*, presents large phenotypic plasticity, hindering the specific delimitation of its members. The aims of the study were: (1) to find morphological parameters helpful in the delimitation of the species of the Complex, providing an identification key; (2) to identify the interrelation of the species, hierarchizing them. Morphometry included all species of the Complex except *S. klugii*. *Senegalia langsdorffii* and *S. lasiophylla* were selected as external groups. Twenty-seven characters were measured and evaluated using Principal Component Analysis (PCA); two-way cluster analysis and multiple response permutation procedure (MRPP), using the statistical package PC-Ord 6.0. The PCA axes explain 32.89%, 21.65% and 17.55% of the data variation, and the species of the external group remained in an isolated quadrant. The Two-Way Cluster provides 92.5% reliability by grouping specimens of each species with the "Polyphylla Complex" remaining closely related. The clusters of the specimens of each species and formation of the clades cited demonstrate high reliability through MRPP ($A = 0.77$). *Senegalia kallunkiae* was in a peripheral position mainly in relation to the divergences related to follicles. Despite the similarity between *S. giganticarpa*, *S. loretensis*, *S. polyphylla*, and *S. rhytidocarpa*, it is possible to individualize each species, with a greater similarity between *S. polyphylla* and *S. rhytidocarpa*, especially in PCA. The morphological parameters adopted were useful in both the segregation and the hierarchy of the studied specimens.

Keywords: Specific Complex. Hierarchy. Fabaceae. Morphometry. Morphometric Analysis.

1 INTRODUÇÃO

Senegalia Raf. é um gênero pantropical com aproximadamente 200 espécies, das quais cerca de 102 ocorrem nos Neotrópicos, sendo 68 na África, 45 na Ásia e duas na Austrália (BARROS e MORIM, 2014; MASLIN, 2015; SEIGLER e EBINGER, 2017; LPWG, 2017). Apesar da sustentação de *Senegalia s.s.* como um grupo monofilético encontrada na literatura (SEIGLER et al., 2006; MASLIN, 2008; BOUCHENAK-KHELLADI et al., 2010; MILLER e SEIGLER, 2012; SEIGLER et al., 2017) alguns táxons ainda permanecem com um posicionamento incerto nas análises morfológicas e moleculares (MASLIN, 2008; KYALANGALILWA et al., 2013; KLEINJAN e HOFFMANN, 2013; MILLER et al., 2017) e ainda é confuso o parentesco interespecífico dos táxons.

Existem dentro do gênero algumas espécies de difícil delimitação taxonômica devido, principalmente, a sobreposição de características morfológicas entre os indivíduos (TERRA, 2014). Essas espécies formam grupos hoje chamados de “complexo de espécies”. O termo complexo de espécies foi primeiramente mencionado por Fabricius (1780) e pode ser compreendido como espécies intimamente relacionadas cuja caracterização específica é muito tênue devido a semelhanças fenotípicas (SIGOVINI et al., 2016), podendo haver um isolamento reprodutivo incompleto (MAYR, 1940; SIMPSON, 2006). As folhas e as estruturas reprodutivas são altamente variáveis, mesmo dentro de uma população, o que leva a uma profusão de descrições de novas espécies com base em variantes individuais (DOROSZEWSKA, 1974). Neste contexto, a distinção entre espécies é difícil, como evidenciado pelas inúmeras sinonímias (DOROSZEWSKA, 1974; PELLMYR, 1989; WHITTALL et al., 2004). Os estudos moleculares têm identificado notavelmente um número crescente de complexos de espécies (KNOWLTON, 2000; PFENNINGER e SCHWENK, 2007), porém sem uma resolução clara das suas intra-relações.

Após análises morfológicas de centenas de espécimes do gênero, Terra (2014) e Hahn (2016) identificam quatro e um complexos de espécies, respectivamente, em *Senegalia*: “Complexo Amazonica”, “Complexo Tenuifolia” e “Complexo Martiusiana”, “Complexo Polyphylla” e “Complexo Burkei”. O “Complexo Polyphylla” recebe este nome devido à semelhança morfológica entre os indivíduos que o compõem com *Senegalia polyphylla* (DC.) Britton e Rose (RICO-ARCE, 2007; QUEIROZ, 2009; TERRA, 2014; TERRA et al., 2017). A referida espécie é relatada como detentora de grande plasticidade fenotípica, principalmente em relação ao tamanho dos foliólulos, o que dificulta a sua delimitação (QUEIROZ, 2009; BARROS e MORIM, 2014; TERRA et al., 2017).

O “Complexo Polyphylla” é composto pelas espécies *S. polyphylla*, *S. giganticarpa* (G.P. Lewis) Seigler e Ebinger, *S. rhytidocarpa* (L. Rico) Seigler e Ebinger, *S. lorentensis* (J.F. Macbr.) Seigler e Ebinger, *S. kallunkiae* (Grimes e Barneby) Seigler e Ebinger e *S. klugii* (Standley ex J.F. Macbride) Seigler e Ebinger. As espécies *S. giganticarpa* e *S. rhytidocarpa* já foram inclusive consideradas como variedades de *S. polyphylla* (RICO-ARCE, 2006; LEWIS, 1987), demonstrando a grande similaridade morfológica existente entre estas espécies. Desta forma, são necessários parâmetros morfológicos que segreguem claramente as espécies do complexo.

Análises moleculares vêm testando a monofilia do gênero e/ou sua relação com outros gêneros de Leguminosae (MILLER e SEIGLER, 2012; KYALANGALILWA et al., 2013; MILLER et al., 2017; TERRA et al., 2017), porém nenhuma delas tem por objetivo averiguar a relação interespecífica no mesmo. TERRA et al., (2017), ao tentar identificar as linhagens brasileiras dentro de *Senegalia* e investigar a relação destas espécies com as espécies não-brasileiras mostram que as espécies do complexo se agrupam em um mesmo Clado, e também indicam uma politomia “hard” que inter-relaciona *S. giganticarpa*, *S. polyphylla*, *S. rhytidocarpa* e *S. lorentensis* (TERRA, 2014; TERRA et al., 2017). A politomia “hard” sinaliza uma rápida divergência de indivíduos próximos entre si, porém sem um caráter que tenha evoluído claramente e que propicie uma distinção dos táxons envolvidos (OLAVE et al., 2015). Com base nestas premissas, a análise morfométrica busca encontrar parâmetros morfológicos capazes de distinguir claramente as espécies.

Mediante os aspectos relatados acerca da tênue delimitação de espécies pertencentes ao “Complexo Polyphylla”, este trabalho tem como objetivos: (1) encontrar parâmetros morfológicos que auxiliem na delimitação das espécies deste Complexo, fornecendo uma chave de identificação; (2) identificar a inter-relação das espécies, hierarquizando-as através da similaridade dos parâmetros morfológicos adotados.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Material Botânico

O estudo morfométrico foi baseado na análise de dez espécimes de *S. gigantecarpa*, *S. lorentensis* e *S. polyphylla*. As espécies *S. kallunkiae* e *S. rhytidocarpa* tiveram cinco e dois espécimes analisados, respectivamente (Tab 1). Devido à escassez de coletas e/ou raridade da espécie, *S. klugii* não foi amostrada. Com base na análise filogenética de *Senegalia* realizada por Terra et al. (2017), foi selecionado o grupo externo para o “Complexo Polyphylla” *Senegalia langsdorffii* (Benth.) Seigler e Ebinger e *Senegalia lasiophylla* (Benth.) Seigler e Ebinger, afim de testar a veracidade do agrupamento entre as espécies do “Complexo” (Tab 1). Ambas as espécies do grupo externo tiveram dez espécimes avaliados (Apêndice 1). No total, foram avaliados 57 espécimes, incluindo as espécies do “Complexo Polyphylla” e do grupo externo.

Tabela 1 - Espécimes incluídos no estudo morfométrico.

COD.	LOCALIDADE	ESPÉCIME*	COLETOR
COMPLEXO POLYPHYLLA			
<i>Senegalia gigantecarpa</i>			
gi 1	Caratinga – MG	BHCB 082.431	Pereira, J.M. s.n.
gi 2	Capistrano – CE	EAC 028.541	Ribeiro, 117
gi 3	Almeida – MG	BHCB 131.825	Souza e Almeida, 716
gi 4	Colatina – ES	HUEFS 174.687	Folli, 73
gi 5	Medeiros Neto – BA	HUEFS 145.979	Cardoso, D. 2408
gi 6	Afonso Claudio - ES	HUEFS 174.686	Souza, 174686
gi 7	Itaberaba – BA	HUEFS 210.493	Nascimento, F.H.F.
gi 8	Jussari – BA	HUEFS 211.970	Nascimento, F.H.F.
gi 9	Jussari – BA	HUEFS 211.969	Nascimento, F.H.F.
gi 10	Jussari – BA	HUEFS 211.799	Nascimento, F.H.F.
<i>Senegalia kallunkiae</i>			
ka 1	Conselheiro Pena - MG	HUEFS 209.600	Siqueira, G.S. 954
ka 2	Itaberata – BA	HUEFS 196.320	Nascimento, F.H.F.
ka 3	Itaperaba – BA	HUEFS 193.543	Queiroz, L.P. de. 15503
ka 4	Itaberaba – BA	HUEFS 210.494	Queiroz, L.P. de. 15368
ka 5	Itueta – MG	HUEFS 198.928	Folli, D.A. 6788
<i>Senegalia lorentensis</i>			
lo 1	Wanderley – BA	EAC 051.689	Miranda, A.M. 6458
lo 2	Wanderley – BA	EAC 051.688	Miranda, A.M. 6453
lo 3	Juazeiro do Norte - CE	EAC 044.788	Pereira Jr., F.N. s.n.
lo 4	Aiuaba – BA	EAC 043.144	Lima-Verde, L.W. 293
lo 5	Lavras – MG	EAC 001.098	Elter C. Siqueira s.n.
lo 6	Lavras – MG	ESAL 004.377	Silva, A.F. et al. 621
lo 7	Ingaí – MG	ESAL 021.281	Silva, A.F. et al. 621.
lo 8	Lavras – MG	ESAL 011.557	Heringer, E.P. s.n.
lo 9	Arcos – MG	ESAL 026.232	Melo, P.H.A. 3941
lo 10	Teixeira – PB	ESAL 022.639	Santos, R.M. et al. s.n.

(continua)

(conclusão)

COD.	LOCALIDADE	ESPÉCIME*	COLETOR
<i>Senegalia polyphylla</i>			
po 1	Aiuaba – CE	EAC 038.166	Melo, L.M.R. 262.
po 2	Sobral – CE	EAC 033.571	Fernandes, A. s.n
po 3	Fortaleza – CE	EAC 029.081	Maia, G.N. s.n.
po 4	Ubajará – CE	EAC 027.984	Fernandes, A. s.n.
po 5	Santa Quitéria - CE	EAC 025.573	Figueiredo, M.A. s.n.
po 6	Ubajara – CE	EAC 022.597	Araújo, F.S. 610
po 7	Canto do Buriti - PI	EAC 022.127	Alves, J.E. s.n.
po 8	Mulungu - CE	EAC 017.499	Figueiredo, M.A. 127
po 9	Nepomuceno - MG	ESAL 028.263	Appolinário, V. s.n.
po 10	Ingaí – MG	ESAL 016.823	Botrel, M.T. s.n.
<i>Senegalia rhytidocarpa</i>			
rh 1	Caracol – PI	ESAL 022.552	Santos, M.R. et al. s.n.
rh 2	Jacobina – BA	HUEFS 014.145	Queiroz, L.P.de 3503
GRUPO EXTERNO			
<i>Senegalia langsdorffii</i>			
lg 1	Aiuaba - CE	EAC 017.470	Figueiredo, 131
lg 2	Novo Oriente - CE	EAC 019.221	Araújo, 95
lg 3	Tianguá - CE	EAC 027.431	Castro, 236
lg 4	São Raimundo Nonato - PI	EAC 026.966	Lemos, 23
lg 5	Rio Pardo - PI	BHCB 179.436	Nunes, 5182
lg 6	Riacho dos Machados - MG	BHCB 179.688	Andrade, 5296
lg 7	Riacho dos Machados - MG	BHCB 179.437	Alves, 1860
lg 8	Manga - MG	BHCB 019.249	Sposito, TCS 66
lg 9	Wanderley - BA	EAC 051.686	Miranda, 6455
lg 10	Aiuaba - BA	EAC 055.557	Loiola, 2014
<i>Senegalia lasiophylla</i>			
la 1	Crateús - CE	EAC 014.656	Meneses, 146
la 2	Aiuaba - CE	EAC 043.725	Lima-Verde, 533
la 3	Caldeirão Grande - PI	EAC 043.725	Castro, 663
la 4	Guanambi - BA	EAC 022.813	Andrade e Cavada, s.n.
la 5	Caridade - CE	EAC 016.824	Freitas, B. s.n.
la 6	Campas Salas - CE	EAC 014.656	Zardini e Afranio, 50125
la 7	Farias Brito - CE	EAC 013.260	Zardini e Afranio, s.n.
la 8	Caracol – PI	EAC 009.104	Fernandes e Bezerra, s.n.
la 9	Socorro do Piauí – PI	EAC 009.081	Fernandes e Castro, s.n.
la 10	Bom Jesus-Cristino Castro – PI	EAC 003.617	Fernandes e Bezerra, s.n.

* Acrônimos de acordo com o Index Herbarium (HOLMGREN e HOLMGREN, 2009)

Fonte: Do autor.

O material de todos os espécimes amostrados foi obtido através de visitas aos herbários nacionais (Tab 1). A identificação foi ratificada através da literatura taxonômica para o gênero (MARTIUS, 1876; BURKART, 1979; LEWIS, 1987; RICO-ARCE, 2007; SEIGLER et al., 2006; TERRA, 2014).

2.2 Caracteres Morfológicos

Foram avaliados e mensurados 27 caracteres (Tab 2), sendo 11 de aspecto qualitativo (Q) e 16 quantitativos (C). Estes caracteres foram escolhidos por serem os mais utilizados como

diagnósticos para as espécies do gênero (TERRA, 2014; TERRA e GARCIA, 2016, SEIGLER et al., 2006). Foram comparados espécimes no mesmo estágio de desenvolvimento e as medições foram realizadas em material herborizado (Tab 1). Os valores métricos foram obtidos com paquímetro digital Carrera Precision CP7908, Max Tool.

Tabela 2 - Características vegetativas e reprodutivas utilizadas na análise morfométrica.

CARACTERÍSTICAS	ABREVIACÃO	ASPECTO*
NECTÁRIOS EXTRAFLORAIS (NEF) PECIOLARES		
● Forma do NEF		
1. Nectário Cupuliforme	NC	Q
2. Nectário Pateliforme	NP	Q
3. Nectário Oval	NO	Q
4. Nectário Discoide	ND	Q
5. Nectário Estipitado	NES	Q
● Localização		
6. Terço Inferior	NTI	Q
7. Terço Médio	NTM	Q
8. Terço Superior	NTS	Q
FOLHA		
9. Comprimento do Pecíolo	CP	C
10. Comprimento da Raque	CR	C
● Pinas		
11. Número de Pares de Pinas	PPI	Q
12. Número de Pares de Foliólulos por Pina	FP	Q
● Foliólulos		
13. Comprimento dos Foliólulos Medianos	FCM	C
14. Comprimento dos Foliólulos Terminais	FCT	C
15. Largura dos Foliólulos Medianos	FLM	C
16. Largura dos Foliólulos Terminais	FLT	C
17. Pubescência dos Foliólulos	FPU	Q
18. Base da Nervura Primária Pubescente	FNP	Q
INFLORESCÊNCIA		
19. Comprimento do Pedicelo	PEC	C
20. Diâmetro da Inflorescência	IFD	C
FLOR		
● Perianto		
21. Comprimento do Cálice	KC	C
22. Comprimento da Corola	CC	C
● Androceu		
23. Comprimento dos Estames	EC	C
24. Número de Estames	EN	C
● Gineceu		
25. Comprimento do Ovário	OC	C
26. Pilosidade de Ovário	OP	Q
27. Comprimento do Estípite do Ovário	EPC	C

* Q: Qualitativa; C: Quantitativa

Fonte: Do autor.

2.3 Análises Estatísticas

Foi realizada a análise de componentes principais (PCA) a fim de detectar se as características morfológicas escolhidas (Tab 2) explicam a delimitação dos táxons dentre as

espécies analisadas. Foi testada a presença de colinearidade entre os parâmetros morfológicos pelo teste de correlação de Sperman. As variáveis que apresentaram coeficiente de correlação acima de 0.7 foram retiradas da análise por serem colineares (VALZ e THOMPSON, 1994).

A análise hierárquica de agrupamento (Two-way Cluster), baseada em medidas de similaridade Bray-Curtis (Sorensen), descreve a porcentagem de similaridade entre os aspectos morfométricos e os espécimes amostrados, gerando uma hierarquização. O método de ligação do grupo utilizado foi Ward's Method (WARD, 1963; SZEKELY e RIZZO, 2005; MURTAGH e LEGENDRE, 2014). Além disso, foi usado o atributo de relativização máximo, recomendado para a análise Two-way Cluster (WARD, 1963).

A consistência dos agrupamentos propostos na Two-way Cluster pelo procedimento de permutação de múltipla resposta (MRPP), que compara a similaridade funcional dentro dos grupos, utilizando a distância Bray-Curtis (Sorensen). O MRPP fornece o valor A, variando de 0 a 1, que atua como um descritor de homogeneidade dentro do grupo em comparação com o esperado por chance $A = 1$ indica que as espécies são idênticas nos grupos, e $A = 0$ indica que a heterogeneidade dentro do grupo é igual à esperada por acaso e as espécies são diferentes, e $A < 0$ indica que há menos semelhança entre as espécies do que o esperado por acaso (McCUNE e MEFFORD, 2011; OLIVEIRA et al., 2014).

As análises de PCA, Two-way Cluster e MRPP foram executadas através do pacote estatístico PC-Ord 6.0 (McCUNE e MEFFORD, 2011), utilizando as configurações padrão e a saída biplot.

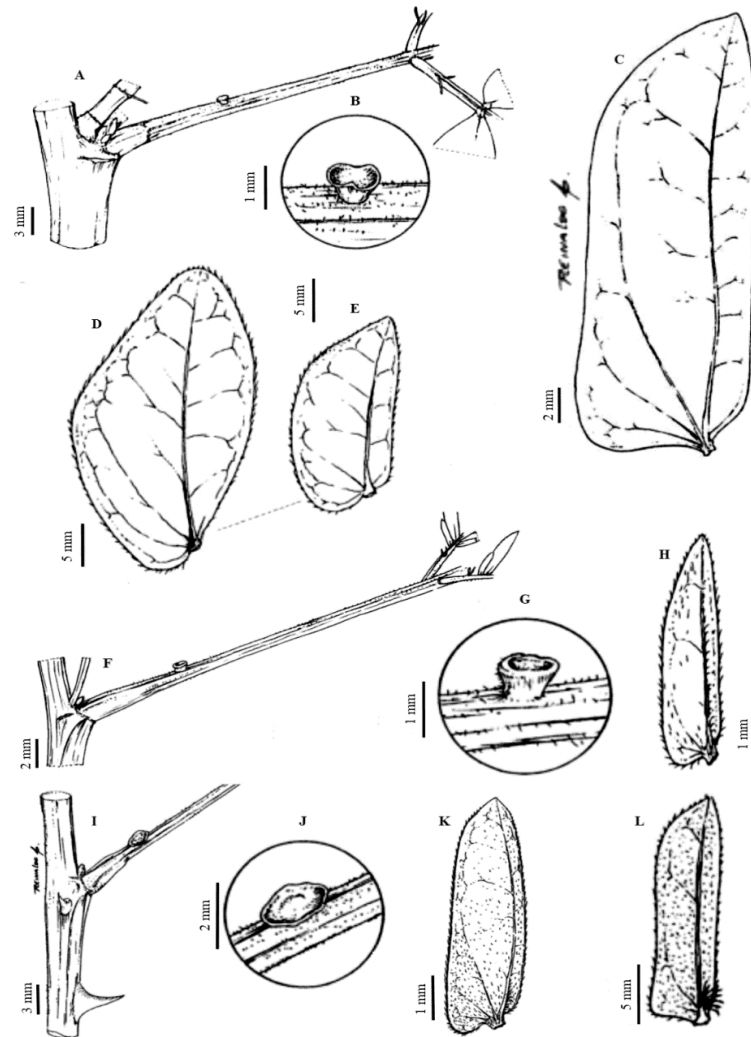
3 RESULTADOS

Com os dados de morfologia e morfometria, é apresentada a seguir a chave de identificação das espécies do “Complexo Polyphylla”.

3.1 Chave Para a Identificação das Espécies de *Senegalia* Raf. Integrantes do “Complexo Polyphylla”

1. Folhas com as pinas contendo 2 a 4 pares de foliólulos; foliólulos rômbico-obovados, base semi-cordada, ápice agudo; nectários discoides e sésseis *S. kallunkiae* (Fig 1D-E)
- 1'. Folhas com as pinas contendo de 5 a 42 pares de foliólulos; foliólulos ovado-lanceolados a obovado-lanceolados, base truncada a levemente oblíqua, ápice acuminado-apiculado; nectários cupuliformes ou pateliformes
 2. Foliólulos 4-16 mm larg.; 4 nervuras secundárias; base da nervura principal glabra *S. giganticarpa* (Fig 1A-C)
 - 2'. Foliólulos 1-4,7 mm larg.; 3 ou 4 nervuras secundárias; base da nervura principal serícea.
 3. Folhas com 9-18 pares de pinas; foliólulos 1-1,95 mm larg. e 2,9-8 mm compr. *S. lorentensis* (Fig 1F-H)
 - 3'. Folhas com 5-8 pares de pinas; foliólulos 2-6 mm larg. e 5-28 mm compr.
 4. Pecíolo com nectário cupuliforme e séssil; foliólulos 14-28 mm compr., com 4 nervuras de menor calibre; inflorescência 9-20mm diâm.; flores com estípete 2,4-2,5 mm compr. *S. rhytidocarpa* (Fig 1L)
 - 4'. Pecíolo com nectário pateliforme e estipitado; foliólulos 5-13 mm compr., com 3 nervuras de menor calibre; inflorescência 8,5-10mm diâm.; flores com estípete 0,9-1,3 mm compr. ... *S. polyphylla* (Fig 1I-K)

Figura 1 - Principais características diagnósticas das espécies do “Complexo Polyphylla”. *Senegalia giganticarpa* (G.P. Lewis) Seigler e Ebinger. Ramo (A). Nectário peciolar (B). Foliólulo (C) [Terra, V. 478]. *Senegalia kallunkiae* (Grimes e Barneby) Seigler e Ebinger. Foliólulo mediano (D) e distal (E) [A.F. Venâncio e F. Esteves 09]. *Senegalia loretensis* (J.F. Macbr.) Seigler e Ebinger. Ramo (F). Nectário peciolar (G). Foliólulo (H) [V. Terra e I.A.C. Coutinho 669]. *Senegalia polyphylla* (DC.) Britton e Rose. Ramo (I). Nectário peciolar (J). Foliólulo (K) [Terra, V. 478]. *Senegalia rhytidocarpa* (L. Rico) Seigler e Ebinger. Foliólulo (L) [C.A.C. Ferreira 10593].



Fonte: Do autor (Adaptado de TERRA 2014).

3.2 Análise Morfométricas

3.2.1 Análise de Componentes Principais (PCA)

O primeiro, segundo e terceiro eixo da PCA explicaram 32,89 %, 21,65 % e 17,55 % da variação dos dados, respectivamente (Tab 3; Fig 2). O primeiro eixo demonstrou forte carga positiva (strong positive loadings) para o nectário peciolar oval (NO), nectário no terço superior (NTS) e número de pares de foliólulos por pina (FP), enquanto que a carga negativa (negative loadings) é determinada mediante ao comprimento do pecíolo (CP) (Fig 2). O segundo eixo da componente principal apresenta carga positiva para nectário cupuliforme (NC) e comprimento do pedicelo (PEC) e carga negativa para comprimento do ovário (OC), comprimento da raque (RC), comprimento do estípite do ovário (EPC) e número dos estames (EN). Por fim, o Terceiro Eixo mostra carga positiva para o nectário peciolar oval (NO) e nectário peciolar no terço inferior (NTI), já a carga negativa foi marcada pela pilosidade do ovário (OP).

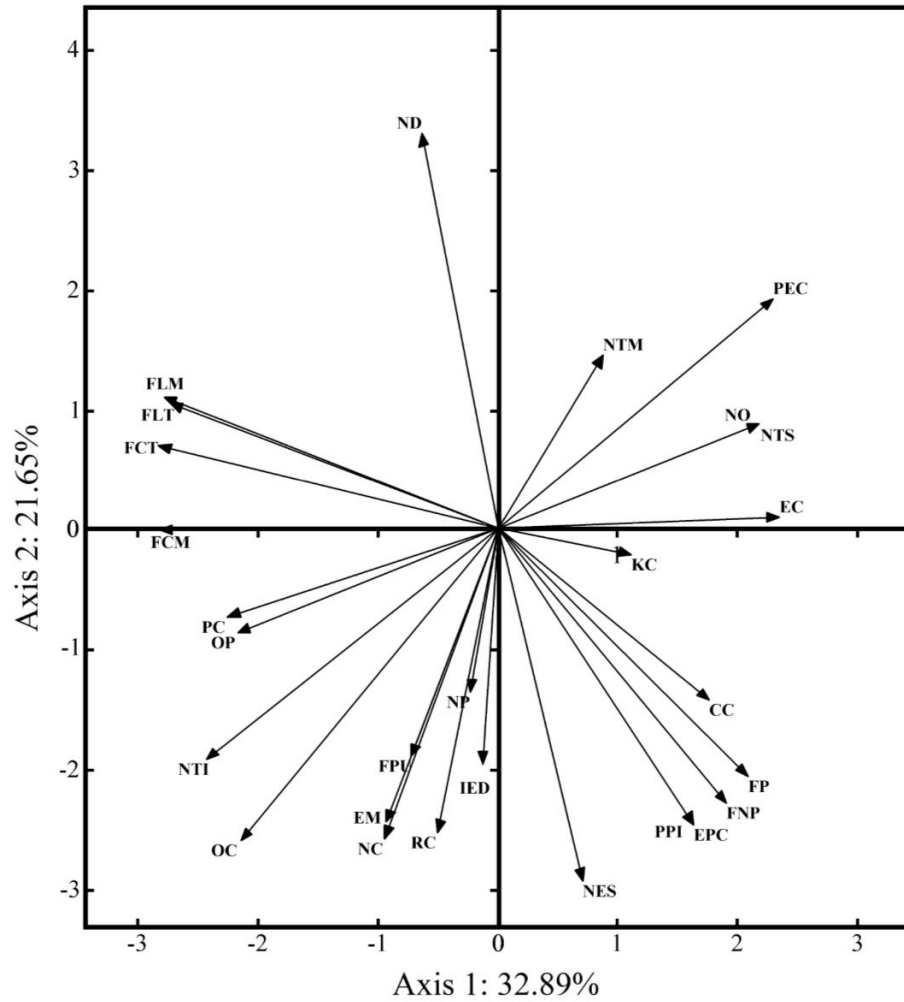
Todas as espécies exibem os seus espécimes agrupados, onde as espécies utilizadas como grupo externo, *S. langsdorffii* (lg) e *S. lasiophylla* (la) mostram carga positiva do primeiro eixo, nitidamente isoladas das espécies do “Complexo Polyphylla” (Fig 3). *Senegalia kallunkiae* (ka) é a única espécie do “Complexo” que tem os seus espécimes com carga positiva para o segundo eixo (Fig 3). Os espécimes de *S. giganticarpa* (gi), *S. rhytidocarpa* (rh), *S. polyphylla* (po) e *S. loretensis* (lo) apresentam carga negativa para o segundo eixo, apresentando uma significativa proximidade entre os indivíduos destas espécies, porém formando grupos distintos, com exceção de *S. polyphylla* e *S. rhytidocarpa* que tem sobreposição dos parâmetros morfológicos (Fig 3). As espécies do Grupo Externo apresentam os seus espécimes carregados positivamente tanto para o primeiro eixo quanto para o segundo eixo (Fig 3), fazendo que estes indivíduos sejam isolados dos demais.

Tabela 3 - Cargas de fator nos dois primeiros eixos componentes para caracteres quantitativos e qualitativos utilizados na análise de componentes principais (PCA). A variância explicada é mostrada para cada eixo, com os valores significativos (>+0.7 e <-0.7) em negrito.

Nº.	CARACTERÍSTICAS	ABREVIÇÃO	EIXOS		
			1	2	3
1	Nectário Cupuliforme	NC	-0.2911	0.6483	-0.1876
2	Nectário Pateliforme	NP	-0.0713	-0.3414	0.0874
3	Nectário Oval	NO	0.6693	0.2177	0.6722
4	Nectário Discoide	ND	-0.1947	0.8236	-0.4488
5	Nectário Estipitado ou Sésstil	NES	0.2164	-0.7353	0.4002
6	Nectário no Terço Inferior	NTI	-0.7488	-0.4823	0.1737
7	Nectário no Terço Médio	NTM	0.2675	0.3609	-0.7931
8	Nectário no Terço Superior	NTS	0.6693	0.2177	0.6722
9	Comprimento do Pecíolo	PC	-0.6975	-0.1848	0.3095
10	Comprimento da Raque	RC	-0.1571	-0.6349	-0.0427
11	Número de Pares de Pinas	PPI	0.5016	-0.6163	-0.4322
12	Número de Pares de Foliólulos por Pina	FP	0.6421	-0.5178	-0.3501
13	Comprimento dos Foliólulos Medianos	FCM	-0.8712	-0.0022	0.3238
14	Comprimento dos Foliólulos Terminais	FCT	-0.8718	0.1722	0.3439
15	Largura dos Foliólulos Medianos	FLM	-0.8596	0.2744	0.2730
16	Largura dos Foliólulos Terminais	FLT	-0.8416	0.2609	0.3132
17	Pubescência dos Foliólulos	FPU	-0.2251	-0.4742	-0.7145
18	Base da Nervura Primaria Pubescente	FNP	0.5861	-0.5728	0.2936
19	Comprimento do pedicelo	PEC	0.7063	0.4769	-0.1755
20	Diâmetro da Inflorescência	IED	-0.0409	-0.4909	0.0295
21	Comprimento do Cálice	KC	0.3390	-0.0560	0.1743
22	Comprimento da Corola	CC	0.5391	-0.3572	0.4434
23	Comprimento dos Estames	EC	0.7207	0.0218	0.5563
24	Número de Estames	EM	-0.2894	-0.6103	0.3895
25	Comprimento do Ovário	OC	-0.6600	-0.6492	0.1151
26	Pilosidade de Ovário	OP	-0.6693	-0.2177	-0.6722
27	Comprimento do Estípite do Ovário	EPC	0.5016	-0.6163	-0.4322

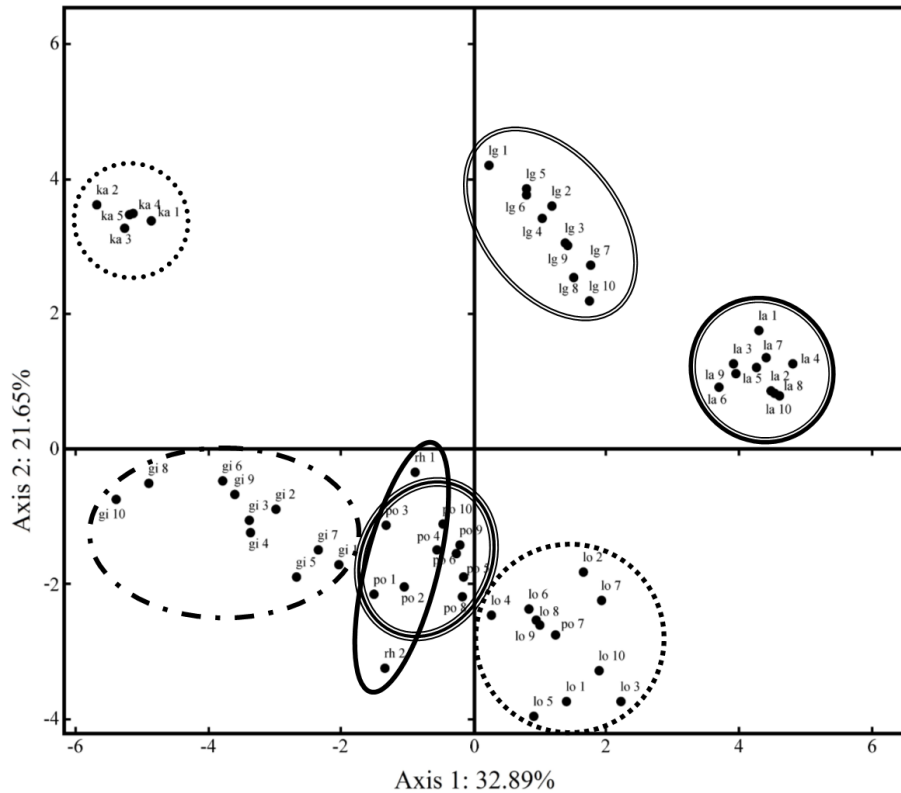
Fonte: Do autor.

Figura 2 - Análise de componentes principais (PCA) com a vortização de caracteres morfológicos, utilizados para as espécies do “Complexo Polyphylla” e o grupo externo (*S. langsdorffii* e *S. lasiophylla*). Legenda de acordo com a Tab 3.



Fonte: Do autor.

Figura 3 - Análise de componentes principais (PCA) de caracteres morfológicos. Legenda de acordo com a Tab 2.



Fonte: Do autor.

3.2.2 Análise Hierárquica de Agrupamento (Two-Way Cluster)

A análise hierárquica de agrupamento mostrou o posicionamento dos espécimes pertencentes ao “Complexo Polyphylla” e ao Grupo Externo, mediante os 27 caracteres morfológicos amostrados (Fig 4). O método de ligação (Ward’s Method) forneceu uma confiabilidade de 92,5%, confirmando que as espécies formam grupos concisos com os seus espécimes (Fig 4: reta no dendrograma horizontal). Esse resultado demonstra que a escolha dos caracteres é suficiente para a separação precisa dos táxons.

A análise de agrupamento ao longo do eixo horizontal (Fig 4) revela que as sete espécies amostradas formam grupos claros no dendrograma (Fig 4). O Grupo A1 é composto apenas por *S. lasiophylla* (la) e se encontra na base do dendrograma horizontal, separada das demais espécies, devido a maior divergência em sete caracteres morfológicos: nectários peciolares cupuliformes (NC); nectários no terço inferior do pecíolo (NTI); pubescência dos foliólulos

(FPU); pilosidade do ovário (OP); nectários peciolares pateliforme (NP); nectário peciolar discoide (ND) e nectário peciolar no terço médio (NTM) (Fig 4).

O Grupo A2 é formado por *S. langsdorffii* (lg) e fica isolado do grupo que contém o “Complexo Polyphylla”, pois apresenta a distinção de sete caracteres morfológicos, sendo eles: nectários peciolares cupuliformes (NC); nectários no terço inferior do pecíolo (NTI); nectário estipitado (NES); número de folíolos por par de pinas (FP); nectário peciolar pateliforme (NP); nectário peciolar oval (NO) e nectário no terço superior do pecíolo (NTS) (Fig 4).

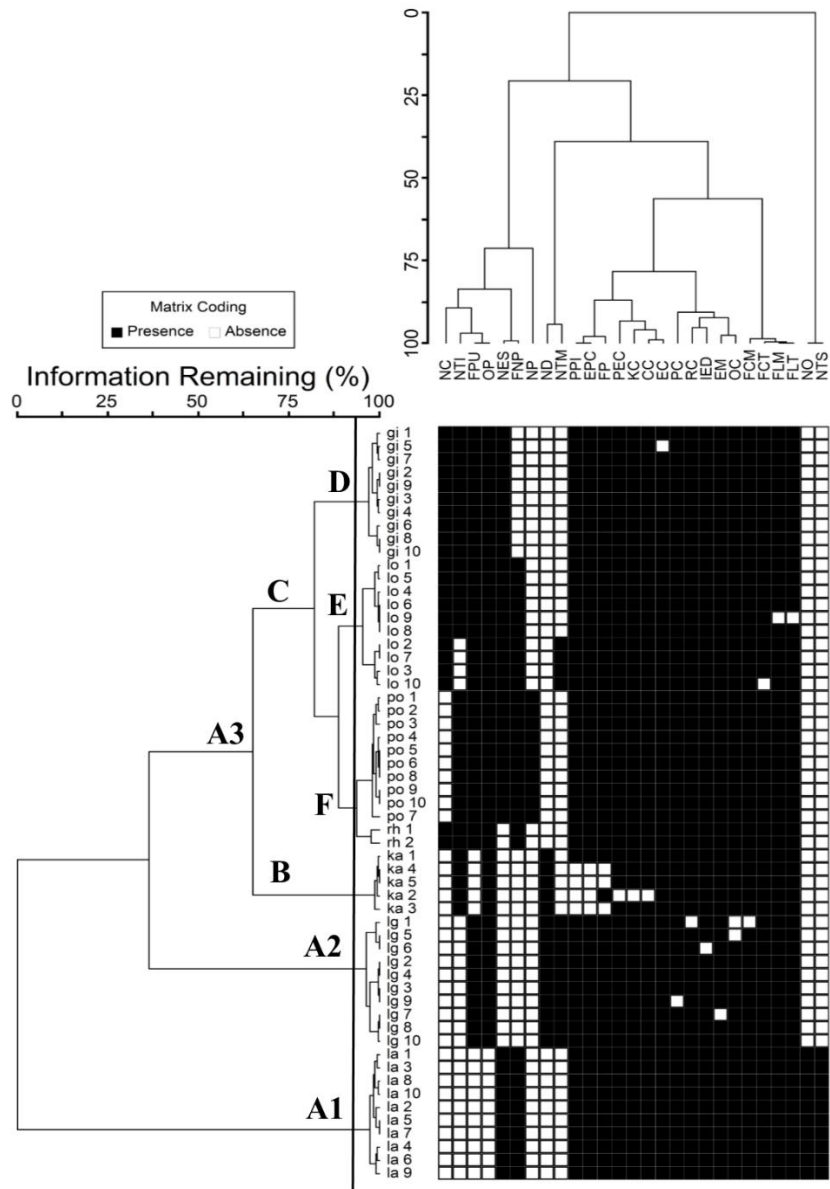
O Grupo A3 constitui o “Complexo Polyphylla”, sendo formado por: *S. kallunkiae* (ka); *S. giganticarpa* (gi); *S. lorentensis* (lo); *S. polyphylla* (po) e *S. rhytidocarpa* (rh). Como um subgrupo do Grupo A3 se encontra o Grupo B composto apenas por *S. kallunkiae* (ka). Mesmo sendo parte do “Complexo” esta espécie apresenta características morfológicas únicas, fazendo com que fique isolada em relação as demais espécies deste grupo, e os aspectos morfológicos cruciais foram: ausência de pubescência dos foliólulos (FPU); o menor comprimento do estípite (EPC); o menor número de pares de pinas (PPI); os menores comprimentos do cálice (KC) e do comprimento da corola (CC) (Fig 4).

O Grupo C é aquele que apresenta a maior complexidade possuindo como subgrupos os Grupo D, E e F, os quais contém as espécies: *S. giganticarpa* (gi); *S. lorentensis* (lo); *S. polyphylla* (po) e *S. rhytidocarpa* (rh). O Grupo D é composto apenas por *S. giganticarpa*, a espécie que dentro do “Complexo” apresenta maiores distinções morfológicas, principalmente relacionadas aos foliólulos, com os maiores valores em medidas: comprimento do foliólulo médio (FCM); largura do foliólulo médio (FLM); comprimento do foliólulo terminal (FCT) e comprimento do foliólulo terminal (FLT), além disso, não possui tricomas na base da nervura principal (FNP) (Fig 4).

O Grupo E é composto apenas por *S. lorentensis* (lo), sendo a formação deste grupo determinada principalmente por características da folha, pois *S. lorentensis* apresenta o maior número de pares de foliólulos por pina (FP) e os menores valores para os foliólulos, principalmente para largura dos foliólulos médios (FLM) e largura dos foliólulos terminais (FLT) (Fig 4).

O Grupo F compreende as espécies *S. polyphylla* (po) e *S. rhytidocarpa* (rh). Estas espécies são separadas apenas com base nas características inerentes ao nectário extrafloral peciolar. O nectário peciolar pateliforme (NP) e estipitado (NES) em *S. polyphylla* e o nectário peciolar cupuliforme (NC) em *S. rhytidocarpa* foram características cruciais na separação destas espécies (Fig 4).

Figura 4 - Análise Hierárquica de Agrupamento (Two-Way Cluster). Caracteres morfológicos (dendrograma vertical) (Tab 2). Espécimes (dendrograma horizontal a esquerda). LEGENDA: Presença (valor qualitativo) ou maior valor (quantitativo) (■); Ausência (valor qualitativo) ou menor valor (quantitativo) (□); *S. lasiophylla* (la); *S. langsdorffii* (lg); *S. kallunkiae* (ka); *S. rhytidocarpa* (rh); *S. polyphylla* (po); *S. loretensis* (lo); *S. giganticarpa* (gi).



Fonte: Do autor.

3.2.3 Procedimento de Permutação de Múltipla Resposta (MRPP)

A análise MRPP apresenta o valor $A = 0.77071423$, valor próximo a $A = 1$. Este valor indica que o agrupamento encontrado na análise Two-Way Cluster apresenta uma alta confiabilidade ao formar os grupos citados acima (Fig 4).

4 DISCUSSÃO

Os caracteres morfométricos adotados neste estudo confirmam que os indivíduos estudados são espécies de fato, pois foram capazes de agrupar todos os espécimes da mesma espécie, fossem elas pertencentes ao “Complexo Polyphylla” ou integrante do grupo externo escolhido. Parâmetros morfológicos relacionados a folha, tais como: número de par de pinas; foliólulos por par de pinas; comprimento e largura dos foliólulos e comprimento da inflorescências e demonstraram úteis na resolução de outro complexo específico em *Senegalia*, o “Complexo Burkei” (HAHN, 2016). O “Complexo *Acacia senegal*”, composto por espécies correlatas a *Senegalia*, utilizou os caracteres: número de foliólulos por pina; o número de pares de pinas; comprimento da raque e área dos foliólulos, para identificar diferenças entre as espécies *Acacia senegal* (L.) Willd. e *Acacia dudgeoni* Craib ex Holland (ASSOUMANE et al., 2012). Podemos inferir que os parâmetros morfológicos utilizados, principalmente relacionados a folha, podem ser usados como caracteres chave na identificação das espécies pertencentes a complexos específicos de *Senegalia* e grupos relacionados.

A espécie *Senegalia lasiophylla* se manteve como grupo externo, sendo plotada em um quadrante diferente das espécies do complexo. O mesmo ocorreu na análise Two-Way Cluster, onde *S. lasiophylla* permaneceu no Grupo A1, pois esta espécie apresentou parâmetros morfológicos únicos, como nectário peciolar no terço superior (NTS), ovário glabro (OP), além de apresentar o maior valor de comprimento de estames (EC), o que culminou com a posição periférica deste táxon. Outra característica morfológica divergente de *S. lasiophylla* em relação as demais espécies é o hábito trepador, que segundo Silva (1990) e Terra (2014) contrasta com as demais espécies que possuem porte arbustivo escandente ou arbóreo. A posição de *S. lasiophylla* como pertencente a um clado distinto do “Complexo Polyphylla”, já havia sido determinado por análises moleculares (TERRA et al., 2017), justificando o uso deste táxon como grupo externo, e reforçando a íntima relação existente entre as espécies do “Complexo”.

As análises morfométricas reafirmaram que *S. langsdorffii* e as espécies do “Complexo Polyphylla” pertencem ao mesmo Grupo, corroborando com as considerações filogenéticas previamente realizadas (TERRA et al., 2017). Porém os caracteres morfológicos como: comprimento do pecíolo (PC); comprimento da raque (RC); diâmetro da inflorescência (IED); número de estames (EN) e comprimento do ovário (OC) apresentaram valores muito inferiores em relação as espécies do “Complexo”, reafirmando que *S. langsdorffii* mesmo sendo do mesmo Grupo não integrou ao “Complexo”. Na análise hierárquica de agrupamento, *S. langsdorffii* e *S. kallunkiae* tiveram proximidade devido à presença de nectários discoides em

ambas espécies, porém as dimensões dos foliólulos são caracteres chave para a distinção das espécies, tendo em vista que *S. langsdorffii* apresentou baixos valores para: comprimento dos foliólulos médios (FCM), comprimento dos foliólulos terminais (FCT); largura dos foliólulos médios (FLM), largura dos foliólulos terminais (FLT). Outro caráter chave para a distinção de *S. langsdorffii* é o indumento canescente que cobre grande parte da planta (BARROS e MORIM, 2014).

A espécie *S. kallunkiae* foi incluída no “Complexo Polyphylla”, porém caracteres divergentes relacionados à folha, principalmente os elevados valores do comprimento dos foliólulos médios (FCM), comprimento dos foliólulos terminais (FCT); largura dos foliólulos médios (FLM), largura dos foliólulos terminais (FLT) e os poucos pares de pinas (NP) faz com que esta espécie se distinga facilmente das demais espécies, ficando no Grupo B. A folha de *S. kallunkiae*, cujo formato é rômbico-obovado, se assemelha aos foliólulos de *Senegalia altiscandens* (Ducke) Seigler e Ebinger e *Senegalia klugii* (Standl. ex J.F. Macbr.) Seigler e Ebinger, sendo estas três espécies pertencentes ao mesmo clado e situadas em uma porção basal, sugerindo que esta característica seja ancestral no Grupo (GRIMES e BARNEBY, 1985; RICO-ARCE, 2006; TERRA, 2014). As outras seis espécies que integram o grupoo, apresentam foliólulos com o formato ovado-lanceolado (TERRA, 2014).

O Grupo C foi o que apresentou a maior complexidade, pois contém outros três subclados (D, E e F) que agruparam *S. giganticarpa*, *S. lorentensis*, *S. polyphylla* e *S. rhytidocarpa*, aparecendo intimamente relacionados morfológicamente. Essas espécies eram tratadas como variedades de *S. polyphylla* no passado, e foram agrupadas em um mesmo grupo mediante a análises plastidiais, além de serem tratadas como um complexo filogenético de difícil resolução pois formam em uma politomia (TERRA, 2014; TERRA et al., 2017). O parâmetro morfológico comum a todos os integrantes do Grupo C foi o nectário peciolar cupuliforme, com exceção de *S. polyphylla* cujo nectário peciolar é pateliforme. Porém, apesar de *S. polyphylla* possuir nectário peciolar pateliforme, os seus nectários da raque são cupuliformes (TERRA, 2014; BARROS e MORIM, 2014), o que reafirma que a conformação cupuliforme do nectário é algo inerente a este Grupo (QUEIROZ, 2009; BARROS e MORIM, 2014; TERRA, 2014). Nectários peciulares cupuliformes não são exclusivos deste Grupo, pois também são encontrados em outras duas espécies, pertencentes a clados distintos, e ocorrentes na América do Sul: *Senegalia cearensis* Terra e Garcia e *Senegalia parviceps* (Speg.) Seigler e Ebinger (TERRA e GARCIA, 2016), sendo esta última pertencente a um clado basal de *Senegalia* (TERRA, 2014).

O subgrupo D, formado pelos espécimes de *S. giganticarpa*, pode ser explicado por caracteres referentes à folha, pois estes espécimes apresentaram a maior amplitude do comprimento do pecíolo; foliólulos medianos e terminais com maiores dimensões; e ausência de pilosidade na base da nervura principal. Em relação aos integrantes dos subgrupos E e F, *S. giganticarpa* foi considerada como variedade de *Acacia polyphylla*, juntamente com *S. rhytidocarpa* e *S. polyphylla* (LEWIS, 1996; RICO-ARCE, 2006), e na PCA os espécimes destas três espécies permaneceram intimamente relacionados, reforçando a proximidade morfológica deste grupo. O Grupo em que se encontra o “Complexo Polyphylla” contém a espécie *Senegalia alemquerensis* (Huber) Seigler e Ebinger, que no estágio vegetativo pode ser confundida com *S. giganticarpa* devido às dimensões e ao formato do foliólulo, porém *S. alemquerensis* possui nectário peciolar sésil e verruciforme e não estipitado e cupuliforme (TERRA, 2014). Nos subgrupos E e F, ficaram as espécies *S. lorentensis*; *S. polyphylla* e *S. rhytidocarpa*, cujos foliólulos apresentaram os menores valores para comprimento dos foliólulos médios (FCM), comprimento dos foliólulos terminais (FCT); largura dos foliólulos médios (FLM), largura dos foliólulos terminais (FLT), além da base da nervura principal com pilosidade acentuada (FNP).

O subgrupo E ficou compreendido apenas *S. lorentensis*, pois apresentou os menores valores para os foliólulos, tais como: comprimento dos foliólulos médios (FCM), comprimento dos foliólulos terminais (FCT); largura dos foliólulos médios (FLM), largura dos foliólulos terminais (FLT). Além disso, apresentamos maior número de pares de pinas e maior quantidade de foliólulos por pina, quando comparada a *S. polyphylla* e *S. rhytidocarpa*. As espécies *S. lorentensis* e *S. polyphylla* são extremamente comuns desde a América Central até América do Sul, ocorrendo em áreas afins, fazendo com que estas espécies sejam constantemente confundidas, devido similaridades morfológicas e de distribuição (EBINGER, 2017; SEIGLER, 2014). As análises de PCA mostraram uma nítida proximidade entre estes táxons, reforçando a proximidade filogenética (TERRA et al., 2017).

O subgrupo F ficou composto por *S. polyphylla* e *S. rhytidocarpa*, sendo as espécies que tiveram a maior similaridade morfométrica, segundo a confiabilidade apresentada pela análise Two-Way Cluster. Porém, na análise de PCA estas espécies não mostraram uma segregação clara, pois os respectivos espécimes se encontraram intimamente envolvidos, o que sugere que um número de espécimes maior seja necessário a fim de se obter resultados mais concisos. Dentre os aspectos divergentes entre estas duas espécies podemos citar os aspectos florais de *S. rhytidocarpa*, pois esta apresentou maiores valores para diâmetro da inflorescência, maior comprimento dos estames e do estípite. Autores como Barros e Morim (2014) e Rico-Arce

(2006) mencionaram que *S. rhytidocarpa* ocorre no Domínio Amazônico, principalmente, o que sugere que estruturas reprodutivas mais vistosas poderiam garantir maior êxito na reprodução em um ambiente altamente adensado de espécies.

Senegalia polyphylla, incluída no subgrupo F, mostrou uma variação morfológica em relação ao padrão morfológico do nectário encontrado no Grupo C. Todos os integrantes do Grupo C apresentaram apenas nectários cupuliformes, no pecíolo e na raque, porém *S. polyphylla* apresentou uma variação, possuindo nectários pateliforme no pecíolo e cupuliforme na raque. Melo et al. (2010) ao analisarem nectários extraflorais no “Clado Mimosoideae”, constataram que *S. polyphylla* apresentou o formato desta estrutura divergente dos demais representantes deste grupo, sugerindo que esse parâmetro possa ser uma novidade evolutiva.

Mediante as análises realizadas neste trabalho, podemos concluir que os parâmetros morfológicos adotados foram úteis tanto na segregação, quanto na hierarquização dos espécimes estudados, permitindo uma clara individualização das espécies do complexo. Os caracteres relacionados às folhas, principalmente a conformação do nectário, foram extremamente úteis. *Senegalia kallunkiae* apresentou padrões morfológicos destoantes das demais espécies, principalmente relacionados aos nectários e aos foliólulos, sugerindo que esta espécie deva ser retirada do “Complexo”. *Senegalia polyphylla* e *S. rhytidocarpa* apresentaram uma tênue segregação, sugerindo estudos complementares.

REFERÊNCIAS

- ASSOUMANE, A.; MAYAKI, A.Z.; FAVREAU, B.; BEZANCON, G.; SAADOU, M. e VERHAEGEN, D. Differentiation between two sub-species of *Acacia senegal* complex: *Acacia senegal* (L.) Willd. and *Acacia dudgeoni* Craib ex Holland using morphological traits and molecular markers. **Genetic Resources and Crop Evolution**. 59(1):39-48. 2012.
- BARROS, M.J.F. e MORIM, M.P. *Senegalia* (Leguminosae, Mimosoideae) from the Atlantic Domain, Brazil. **Systematic Botany**. 39: 452-477. 2014.
- BOUCHENAK-KHELLADI, Y.; O. MAURIN; J. HUNTER e M. VAN DER BANK. The evolutionary history and biogeography of Mimosoideae (Leguminosae): An emphasis on African Acacias. **Molecular Phylogenetics and Evolution**. 57: 495-508. 2010.
- BURKART, A. Leguminosae - Mimosoideae Parte I. **Flora Illustrada Catarinense**. Traduzido por Roberto Klein. Herbário Barbosa Rodrigues-HBR. Itajaí-SC. p. 49-83. 1979.
- DOROSZEWSKA, A. The genus *Trollius*: a taxonomical study. **Monographiae Botanicae**. 41: 1-167. 1974.
- DUMINIL, J. e DI MICHELE, M. Plant species delimitation: a comparison of morphological and molecular markers. **Plant Biosystems**. 143: 528-542. 2009.
- EBINGER, J.E. A new *Senegalia* (*S. seigleri*, Fabaceae, Mimosoideae) from Bahia, Brazil. **Phytologia**. 99: 126-129. 2017.
- FABRICIUS, O. **Favna groenlandica, systematice sistens animalia Groenlandiae occidentalis hactenus indagata, quad nomen specificum**. Hafniae et Lipsiae, Ioannis Gottlob Rothe. p. 427. 1780.
- GRIMES, J.W. e BARNEBY, R.C. A New *Acacia* (Mimosaceae) from Tropical Southeast Brazil. **Brittonia**. 37: 186-189. 1985.
- HAHN, N. *Senegalia montis-salinarum*, a new species of Fabaceae: Mimosoideae endemic to the Soutpansberg, South Africa. **Phytotaxa**. 244 (2): 174-180. 2016.
- HOLMGREN, P.K. e N.H. HOLMGREN. Index Herbariorum. Disponível em: <http://sweetgum.nybg.org/ih/>. Acesso em 13 dez. 2017. 2009.
- KLEINJAN, C.A. e HOFFMANN, J.H. Advances in clarifying the phylogenetic relationships of Acacias: relevance for biological control. **Acta Oecologica**. 48, 21-29. 2013.
- KNOWLTON, N. Molecular genetic analyses of species boundaries in the sea. **Hydrobiologia**. 420: 73-90. 2000.

KYALANGALILWA, B.; J.S. BOATWRIGHT; B.H. DARU; O. MAURIN e M. VAN DER BANK. Phylogenetic position and revised classification of *Acacia* s. l. (Fabaceae: Mimosoideae) in Africa, including new combinations in *Vachellia* and *Senegalia*. **Botanical Journal of the Linnean Society**. 172: 500-523. 2013.

LEWIS, G.P. **Legumes of Bahia**. Kew, Royal Botanic Gardens. p. 369. 1987.

LEWIS, G.P. A new, large-fruited variety of *Acacia polyphylla* DC. (Leguminosae: Mimosoideae) from Brazil. **Kew Bulletin**. 51(3): 591-594. 1996.

LPWG - The Legume Phylogeny Working Group. A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. **Taxon**. 66(1): 44-77. 2017.

MARTIUS, A.G.E.Von. Leguminosae, in C.F.P. **Flora Brasiliensis**. Vol. XV, I-II-III, Monachii. 1876.

MASLIN, B.R. Synoptic overview of *Acacia* sensu lato (Leguminosae: Mimosoideae) in east and southeast Asia. **Garden Bulletin of Singapore**. 67: 231-250. 2015.

MASLIN, B.R. Generic and subgeneric names in *Acacia* following retypification of the genus. **Muelleria**. 26(1): 7-9. 2008.

McCUNE, B. e MEFFORD, M.J. PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 6. MjM Software, Glenden Beach, Oregon, U.S.A. p. 172. 2011.

MAYR, E. Speciation phenomena. **American Naturalist**. 74: 249-278. 1940.

MELO, Y.; MACHADO, S.R. e ALVES, M. Anatomy of extrafloral nectaries in Fabaceae from dry seasonal forest in Brazil. **Botanical Journal of the Linnean Society**. 163: 87-98. 2010.

MILLER, J.T. e SEIGLER, D.S. Evolutionary and taxonomic relationships of *Acacia* s. l. (Leguminosae: Mimosoideae). **Australian Systematic Botany**. 25: 217-224. 2012.

MILLER, J. T.; TERRA, V.; RIGGINS, C.; EBINGER, J.E. e SEIGLER, D.S. Molecular phylogenetics of *Parasenegalia* and *Pseudosenegalia*. **Systematic Botany**. 42: 465-469. 2017.

MURTAGH F. e LEGENDRE P. Ward's hierarchical agglomerative clustering method: which algorithms implement Ward's criterion? **Journal of Classification**. 31: 274-295. 2014.

OLAVE M., AVILA L.J., SITES J.W. JR. e MORANDO M. Model-based approach to test hard polytomies in the *Eulaemus* clade of the most diverse South American lizard genus *Liolaemus* (Liolaemini, Squamata). **Zoological Journal of the Linnean Society**. 174(1): 169-184. 2015.

OLIVEIRA, C.C.; R. B. ZANDAVALLI; A.L. ALVES DE LIMA e M.J. NOGUEIRA RODAL. Functional groups of woody species in semi-arid regions at low latitudes. **Austral Ecology**. 40: 40-49. 2015.

- PELLMYR, O. The cost of mutualism: interactions between *Trollius europaeus* and its pollinating parasites. **Oecologia**. 78: 53-59. 1989.
- PFENNINGER, M. e SCHWENK, K. Cryptic species are homogeneously distributed among taxa and biogeographical regions. **BMC Evolutionary Biology**. 7: 21. 2007.
- QUEIROZ, L.P. de **Leguminosas da caatinga**. Feira de Santana: Universidade Estadual de Feira de Santana/Royal Botanic Gardens, Kew/Associação Plantas do Nordeste. p. 467. 2009.
- RICO-ARCE, M.L. *Acacia polyphylla* var. *rhytidocarpa* (Leguminosae: Mimosoideae), un nuevo taxon de Bolivia y Brasil. **Anales del Jardín Botánico de Madrid**. 63: 27-30. 2006.
- RICO-ARCE, M.L. **A Checklist and Synopsis of American Species of *Acacia* (Leguminosae: Mimosoideae)**. Conabio. México. p. 207. 2007.
- SEIGLER, D.S. A new *Senegalia* (Fabaceae, Mimosoideae) from southern Peru. **Novon**. 23: 90-93. 2014.
- SEIGLER, D.S.; J.E. EBINGER e J.T. MILLER. The genus *Senegalia* (Fabaceae: Mimosoideae) from the New World. **Phytologia**. 88: 38-93. 2006.
- SEIGLER, D.S., EBINGER, J.E.; RIGGINS, C.H.; TERRA, V.; e MILLER, J.T. *Parasenegalia* and *Pseudosenegalia* (Fabaceae: Mimosoideae): New genera of the Mimosoideae. **Novon**. 25(2): 180-205. 2017.
- SEIGLER, D. S. e EBINGER, J.E. A New *Senegalia*, (*S. alexae*, Fabaceae: Mimosoideae) from Panama, Brazil, and Peru. **Phytologia**. 99(3): 221-225. 2017.
- SIGOVINI, M.; KEPPEL1, E. e TAGLIAPIETRA, D. Open Nomenclature in the biodiversity era. **Methods in Ecology and Evolution**. 7(1): 1217-1225. 2016.
- SILVA, A.S.L. da. Contribuição ao estudo sistemático das espécies do gênero *Acacia* Mill. (Leguminosae-Mimosoideae) ocorrentes na Amazônia brasileira. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, série Botânica**. 6(2): 159-226. 1990.
- SIMPSON, M.G. **Plant systematics**. Amsterdam, Elsevier/Academic Pres. p. 603. 2006.
- SZEKELY, G.J. e RIZZO, M.L. Hierarchical Clustering Via Joint Between- Within Distances: Extending Ward's Minimum Variance Method. **Journal of Classification**. 22(2): 151-183. 2005.
- TERRA, V. ***Senegalia* Raf. (Leguminosae-Mimosoideae) no Brasil: taxonomia, filogenia e distribuição geográfica**. Ph.D. thesis. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa. p. 196. 2014.
- TERRA, V.; NERI, A.V. e GARCIA, F.C.P. Patterns of geographic distribution and conservation of Acacieae Benth. (Leguminosae-Mimosoideae), in Minas Gerais, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**. 37: 151-158. 2014.
- TERRA, V. e GARCIA, F.C.P. A new species of *Senegalia* (Leguminosae-Mimosoideae) from the Caatinga Domain, Brazil. **Phytotaxa**. 288(2): 181-186. 2016.

TERRA, V.; GARCIA, F.C.P.; QUEIROZ, L.P. de; VAN DER BANK, M. e MILLER, J.T. Data from: Phylogenetic relationships in *Senegalia* (Leguminosae- Mimosoideae) emphasizing the South American lineages. **Systematic Botany**. 42(3): 458-464. 2017.

VALZ, P. D. e THOMPSON, M.E. Exact inference for Kendall's S and Spearman's rho. **Journal of Computational and Graphical Statistics**. 3: 459-472. 1994.

VASSAL, J. Apport des recherches ontogeniques et seminologiques a l'etude morphologique, taxonomique et phylogénique du genre *Acacia*. **Bulletin de la Société d' Histoire Naturelle de Toulouse**. 108: 125-247. 1972.

VASSAL, J. Acacieae Benth. Pp. 169-171 in Advances in legume systematics vol. 1, eds. R. M. Polhill and P.H. Raven. Kew: Royal Botanic Gardens. 1981.

VILLARREAL-QUINTANILLA, J.A; ENCINA-DOMÍNGUEZ, J.A. e ESTRADA-CASTILLÓN, A.E. The identity of *Senegalia saltilloensis* (Fabaceae). **Acta Botanica Mexicana**. 122: 157-163. 2018.

WARD, J.H. Hierarchical Grouping to Optimize an Objective Function. **Journal of the American Statistical Association**. 58: 236-244. 1963.

WHITTALL, J.B.; HELLQUIST, C.B.; SCHNEIDER, E.L. e HODGES, S.A. Cryptic species in an endangered pondweed community (Potamogeton, Potamogetonaceae) revealed by AFLP markers. **American Journal of Botany**. 91: 2022-2029. 2004.

ARTIGO 2**ANATOMIA FOLIAR COMPARADA DO “COMPLEXO POLYPHYLLA”, EM
Senegalia Raf. (LEGUMINOSAE Juss.: “CLADO MIMOSOIDEAE”): Uma
Abordagem Taxonômica**

Flávio Antônio Zagotta Vital¹; Vanessa Terra²; Ítalo Antônio Cotta Coutinho³ e Adriana
Tiemi Nakamura²

¹Universidade Federal de Lavras, Departamento de Biologia, Programa de Pós-Graduação em Botânica Aplicada, Campus Universitário, Caixa Postal 3037, CEP: 37200-000, Lavras-MG, Brasil.

²Universidade Federal de Uberlândia, Instituto de Ciências Agrárias, Campus Monte Carmelo, Rodovia LMG 746, Km 01, s/nº, CEP 38.500-000, Monte Carmelo-MG, Brasil.

³Universidade Federal do Ceará, Departamento de Biologia, Campus do Pici, Av. Mister Hull, s/nº, CEP 60.455-760, Fortaleza-CE, Brasil.

RESUMO

Senegalia s.s. Raf. é um gênero do “Clado Mimosoideae” e, mesmo com a circunscrição atual, as relações interespecíficas não são bem compreendidas. *Senegalia polyphylla* é uma das espécies que possui posicionamento filogenético incerto, aliado a um histórico nomenclatural conflitante. Além desta espécie, *S. giganticarpa*, *S. rhytidocarpa*, *S. lorentensis*, *S. kallunkiae* e *S. klugii* apresentam grande similaridade morfológica, dificultando a delimitação específica de cada uma delas e, formando o “Complexo Polyphylla”. Sabendo-se da importância da morfologia e anatomia foliar como ferramenta para a taxonomia, o objetivo deste trabalho foi encontrar caracteres morfoanatômicos que auxiliem na delimitação dessas espécies. Todas as espécies do complexo citadas acima foram amostradas, exceto *S. klugii*. O formato rômbico-obovado do folíolo de *S. kallunkiae* a distingue das demais. *Senegalia kallunkiae* e *S. giganticarpa* apresentam quatro nervuras de menor calibre, enquanto as demais espécies apresentam apenas três. *Senegalia kallunkiae* não apresenta projeção da nervura de maior calibre em nenhuma das faces do limbo; *S. giganticarpa*, *S. lorentensis* e *S. polyphylla* a projeção é adaxial; *S. rhytidocarpa* a projeção é para a face abaxial. Todas as espécies apresentam folhas pilosas, mas apenas *S. polyphylla* e *S. rhytidocarpa* exibem tricomas glandulares capitados elípticos. O padrão de vascularização do pecíolo e da raque é distinto entre as espécies: *S. giganticarpa* possui quatro feixes acessórios (FA) anficrivais e maior número de feixes no sistema vascular central (SVC) do pecíolo, totalizando doze. *Senegalia lorentensis* apresenta seis feixes no SVC e as demais espécies, oito. Na raque, *S. polyphylla* apresenta três FA na raque proximal e raque distal com secção transversal triangular. Os dados apresentados nesse trabalho demonstraram que a morfoanatomia foliar revela importantes aspectos extremamente úteis à delimitação taxonômica das espécies do “Complexo Polyphylla”. Esses dados ratificam a remoção de *S. kallunkiae* do “Complexo Polyphylla” como sugerido no primeiro capítulo.

Palavras-chave: Pecíolo. Raque. Foliólulo. Sistema Vascular Central. Feixes Acessórios.

ABSTRACT

Senegalia s.s. Raf. is a genus of the "Mimosoideae Clade", and even with the current circumscription, the interspecific relations are not understood enough. *Senegalia polyphylla* is one of the species that has uncertain phylogenetic positioning and a conflicting nomenclatural history. Beside this species, *S. giganticarpa*, *S. rhytidocarpa*, *S. lorentensis*, *S. kallunkiae*, and *S. klugii* present a huge morphological similarity, hindering the specific delimitation of each one of them. Because of the similarity among these six species and the difficulty delimitation, they are part of the "Polyphylla Complex". Knowing the importance of leaf morphology and anatomy as a tool for taxonomy, the objective of this work was to find morphological and anatomical characters that help in the delimitation of these species. All species mentioned before were sampled, except by *S. klugii*. The leaflet rhombic-obovate of *S. kallunkiae* distinguishes it from the others. *Senegalia kallunkiae* and *S. giganticarpa* present four veins of smaller caliber, while the other species only three. *Senegalia kallunkiae* does not present projection of the largest caliber of rib on either side of the leafblade. In *S. giganticarpa*, *S. lorentensis*, and *S. polyphylla* the projection is adaxial. *Senegalia rhytidocarpa* the projection is into the abaxial face. All species present pubescent leaves, but only *S. polyphylla* and *S. rhytidocarpa* exhibit elliptical capillary glandular trichomes. The pattern of vascularization of the petiole and rachis is distinct among species: *S. giganticarpa* has four amphibian accessory bundles (FA) and a bigger number of bundles in the central vascular system (SVC) of the petiole, totaling twelve. *Senegalia lorentensis* shows six bundles in SVC and the other species, eight. In the rachis, *S. polyphylla* presents three FAs in the proximal rachis and a distal rachis with triangular cross-section. The data presented in this work show that leaf morphoanatomy reveals important aspects extremely useful to the taxonomic delimitation of the species of the "Polyphylla Complex". Characters as leaflet shape, presence of glandular trichomes, vascularization of the petiole, rachis, and leaflet, such as number and conformation of bundles, were useful in species segregation. These data confirm the removal of *S. kallunkiae* from the "Polyphylla Complex" as suggested in the first chapter.

Keywords: Petiole. Rachis. Leaflet. Central Vascular System. Accessories Bundles.

1 INTRODUÇÃO

Senegalia s.s. é um gênero do “Clado Mimosoideae” (Caesalpinoideae) (LPWG, 2017) que possui cerca de 200 espécies (SEIGLER e EBINGER, 2017) de distribuição pantropical, com 100 espécies ocorrendo nas Américas, 69 na África, 43 na Ásia e 2 na Austrália (SEIGLER e EBINGER, 2017; TERRA et al., 2017). No Brasil, existe o relato para a ocorrência 56 espécies (TERRA e GARCIA, 2016).

Algumas espécies pertencentes a este gênero possuem um histórico de problemas de delimitação taxonômica em função de possuírem diversas características morfológicas sobrepostas, principalmente relacionadas à folha, tais como: número de pares de pinas; formato e número dos foliólulos e morfologia dos nectários extraflorais (TERRA, 2014; BARROS e MORIM, 2014; SEIGLER e EBINGER, 2017). A consequência desta sobreposição de caracteres é a delimitação de cinco complexos específicos de difícil resolução (RICO-ARCE, 2006; QUEIROZ, 2009; TERRA, 2014; HAHN, 2016; TERRA et al., 2017).

Senegalia polyphylla (DC.) Britton e Rose é uma das espécies que apresenta um histórico nomenclatural conflitante (DeCANDOLE, 1813; BRITTON e ROSE, 1928; BRITTON e KILLIP, 1936; SEIGLER e EBINGER, 2006). Aliado a isso, outras cinco espécies *S. gigantocarpa* (G.P. Lewis) Seigler e Ebinger, *S. rhytidocarpa* (L. Rico) Seigler e Ebinger, *S. lorentensis* (J.F. Macbr.) Seigler e Ebinger, *S. kallunkiae* (Grimes e Barneby) Seigler e Ebinger e *S. klugii* (Standley ex J.F. Macbride) Seigler e Ebinger) apresentam grande similaridade morfológica, o que dificulta uma delimitação específica (RICO-ARCE, 2006; QUEIROZ, 2009; TERRA, 2014; TERRA et al., 2017). Devido a esta similaridade, este grupo de seis espécies vem sendo denominado na literatura como “Complexo Polyphylla” (RICO-ARCE, 2006; QUEIROZ, 2009; TERRA, 2014).

As espécies incluídas no “Complexo Polyphylla” são tradicionalmente consideradas distintas com base em caracteres vegetativos, especialmente características foliares (RICO-ARCE, 2006; TERRA, 2014; TERRA et al., 2017). Tais caracteres exibem padrões de sobreposição, o que inviabiliza a identificação das espécies baseada apenas na morfologia, se fazendo necessárias análises adicionais como a anatômica para fornecer dados que auxiliem na delimitação dos táxons. Nos casos em que a morfologia externa apresenta padrões de variação sobrepostos, características anatômicas têm sido úteis para uma melhor circunscrição de taxa em complexos específicos (METCALFE, 1983; FIRETTI-LEGGIERI et al., 2013; PÉREZ-FARRERA et al., 2014; ALMEIDA et al., 2017). A análise da anatomia foliar, principalmente relacionada à disposição dos feixes vasculares no pecíolo e no limbo, tem se mostrado um bom

parâmetro de segregação de espécies intimamente relacionadas (PÉREZ-FARRERA et al., 2014; ALMEIDA et al., 2017).

Uma abrangente averiguação realizada por DeCandolle (1879) elucida vários conceitos fundamentais relacionados os feixes vasculares do pecíolo, afirmando que o tipo de feixe apresentado pela espécie pode ser um caráter único e pode ser usado taxonomicamente na segregação de táxons. Este fato é confirmado por Metcalfe (1942), que ao identificar três tipos de organização para o sistema vascular central (SVC) do pecíolo, afirma que a organização dos feixes em cilindro medular aberto com feixes acessórios (FA), semelhante aos encontrados em *Senegalia angico* (Mart. in Colla) Seigler e Ebinger (ZAGOTTA-VITAL et al., 2018), é um padrão muito difundido em Leguminosae, e que auxilia na delimitação das espécies deste grupo. Ao analisar indivíduos inerentes às subfamílias Cercidoideae (LUSA e BONA, 2009; ELBANNA et al., 2016), Detarioideae (RODRIGUES e MACHADO, 2008), Caesalpinoideae (SHAHEEN, 2007; LÓ e DUARTE, 2011; COUTINHO et al., 2013; NASSAR et al., 2013), “Clado Mimosoideae” (SHAHEEN, 2006; ARAMBARRI et al., 2006) e Papilonoideae (TEIXEIRA e GABRIELLI, 2006; HENEIDAK e SHAHEEN, 2007; OKWUCHUKWU e UWABUKEONYE, 2017), com exceção de Duparquetioidae e Dialioideae, diversos autores concluem que as secções transversais do pecíolo e da raque são extremamente úteis para a delimitação de espécies, principalmente quando se averigua o número e a conformação de feixes do SVC e também dos FA. Além disso, a anatomia dos foliólulos em Leguminosae é taxonomicamente útil nos níveis de gênero e espécie (SARTORI e TOZZI, 2002; SILVA et al. 2018).

Considerando a difícil delimitação das espécies pertencentes ao “Complexo Polyphylla” devido à sobreposição de caracteres morfológicos e considerando a anatomia foliar uma ferramenta utilizada com sucesso na identificação de espécies, este trabalho busca encontrar caracteres anatômicos foliares, relacionados ao pecíolo, a raque e aos foliólulos, que auxiliem na delimitação destas espécies.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Obtenção do Material Botânico

Para este estudo foram amostradas cinco das seis espécies pertencentes ao “Complexo Polyphylla”: *Senegalia kallunkiae*, *S. giganticarpa*, *S. lorentensis*, *S. polyphylla* e *S. rhytidocarpa*. Devido à ausência registros de *S. klugii* nos herbários brasileiros e a incerteza de seus locais de ocorrência em território nacional, como mencionado por Terra (2014), não foi possível amostrar esta espécie neste trabalho. Ramos das espécies *S. giganticarpa*, *S. lorentensis*, *S. polyphylla* foram coletados e depositados no herbário vinculado a Universidade Federal de Lavras (ESAL). As espécies *S. kallunkiae* e *S. rhytidocarpa* tiveram amostras de folhas retiradas de duplicatas do herbário vinculado a Universidade Estadual de Feira de Santana (HUEFS) (Apêndice 2).

2.2 Análise Anatômica

Para a análise histológica foliar foram utilizadas folhas totalmente expandidas. Foram selecionados segmentos da base do pecíolo, segmentos proximal e distal da raque, antes e após os nectários. Também foram amostrados foliólulos da porção mediana das pinas, seccionados na porção mediana, na região da nervura principal subcêntrica e das nervuras secundárias.

O material coletado foi fixado em solução de Karnovsky por 24 horas (KARNOVSKY, 1965), e desidratados gradativamente em etanol 50%, 70%, 85% e 95% (PAIVA et al., 2011), enquanto que o material de herbário foi reidratado de acordo com Smith e Smith (1942) e estocado em álcool etílico a 70%, passando posteriormente pela desidratação.

As amostras coletadas foram infiltradas, incluídas em hidroxietilmetaacrilato Leica® e seccionadas em micrótomo rotativo, transversalmente, a uma espessura de 6 µm. As secções foram coradas em Azul de Toluidina O (pH 4,7) (O'BRIEN et al., 1964) e as lâminas montadas com verniz vitral incolor 500 Acrilex® (PAIVA et al., 2006).

Para o material herborizado, foram realizados cortes com auxílio do micrótomo de mesa, a uma espessura de 6 µm. Os cortes foram clarificados com Hipoclorito (50%), lavados com água acética a 1%, lavados triplamente com água destilada (JOHANSEN, 1940) e corados com Safrablau (1%: 0,9 Azul de Astra e 0,1 Safranina) (JOHANSEN, 1940). O laminário foi montado em solução de água glicerinada (50%) (O'BRIEN et al., 1964; JOHANSEN, 1940).

Foliólulos retirados da porção mediana das pinas foram utilizados na identificação dos tipos de venação e da epiderme pelo método de diafanização (SHOBE e LERSTEN, 1967), corados com Safranina aquosa 0,005% e montados entre lâmina e lamínula em gelatina glicerinada (JOHANSEN, 1940), corados com Safranina aquosa 0,005% e montados entre lâmina e lamínula em gelatina glicerinada (JOHANSEN, 1940).

Desenhos esquemáticos de seções do pecíolo foram realizados com o uso de câmara clara acoplada ao microscópio de luz. A classificação dos tipos de venação, os tipos de estômatos e os arranjos vasculares do pecíolo e da raque seguiram a terminologia adotada por Hickey (1979), Wilkinson (1979) e Howard (1979), respectivamente.

Todas as análises microscópicas e registros fotográficos foram realizados em microscópio estereoscópico da marca ZEISS® (Axiolab LR 66239C) com câmera fotográfica (Sony® Cyber-shot DSC-P200) acoplada, nos laboratórios de Anatomia Vegetal da Universidade Federal de Lavras e da Universidade Federal do Ceará.

3 RESULTADOS

3.1 Descrição Anatômica do Pecíolo e da Raque

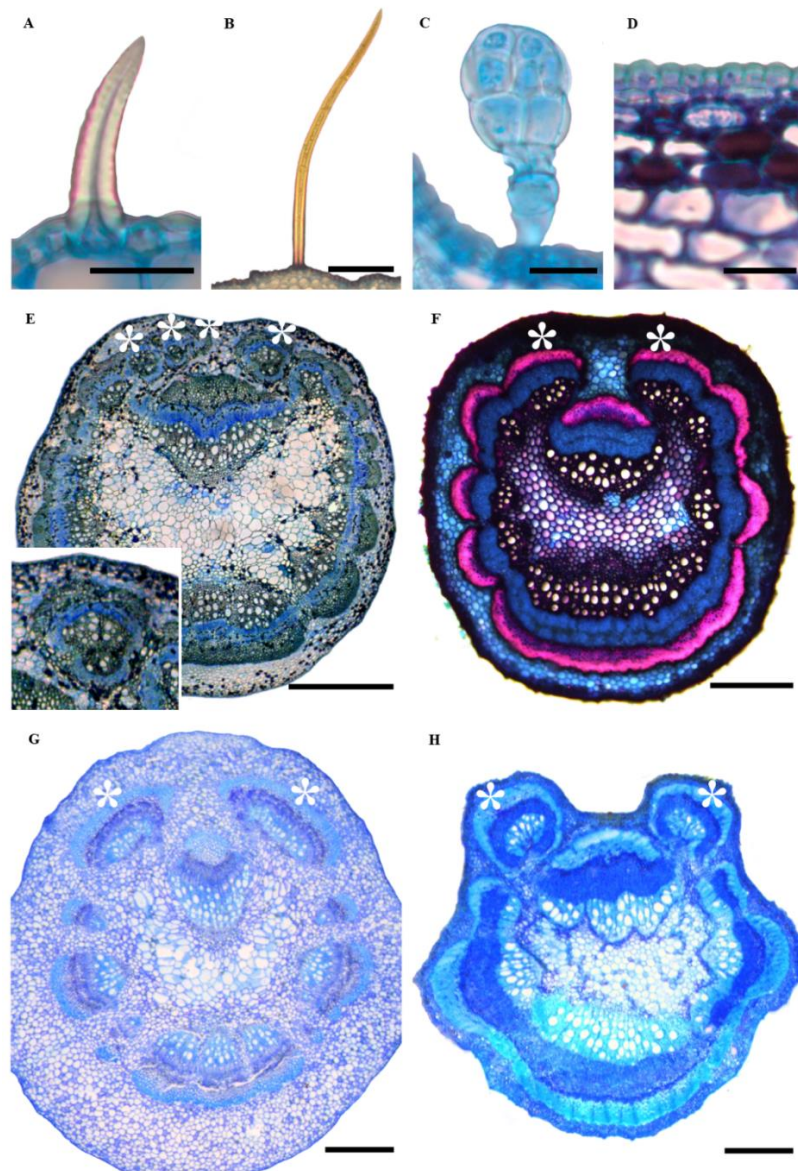
Pecíolo. O pecíolo das espécies estudadas é revestido com epiderme unisseriada que contém tricomas tectores, uni a multicelulares, unisseriados (Fig. 1 A; B). *Senegalia polyphylla* e *S. rhytidocarpa* são as únicas espécies que possuem tricomas glandulares capitados elípticos, compostos por uma célula basal, pelo pedúnculo unisseriado e tricelular; e pela porção capitada multisseriada (Fig. 1 C). O córtex é composto por células de parênquima fundamental e idioblastos fenólicos para todas as espécies (Fig. 1 D).

O sistema vascular do pecíolo é analisado antes e depois do NEF, pois ocorrem modificações na posição dos feixes acessórios (FA) e na quantidade de parênquima interfascicular do sistema vascular central (SVC). Os FA são encontrados na porção adaxial do pecíolo podendo variar em número de dois a quatro (este somente para *S. giganticarpa*) e tipo de feixe, colateral para todas as espécies (Fig. 1F, G) e com exceção de *S. giganticarpa* cujos os feixes são anficrivais (Fig. 1 E; 2 A) (Tab. 1). São observadas fibras ao redor dos feixes acessórios.

Após o NEF do pecíolo em direção ao primeiro par de pinas, nota-se que os FA ficam protuberantes na face adaxial do pecíolo e o floema se prolifera, chegando por vezes a quase circundar por completo o xilema (Fig. 1 H). Nesta porção do pecíolo, as fibras junto aos feixes se tornam mais espessas.

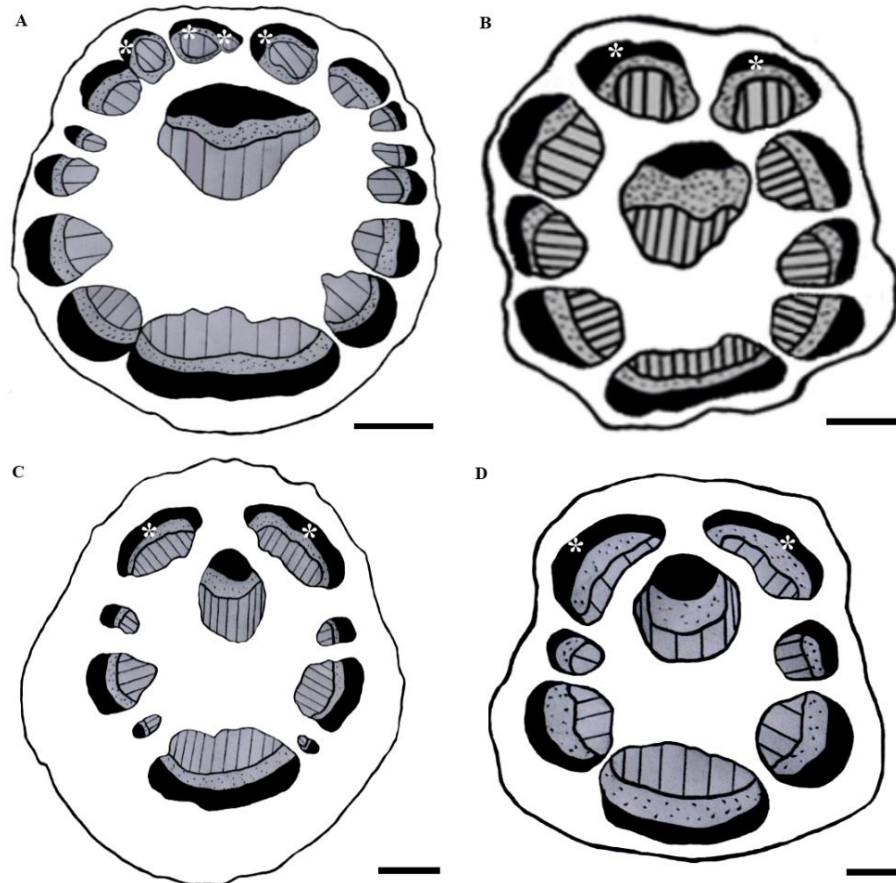
O SVC do pecíolo é formado por feixes vasculares colaterais com parênquima interfascicular na região proximal do pecíolo e após o NEF, o parênquima torna-se mais evidente (Fig. 1 E-H; Fig. 2). O SVC é do tipo eustelo para todas as espécies. O número de feixes do SVC varia: *Senegalia giganticarpa* possui doze feixes (Fig. 2 A); *Senegalia rhytidocarpa*, *S. polyphylla* e *S. kallunkiae* apresentam oito feixes (Fig. 2 B; C), porém *S. polyphylla* apresenta os feixes laterais do SVC de diâmetro variável, sendo quatro de menor calibre e dois de maior calibre (Fig. 2 C); e *S. lorentensis* possui seis feixes (Fig. 2 D) (Tab. 1).

Figura 1 - Seções transversais do pecíolo das espécies do “Complexo Polyphylla”. (A) *S. loretensis*: tricoma tector unicelular. (B) *S. polyphylla*: tricoma tector multicelular. (C) *S. polyphylla*: tricoma glandular. (D) *S. giganticarpa*: epiderme unisseriada e presença de idioblastos fenólicos no córtex. Aspecto geral do pecíolo antes do NEF em (E) *S. giganticarpa*, (F) *S. kallunkiae* e (G) *S. polyphylla*. (H) *S. loretensis*: pecíolo após o nectário extrafloral. LEGENDA: Asterisco Branco: Feixes Acessórios. BARRAS DE ESCALA: 20 μm (A; C); 25 μm (D); 200 μm (B); 250 μm (F; G; H); 300 μm (E).



Fonte: Do autor.

Figura 2 - Diagramas esquemáticos das secções transversais do pecíolo para o “Complexo Polyphylla”, após o NEF. (A) *S. giganticarpa*; (B) *S. rhytidocarpa*; (C) *S. polyphylla*; (D) *S. lorentensis*. LEGENDA: Asterisco Branco: Feixe Acessório; Área cheia: Fibras; Área pontilhada: Floema; Área listrada: Xilema; Área branca: parênquima. BARRAS DE ESCALA: 250 μm (B; C); 500 μm (A; D).



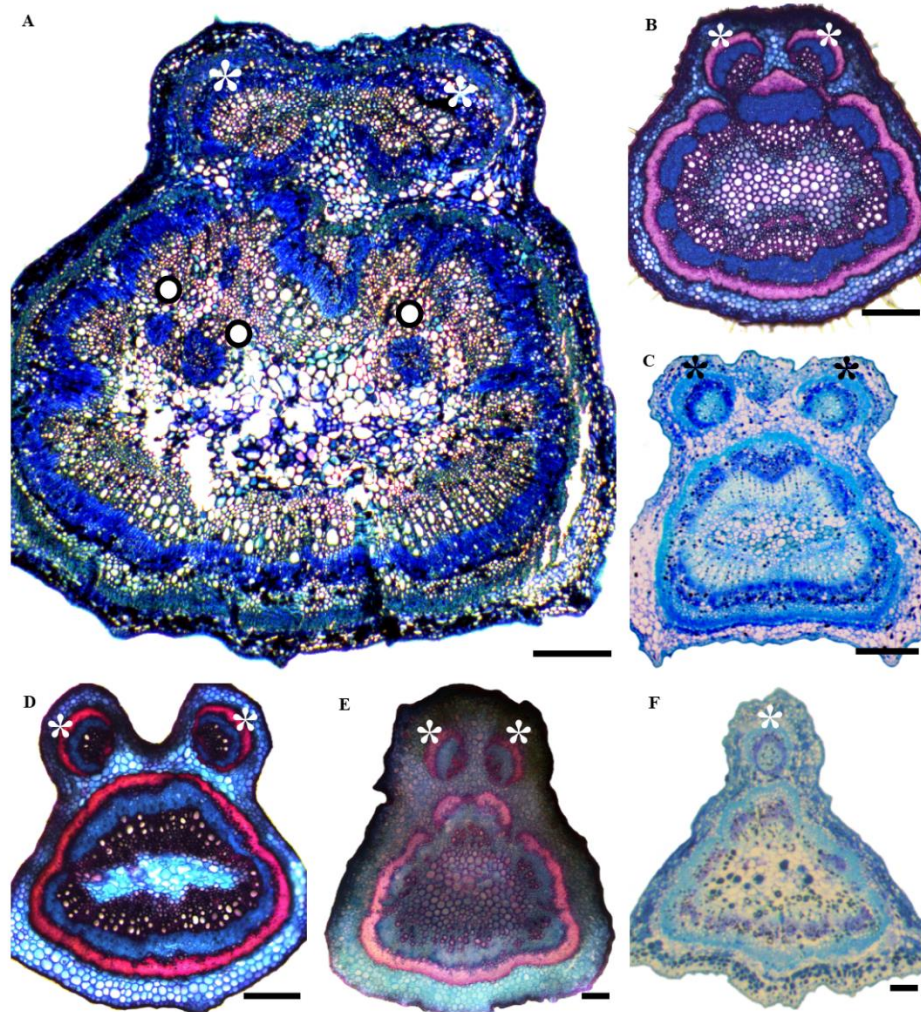
Fonte: Do autor.

Raque. A raque proximal apresenta secção transversal trapezoidal para todas as espécies. As características anatômicas da epiderme e do córtex do pecíolo são mantidas na raque. Os FA permanecem na posição apical, entretanto, formam um sulco em *S. giganticarpa* (Fig. 3 A), *S. lorentensis* e *S. rhytidocarpa* (Fig. 3 D). Nas espécies *S. kallunkiae* (Fig. 3 B) e *S. polyphylla* (Fig. 3 C) não ocorre a formação desse sulco. Os FA em *S. giganticarpa* (Fig. 3 A) permanecem anficrivais, assim como no pecíolo, porém com a redução de quatro para dois feixes. Em *S. kallunkiae* (Fig. 3 B) os FA permanecem colaterais, já em *S. polyphylla* (Fig. 3 C) e *S. lorentensis* tornam-se anficrivais. Já em *S. rhytidocarpa* (Fig. 3 D) são anficrivais. Em *S. polyphylla* observa-se além dos dois feixes acessórios um terceiro feixe entre os dois feixes acessórios, de menor calibre e colateral (Fig. 3 C).

O sistema vascular central (SVC) é do tipo eustelo com parênquima interfascicular escasso para *S. giganticarpa*, *S. kallunkiae* e *S. polyphylla*. Em *S. giganticarpa* são observados seis feixes vasculares, além de outros três feixes adicionais na porção central do SVC (Fig. 3 A). *Senegalia kallunkiae* apresenta o SVC com dez feixes (Fig. 3 B). A espécie *S. polyphylla* possui quatro feixes (Fig. 3 C). As espécies *S. lorentensis* e *S. rhytidocarpa* apresentam SVC do tipo sifonostelo (Fig. 3 D). Existe uma faixa contínua de fibras delimitando externamente todo o cilindro central para todas as espécies (Fig. 3 A-D).

Na raque distal, o sistema dérmico e fundamental se mantém semelhantes aos outros segmentos da raque, ocorrendo variações no sistema vascular. Para *S. giganticarpa*, observam-se feixes adicionais no centro do SVC quando os feixes se aproximam do nectário (Fig. 3 A: Círculo preto). *Senegalia rhytidocarpa* e *S. lorentensis* apresentam a mesma conformação da raque proximal (Fig. 3 D) *S. kallunkiae* fica com o SVC dividido em quatro feixes colaterais (Fig. 3 E) (Tab. 1). Em *S. polyphylla*, a raque distal se torna triangular e ocorre a fusão dos FA (Fig. 3 F; Tab. 1).

Figura 3 – Seções transversais da raque das espécies do “Complexo Polyphylla”. A-D: Raque proximal. E-F: Raque distal. (A) *S. giganticarpa*, evidenciando dois feixes adicionais no sistema vascular central. (B) *S. kallunkiae*. (C) *S. polyphylla* com um terceiro feixe acessório. (D) *S. rhytidocarpa*. (E) *S. kallunkiae*. (F) *S. polyphylla*, notar feixe acessório único. LEGENDA: Asterisco Branco: Feixe Acessório (FA); Círculo preto: Feixes adicionais. BARRAS DE ESCALA: 100 μm (F; G); 250 μm (A; B; C; D; E).



Fonte: Do autor.

3.2 Descrição dos Foliólulos

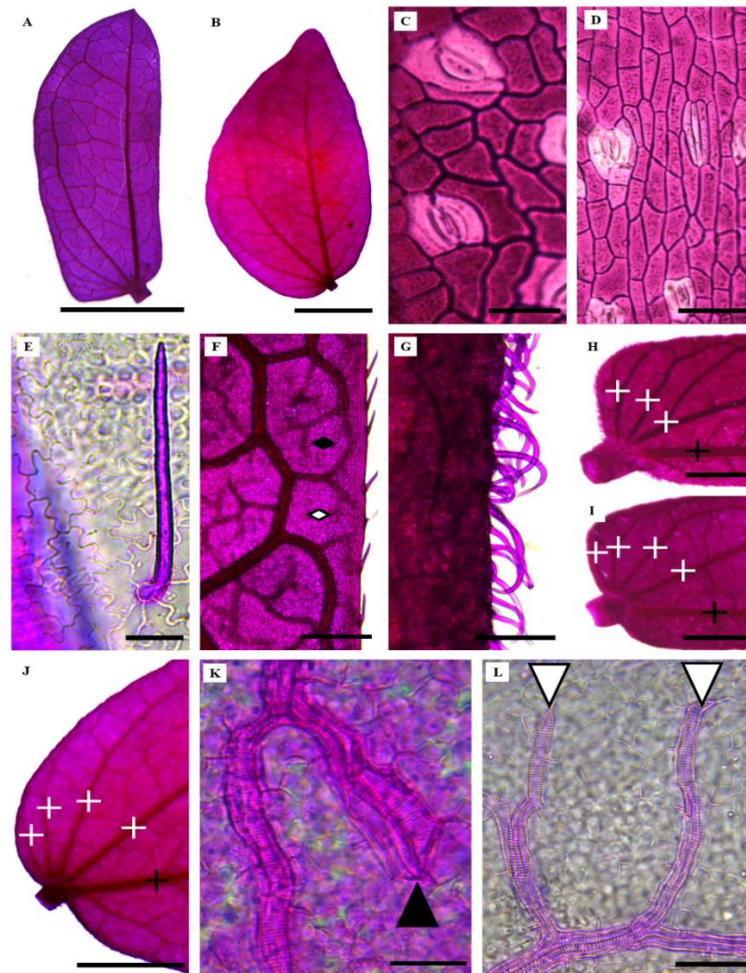
As espécies apresentaram dois tipos morfológicos básicos e assimétricos de foliólulos: ovado-lanceolados (Fig. 4 A) observado para *S. lorentensis*, *S. giganticarpa*, *S. polyphylla* e *S. rhytidocarpa*; e rômbico-obovado para *S. kallunkiae* (Fig. 4 B).

Em vista frontal dos foliólulos, as células epidérmicas apresentam na face adaxial paredes anticlinais variando de pouco sinuosas a angulares (Fig. 4 C), tendendo a retangulares, quando próximas a nervura de maior calibre (Fig. 4 D), enquanto que na face abaxial são

sinuosas (Fig. 4 E). Os folíolulos são anfiestomáticas, com estômatos paracíticos aglomerados junto a nervura principal (Fig. 4 D). Tricomas unicelulares são encontrados por todo o limbo foliar em ambas as faces (Fig. 4 E), sendo mais frequentemente encontrados nas margens (Fig. 4 F, G) e ao longo das nervuras.

A venação é actinódroma- camptódroma-broquidódroma, com a nervura de maior calibre retilínea e subcêntrica ao foliólulo, acompanhada por três nervuras de menor calibre arqueadas para *S. loretensis*, *S. polyphylla* e *S. rhytidocarpa* (Fig. 4 H); e quatro nervuras de menor calibre para *S. giganticarpa* e *S. kallunkiae* (Fig. 4 I, J). Todas as espécies apresentam a venação com aréolas reticuladas aleatórias e as últimas marginais podendo ser fechadas (Fig. 4 F: hexágono preto) ou abertas (Fig. 4 F: hexágono branco). *Senegalia kallunkiae* e *S. rhytidocarpa* apresentam elementos traqueoidais alargados (Fig. 4 K: triângulo preto), enquanto que as demais espécies apresentam elementos traqueoidais não alargados (Fig. 4 L: triângulo branco).

Figura 4 - Aspectos morfológicos e anatômicos dos foliólulos do “Complexo Polyphylla”. (A) Foliólulo ovado-lanceolado em *S. rhytidocarpa*, e (B) rômbico-ovovado em *S. kallunkiae*. Face adaxial da epiderme em (C) *S. loretensis* com estômatos paracíticos e paredes de sinuosas a angulares. (D) *S. loretensis*, com estômatos paracíticos e células tendendo a retangulares. (E) *S. polyphylla*, face abaxial com tricoma unicelular. (F) *S. polyphylla* evidenciando venação com aréolas reticuladas aleatórias, com a última marginal fechada (◆) e aberta (◇). (G) *S. kallunkiae* evidenciando tricomas na margem dos foliólulos. Número de nervura em (H) *S. loretensis*, (I) *S. giganticarpa* e (J) *S. kallunkiae*. (K) *S. rhytidocarpa* com elementos traqueoidais alargados (▲). (L) *S. polyphylla* apresentando células de menor diâmetro (△). LEGENDA: + branca: nervuras de menor calibre; + preta: nervura de maior calibre. BARRAS DE ESCALA: 20 µm (D); 40 µm (C); 50 µm (F, G); 80 µm (E); 100 µm (K, L); 125 µm (H, I, J); 500 µm (A, B, E).



Fonte: Do autor.

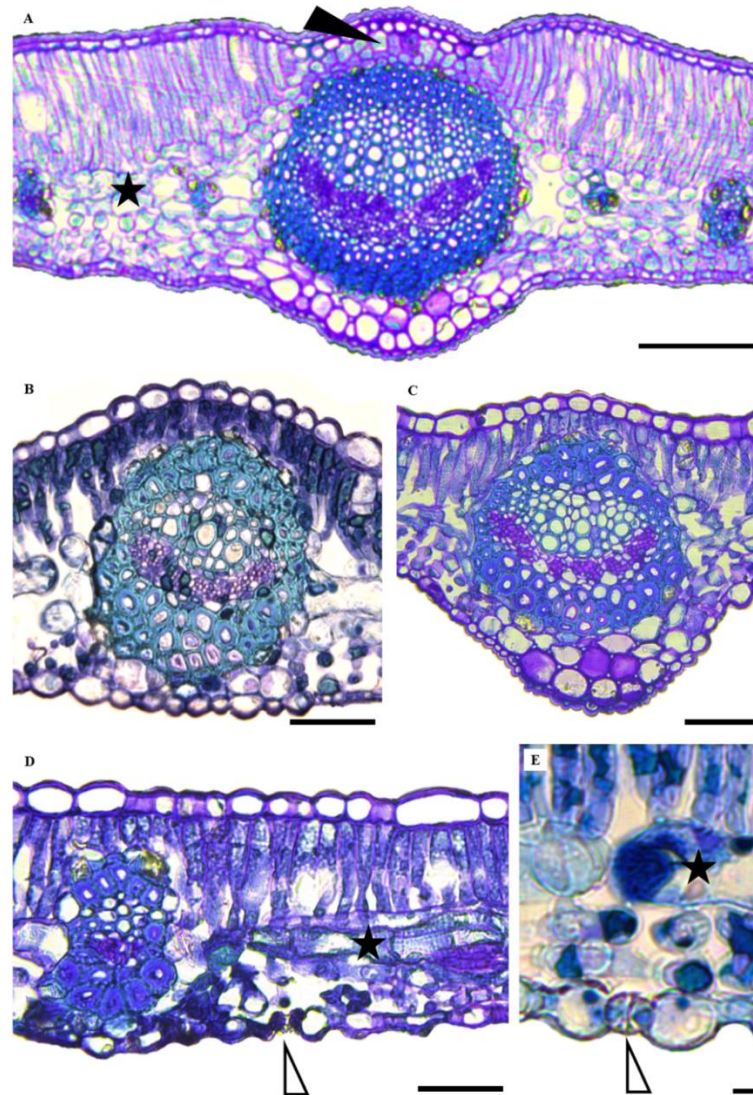
Em secção transversal os foliólulos apresentam uma tênue cutícula, porém para *S. kallunkiae* a cutícula apresenta-se espessa (Fig. 5 A). A epiderme é uniestratificada para todas as espécies. Todas as espécies, exceto *S. giganticarpa*, apresentam epiderme na face adaxial com células levemente convexas e tendendo ao formato cúbico. Já na epiderme na face abaxial,

as células têm formato tabular a papilosas (Fig. 5 A, C e D). *Senegalia gigantecarpa* apresenta ambas as faces da epiderme com células de parede periclinal convexa a tendendo a papilosas (Fig. 5 B). Os estômatos se encontram no mesmo nível das células epidérmicas comuns, em ambas as faces (Fig. 5 D, E: seta branca).

Todas as espécies estudadas apresentam o mesofilo dorsiventral, com parênquima clorofiliano paliçádico uniestratificado e parênquima clorofiliano esponjoso constituído por cerca de quatro camadas (Fig. 5 B). Entre o eles, se encontra o mesofilo paravenal, cujas células são ampliadas horizontalmente e possuem espaços intercelulares conspícuos (Fig. 5 A, D e E: estrela preta).

Em relação à projeção da nervura de maior calibre, *S. kallunkiae* não apresenta projeção para nenhuma face do limbo, com uma interrupção no parênquima paliçádico nesta região (Fig. 5A: seta preta). Para *S. gigantecarpa*, *S. lorentensis* e *S. polyphylla*, a nervura se projeta para a face adaxial (Fig. 5 B), enquanto que para *S. rhytidocarpa*, para a face abaxial (Fig. 5 C). O feixe vascular é tipo colateral (Fig. 5 A, B e C) (Fig. 5 D) e envolto por fibras.

Figura 5 - Seções transversais dos foliólulos do “Complexo Polyphylla”. (A) *S. kallunkiae*, interrupção do parênquima paliçádico (seta preta) e mesofilo paravenal (estrela preta). (B) *S. giganticarpa*, projeção da nervura de maior calibre para a face adaxial. (C) *S. rhytidocarpa*, projeção da nervura de maior calibre para a face abaxial. (D) *S. rhytidocarpa*, evidenciando a nervura de menor calibre, mesofilo paravenal (estrela preta) e estômato (seta branca). (E) *S. loretensis*, epiderme da face abaxial evidenciando o mesofilo paravenal (estrela preta) e estômato (seta branca). BARRAS DE ESCALAS: 50 μm (A, B, C, D); 10 μm (E).



Fonte: Do autor.

Tabela 1 – Tabela comparativa das espécies do “Complexo Polyphylla”.

	<i>S. lorentensis</i>	<i>S. polyphylla</i>	<i>S. giganticarpa</i>	<i>S. rhytidocarpa</i>	<i>S. kallunkiae</i>
Aspecto geral da folha					
<i>Raque</i>					
Distal: seção transversal	Trapezoidal	Triangular	Trapezoidal	Trapezoidal	Trapezoidal
<i>Foliólulos</i>					
Formato	Ovado-lanceolado	Ovado-lanceolado	Ovado-lanceolado	Ovado-lanceolado	Rômbo-obovados
Projeção da nervura maior calibre	Face adaxial	Face adaxial	Face adaxial	Face abaxial	Sem projeção
Número de nervuras menor calibre	3	3	4	3	4
Tricomas Glandulares Capitados Elípticos					
<i>Pecíolo e Raque</i>					
	Ausente	Presente	Ausente	Presente	Ausente
Vascularização					
<i>Pecíolo</i>					
FA (Feixes Acessórios)					
Número	2	2	4	2	2
Tipo	Colateral	Colateral	Anficrival	Colateral	Colateral
SVC (Sistema Vascular Central)					
Número de feixes	6	8	12	8	8
<i>Raque proximal</i>					
FA (Feixes Acessórios)					
Número	2	2 + 1	2	2	2
Tipo	Anficrival	Anficrival mais um feixe colateral	Anficrival	Anficrival	Colateral
SVC (Sistema Vascular Central)					
Número de feixes	-	4	6 + 3	-	10
Tipo	Sifonostelo	Colateral	Colateral	Sifonostelo	Colateral
<i>Raque distal</i>					
FA (Feixes Acessórios)					
Número	2	1	2	2	2
Tipo	Anficrival	Anficrival	Anficrival	Anficrival	Colateral
SVC (Sistema Vascular Central)					
Número	-	-	6 + 2	-	2
Tipo	Sifonostelo	Sifonostelo	Colateral mais dois feixes colaterais	Sifonostelo	Colateral
Feixes adicionais	Dois na raque distal	Dois na raque distal	Dois na raque distal	Dois na raque distal	Nenhum

Fonte: Do autor.

4 DISCUSSÃO

Características como o formato dos foliólulos, número de feixes de menor calibre e projeção da nervura de maior calibre podem ser úteis na diagnose das espécies. *Senegalia kallunkiae* e *S. giganticarpa* apresentaram o foliólulo com quatro nervuras de menor calibre, enquanto que *S. lorentensis*, *S. polyphylla* e *S. rhytidocarpa* apresentaram apenas três nervuras. O formato rômboico-obovado encontrado nos foliólulos em *S. kallunkiae* também é encontrado em *S. mikanii* (Benth.) Seigler e Ebinger, *S. miersii* (Benth.) Seigler e Ebinger e *S. klugii* (TERRA, 2014), sendo que destas espécies, apenas *S. klugii* pertence ao “Complexo Polyphylla”. *Senegalia mikanii* e *S. miersii* pertencem a um clado diferente, sugerindo que esse caráter não seja exclusivo do clado que contém o “Complexo” (RICO-ARCE, 2006; TERRA, 2014; TERRA et al., 2017), entretanto, para as espécies estudadas, é um caráter a ser considerado, pois segrega *S. kallunkiae* das demais espécies. Os foliólulos ovado-lanceolados, encontrado em *S. giganticarpa*, *S. lorentensis*, *S. polyphylla* e *S. rhytidocarpa* representaram a forma mais comum em *Senegalia*, sendo encontrada em todos os cladogramas (BARROS e MORIM, 2014; TERRA, 2014).

Os tricomas apresentaram significância para o diagnóstico das espécies, principalmente no pecíolo e na raque. Young (1987), Milewski et al. (1991) e Cronin (1998) mostraram que as espécies de *Acacia* s.l. (incluindo *Senegalia*) tem um vasto arsenal de tricomas. De fato, todas as espécies deste estudo apresentaram tricomas tectores unisseriados, podendo ser uni a multicelulares. Tricomas tectores, incluindo estruturas unisseriadas com uma célula basal acompanhada por uma longa célula terminal, podem exibir grandes variações quanto ao número de células (METCALFE e CHALK, 1950; VARGAS e DIAS, 2015). Apenas *S. polyphylla* e *S. rhytidocarpa* apresentaram tricomas glandulares capitados elípticos nas folhas expandidas, restritos principalmente à região compreendida entre os feixes acessórios, no pecíolo e raque, concordando com a proximidade filogenética que estas espécies apresentam (TERRA et al., 2017).

Boughton (1989) identificou oito tipos de tricomas glandulares e seis de tricomas tectores que ocorrem nas 148 espécies de *Acacia* s.l., incluindo *Senegalia*. Foi possível identificar apenas dois tipos morfológicos de tricomas descritos por Boughton (1989) nas espécies do “Complexo Polyphylla”: o tipo glandular capitado elíptico e o tipo tector linear. Tricomas tectores unisseriados lineares são vastamente difundidos no “Clado Mimosoideae” (LEELAVATHI e RAMAYYA, 1982). A terminologia deste tipo de tricoma foi criada por

Abu-Asab e Cantino (1987), pois a porção capitada é duas vezes maior que o comprimento da parte peduncular (VARGAS e DIAS, 2015). Leguminosae é a família que apresenta um elevado contingente de estruturas secretoras, e tricomas glandulares são recorrentes nas raques (MACHADO et al., 2008). Foi identificado que *S. polyphylla* e *S. rhytidocarpa* apresentaram tricomas glandulares capitados elípticos, sendo o tipo mais complexo existente no grupo.

A importância taxonômica dos tricomas em Leguminosae é ressaltada em vários estudos, pois tipos particulares de tricomas são úteis para a delimitação de espécies (TEIXEIRA et al., 2000; SARTORI e TOZZI, 2002; TEIXEIRA e ROCHA, 2009; FORTUNA-PEREZ et al., 2012; VARGAS et al., 2015). Embora os tricomas tenham grande importância para a taxonomia de leguminosas, para este estudo, observou-se que os tricomas tectores são comuns a todas as espécies do grupo e os glandulares, presentes somente em *S. polyphylla* e *S. rhytidocarpa*, são idênticos, mas podem auxiliar na distinção dessas espécies das demais espécies do “Complexo”. Ressalta-se que mais estudos anatômicos foliares sejam importantes para o grupo para verificar a real importância dos tricomas na taxonomia, uma vez que foram utilizadas apenas folhas expandidas neste estudo.

Ainda com relação aos tricomas, nos foliólulos, os tricomas tectores e unicelulares são vastamente difundidos nas espécies do “Complexo”. Boughton (1986) e Kassem et al. (2014) afirmaram que este tipo de tricoma nos foliólulos de *Acacia* s.l. são vastamente difundidos. As espécies *Acacia verniciflua* A. Cunn., *A. leprosa* Sieber ex DC., *A. verniciflua* A. Cunn. e *A. aspera* Lindl. apresentaram os mesmos tricomas tectores observados no “Complexo Polyphylla”, sugerindo que este caráter esteja presente em *Acacia* e *Senegalia* (PICCININ et al., 2004; GARDNER et al., 2005).

Quanto à vascularização do pecíolo, observamos que todas as espécies estudadas apresentaram o padrão cilindro vascular aberto com dois feixes acessórios. Esse padrão foi descrito por Radford et al. (1974). O pecíolo ficou dividido em feixes acessórios (FA), na região adaxial; e no sistema vascular central (SVC), na porção abaxial.

Todas as espécies do “Complexo Polyphylla” apresentaram dois feixes acessórios colaterais no pecíolo, com a exceção de *S. giganticarpa*, com quatro feixes anficrivais, sendo este aspecto importante na identificação desta espécie. O termo feixes acessórios, denominado anteriormente de “feixes de crista” (WATARI, 1934) ou “traços da costela” (HOWARD, 1979), foi criado por Shaheen (1995) como sendo os feixes distinguíveis do sistema vascular central por serem concêntricos e do tipo anficrival. A espécie *S. giganticarpa* apresentou os feixes

acessórios anficrivais, porém os resultados deste trabalho mostraram que também podem existir feixes colaterais, como visto em *S. polyphylla*, *S. lorentensis*, *S. kallunkiae* e *S. rhytidocarpa*. Autores como Watari (1934) e Shaheen (2006) relataram que variações no número de feixes acessórios e o seu arranjo podem ser usados para a determinação de táxons, em nível específico para o “Clado das Mimosoideae”. Nosso estudo ratifica o relato desses autores, demonstrando a importância desses feixes na identificação de espécies do “Complexo Polyphylla”.

O sistema vascular central (SVC) de todas as espécies apresentou feixes colaterais, porém com variações quanto ao número de feixes. *Senegalia lorentensis* foi a espécie com o menor número de feixes (seis). *Senegalia polyphylla* apresentou oito feixes, com alguns de tamanho reduzido e outros maiores, o que permitiu sua diferenciação de *Senegalia kallunkiae* e *S. rhytidocarpa*, que embora também apresentem oito feixes, entretanto, todos com tamanho semelhante entre si. *Senegalia giganticarpa* foi a espécie com o maior número de feixes (doze) e uma explicação para este número superior de feixes pode ser o tamanho da folha, pois esta é a maior entre as espécies do “Complexo” (RICO-ARCE, 2006), o que pode auxiliar na vascularização da folha expandida e na sua sustentação, devido ao acréscimo de fibras associadas aos feixes (METCALFE, 1942).

A vascularização da raque proximal e da distal também apresentou importância taxonômica, tanto no tipo dos feixes acessórios (FA) quanto no sistema vascular central (SVC).

Todas as espécies analisadas, tanto na raque proximal quanto na distal, apresentaram apenas dois feixes acessórios (FA) anficrivais, com exceção de *S. kallunkiae*, que possui dois FA colaterais e *S. polyphylla* que, na raque proximal, apresentou um terceiro feixe, do tipo colateral e de menor calibre. Nessa espécie observou-se, ainda, que os feixes acessórios se fundem fazendo com que a secção transversal da raque distal adquira conformação triangular. Nemoto et al. (2016) relatou a mesma secção transversal de raque triangular, com um feixe acessório para *Chamaecrista mimosoides* (L.) Greene, porém, nesta espécie esta estrutura é constante para a raque proximal e distal. Brenan (1967) e Nemoto et al., (2016) observaram que o formato da raque em Leguminosae, seja ela triangular ou canaliculada, como uma característica significativa para separar as espécies. A raque triangular é apontada com um caráter apomórfico e raque circular um caráter plesiomórfico em *Chamaecrista* Moench. (DU PUY, 2002; NEMOTO et al., 2016), o que sugere que *S. polyphylla* pode ser a espécie derivada dentre as demais do complexo.

A presença dos FA é mais difundida no “Clado *Mimosoideae*” e em Caesalpinoideae (SHAHEEN, 2007), ou seja, a redução dos FA ocorre com o elevado grau de derivação, como visto a ausência destes em Papilionoideae e as linhagens basais e intermediárias de

Leguminosae apresentam dois FA, assim como o “Complexo Polyphylla” (PASCAL et al., 2000; SHAHEEN, 2007). Desta forma, alterações na configuração dos FA ocorrentes em *S. polyphylla* se tornam caracteres úteis na delimitação do táxon e sugerem que ela possa ser mais derivada em relação as demais espécies analisadas.

No sistema vascular central (SVC) da raque proximal, *S. kallunkiae* apresentou a maior quantidade de feixes, totalizando dez, sendo facilmente identificável por esse caráter. *Senegalia giganticarpa* apresentou seis feixes no SVC, além de três feixes adicionais. A raque distal de *S. polyphylla* do tipo sifonostelo e com conformação triangular foi extremamente útil na sua delimitação. *Senegalia lorentensis* e *S. rhytidocarpa* apresentaram organização em sifonostelo semelhantes, com a mesma configuração na raque distal e proximal. Constatamos que o número de feixes e a sua conformação no SVC da raque podem auxiliar na identificação das espécies do “Complexo Polyphylla”. Segundo Pascal et al. (2000), não existe um padrão quanto a conformação do SVC na raque no “Clado Mimosoideae”, pois em *Acacia sphaerocephala* Schldl. e Cham. e *Mimosa guilandinae* (DC.) Barneby apresentaram o SVC do tipo sifonostelo, enquanto *Inga feuillei* DC. exibiu o SVC do tipo eustelo. Esta ausência de padrão no SVC na raque foi confirmada pelas espécies integrantes do “Complexo”, pois foram verificados o tipo sifonostelo para *S. lorentensis*, *S. polyphylla* e *S. rhytidocarpa*, e o tipo eustelo para *S. giganticarpa* e *S. kallunkiae*.

Com relação à vascularização dos foliólulos, *Senegalia kallunkiae* e *S. giganticarpa* apresentaram quatro nervuras de menor calibre. A maior quantidade de nervuras de menor calibre destas espécies pode ser explicada pelos foliólulos de maior dimensão em relação às demais espécies (LEWIS 1996; GRIMES e BARNEBY 1985; BARNEBY e GRIMES 1996; RICO-ARCE 2006). *Senegalia polyphylla*, *S. lorentensis* e *S. rhytidocarpa* apresentaram o foliólulo ovado-lanceolado com três nervuras de menor calibre, e esta similaridade morfológica é reafirmada pela proximidade filogenética existente entre estes táxons (TERRA et al., 2017).

No foliólulo, *Senegalia kallunkiae* foi a única espécie que não teve projeção da nervura de maior calibre em nenhuma das faces do limbo. Em *S. giganticarpa*, *S. lorentensis* e *S. polyphylla* essa nervura se projetou para a face adaxial do foliólulo. *Senegalia rhytidocarpa* foi a única espécie com projeção da nervura de maior calibre para a face abaxial. Ao analisar foliólulos no Clado Dipterygeae (Papilionoideae), Silva et al. (2018) utilizaram a projeção da nervura de maior calibre para segregar os 24 táxons pertencentes aos gêneros *Dipteryx* Schreb., *Monopteryx* Spruce ex Benth., *Pterodon* Vogel e *Taralea* Aubl, e todos os táxons apresentaram projeção para a face abaxial, com exceção de *Pterodon* cuja a projeção ocorreu em ambas as faces.

As seções transversais na região da nervura de maior calibre revelaram que, para todas as espécies, na face adaxial, existe uma faixa contínua de parênquima paliçádico. Entretanto, *S. kallunkiae* apresentou tecido colenquimático nesta região, diferindo das demais espécies. Sartori e Tozzi (2002) ressaltaram a importância dessa região para a taxonomia, onde a ausência de colênquima foi determinante para a identificação de *Myrospermum sousanum* A. Delgado e M.C. Johnst.

Podemos concluir que *S. kallunkiae* foi a espécie que apresentou um elevado número de caracteres únicos referentes do foliólulo, tais como: formato rômico-obovado, a falta de projeção da nervura principal e presença de colênquima na face adaxial da nervura de maior calibre, confirmando que esta espécie deve ser retirada da “Complexo Polyphylla”, como sugerido no capítulo 1. Os dados apresentados nesse trabalho demonstraram que a anatomia foliar revela aspectos extremamente úteis à delimitação taxonômica das espécies do “Complexo Polyphylla”, tais como: a conformação do sistema vascular central e dos feixes acessórios, do pecíolo e da raque; presença de tricomas glandulares capitados elípticos; conformação da raque distal; morfologia dos foliólulos; número de nervuras de menor calibre; projeção da nervura de maior calibre dos foliólulos.

REFERÊNCIAS

- ABU-ASAB, M.S. e CANTINO, P.D. Phylogenetic implications of the leaf anatomy in subtribe Melittidinae (Labiata) and related taxa. **Journal of the Arnold Arboretum**. 68: 1-34. 1987.
- ALMEIDA, R.F.; MELLO, A.C.M.P.; OLIVEIRA, D.M.T. e AMORIM, A.M.A. Leaf anatomy and macro-morphology uncover a new species of *Amorimia* (Malpighiaceae) from Southeastern Brazil. **Phytotaxa**. 305 (3): 179-190. 2017.
- ARAMBARRI, A.M.; FREIRE, S.E. e COLARES, M.N. Leaf anatomy of medicinal shrubs and trees from gallery forests of the Paranaense Province (Argentina). Part 1. **Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica**. 41: 233-268. 2006.
- BARNEBY, R.C. e GRIMES, J.W. Silk Tree, Guanacaste, Monkey's Earring: A Generic System for the Synandrous Mimosaceae of the Americas, Part I. *Abarema*, *Albizia*, and *Allies*. **Memories New York Botanical Garden**. 74(1): 1-292. 1996.
- BARROS, M.J.F e MORIM, M.P. *Senegalia* (Leguminosae, Mimosoideae) from the Atlantic Domain. **Systematic Botany**. 39: 452-477. 2014.
- BARROS, T.C.; MARINHO, C.R.; PEDERSOLI, G.D.; PAULINO, J.V. e TEIXEIRA, S.P. Beyond pollination: diversity of secretory structures during flower development in different legume lineages. **Acta Botanica Brasilica**. 31(3): 358-373. 2017.
- BOUCHENAK-KHELLADI, Y.; MAURIN, O.; HUNTER, J. e VAN DER BANK, M. The evolutionary history and biogeography of Mimosoideae (Leguminosae): An emphasis on African Acacias. **Molecular Phylogenetics and Evolution**. 57: 495-508. 2010.
- BOUGHTON, V. H. Phyllodes structure, taxonomy and distribution in Australian Acacias. **Australian Journal of Botany**. 34: 663-74. 1986.
- BOUGHTON, V.H. Trichomes from the foliage of some Australian Acacias. **Australian Journal of Botany**. 37: 157-168. 1989.
- BRANDES, A.F.N e BARROS, C.F. Anatomia do lenho de oito espécies de lianas da família Leguminosae ocorrentes na Floresta Atlântica. **Acta Botanica Brasilica**. 22: 465-480. 2008.
- BRITTON, N.L. e ROSE, J.N. *Senegalia*. **North American Flora**. 23(2): 106-120. 1928.
- BRITTON, N.L. e KILLIP, E.P. Mimosaceae and Caesalpiniaceae of Colombia. **Annals of the New York Academy of Sciences**. 35: 101-208. 1936.
- BRENAN J.P.M. **Leguminosae (Part 2): Subfamily Caesalpinioideae**. In: Milne-Redhead E. and Polhill R. M. (eds.), *Flora of Tropical East Africa. (Cassia: 47-103)*. Crown Agents, London. 1967.
- CHIOMA, F.O.; FERDINAND, N.M. e CHIEMEKA, N.I. Histochemical Localization of Crystals and their Taxonomic Significance in Five Species of the Subfamily Papilionoideae. **American Journal of Ethnomedicine**. 4(1): 1-5. 2017.

- COUTINHO Í.A.C., FRANCINO D.M.T. e MEIRA R.M.S.A. Leaf anatomical studies of *Chamaecrista* subsect. *Baseophyllum* (Leguminosae, Caesalpinioideae): new evidence for the up-ranking of the varieties to the species level. **Plant Systematic Evolution**. 299: 1709-1720. 2013.
- COUTINHO, I.A.C.; RANDO, J. GASTALEDELLO; CONCEIÇÃO, A.S. e MEIRA, R.M.S.A. A study of the morphoanatomical characters of the leaves of *Chamaecrista* (L.) Moench sect. *Apoucouita* (Leguminosae-Caesalpinioideae). **Acta Botanica Brasilica**. 30(2): 205-221. 2016.
- CRONIN, G. Between-species and temporal variation in acacia-ant-herbivore interactions. **Biotropica**. 30: 135-139. 1998.
- DAVID, R. e CARDE, J.P. Coloration différentielle des inclusions lipidique et terpeniques des pseudophylles du Pin maritime au moyen du reactif Nadi. **Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Academie des Sciences Paris**. Série D. 258. 1338-1340. 1964.
- DeCANDOLLE, A.P. Leguminosae. In: **Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis**. 2: 93-524 (Cassia: 489-507). Treuttel e Würtz, Paris. 1879.
- DÍAZ-CASTELAZO, C.; RICO-GRAY, V.; ORTEGA, F. e ÁNGELES, G. Morphological and Secretory Characterization of Extrafloral Nectaries in Plants of Coastal Veracruz, Mexico. **Annals of Botany**. 96(7): 1175-1189. 2005.
- DONG, Z. e HE, H. Phyllode anatomy and histochemistry of four *Acacia* species (Leguminosae: Mimosoideae) in the Great Sandy Desert, north- western Australia. **Journal of Arid Environments**. 139: 110-120. 2017.
- DOUGLAS, M.M. Defense of bracken fern by arthropods attracted to axillary nectaries. **Psyche**. 90:313-320. 1983.
- DU PUY D.J. Tribe Cassieae: 7. *Chamaecrista*. In: Du Puy D. J., Labat J.-N., Rabevohitra R., Villiers J.- F., Bosser J. and Moat J. (eds.), **The Leguminosae of Madagascar**. pp. 94-103. Royal Botanic Gardens, Kew. 2002.
- ELBANNA, A.H.; MAHROUS, E.A.; KHALEEL, A.E.S. e EL-ALFY, T.S. Morphological and anatomical features of *Bauhinia vahlii* Wight e Arnott. grown in Egypt. **Journal of Applied Pharmaceutical Science**. 6(12): 84-93. 2016.
- FIRETTI-LEGGIERI, F.; Lohmann, L.G.; SEMIR, J.; DEMARCO, D. e CASTRO, M.M. Using leaf anatomy to solve taxonomic problems within the *Anemopaegma arvense* species complex (Bignoniaceae, Bignoniaceae). **Nordic Journal of Botany**. 32(5): 620-631. 2013.
- FORTUNA-PEREZ, A.P.; CASTRO, M.M. e TOZZI, A.M.G.A. Leaflet secretory structures of five taxa of the genus *Zornia* J.F. Gmel. (Fabaceae- Papilionoideae, Darbergieae) and their systematic significance. **Plant Systematic Evolution**. 298 (8): 1415-1424. 2012.
- FURR, M. e MAHLBERG, P.G. Histochemical analyses of laticifers and glandular trichomes in *Cannabis sativa*. **Journal of Natural Products**. 44: 153-159. 1981.

- GARDNER S.K.; MURPHY D.J.; NEWBIGIN E.; DRINNAN A.N. e LADIGES P.Y. An investigation of phyllode variation in *Acacia verniciflua* and *A. leprosa* (Mimosaceae), and implications for taxonomy. **Australian Systematic Botany**. 18: 383-398. 2005.
- GEISSMAN, T.A. e GRIFFIN, T.S. Sesquiterpene lactones: acid-catalyzed color reactions as an aid in structure determination. **Phytochemistry**. 10: 2475-2485. 1971.
- GRIMES, J.W. e BARNEBY, R.C. A New *Acacia* (Mimosaceae) from Tropical Southeast Brazil. **Brittonia**. 37: 186-189. 1985.
- HAHN, N. *Senegalia montis-salinarum*, a new species of Fabaceae: Mimosoideae endemic to the Soutpansberg, South Africa. **Phytotaxa**. 244 (2): 174-180. 2016.
- HICKEY, L. A revised classification of the architecture of dicotyledonous leaves. In: Metcalfe CR, Chalk L (eds) **Anatomy of dicotyledons**. vol 1. Clarendon Press, Oxford. p. 25-39. 1979.
- HENEIDAK, S. e SHAHEEN, A.S.M. Characteristics of the proximal to distal regions of the petioles to identify 15 tree species of Papilionoideae-Fabaceae. **Bangladesh Journal of Plant Taxonomy**. 14(2): 101-115. 2007.
- HOWARD, R.A. The petiole. In: Metcalfe CR, Chalk L (eds) **Anatomy of dicotyledons**, vol 1. Clarendon Press, Oxford. p. 88-96. 1979.
- JOHANSEN, D.A. **Plant microtechnique**. Mc Graw Hill, New York. p. 342. 1940.
- KASSEM, A.S.; NASER, A.A.; AHMED, A.M.; MUNA, T. e TARIQ, M.R. Anatomical and Phytochemical Studies of the Leaves of *Acacia etbaica* subspecies *Etbaica*. **Research Journal of Pharmaceutical, Biological and Chemical Sciences**. 5(4): 802-810. 2014.
- KARNOVSKY, M.J. A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron microscopy. **Journal of Cell Biology**. 27: 137-138. 1965.
- KYALANGALILWA, B.; BOATWRIGHT, J.S.; DARU, B.H.; MAURIN, O. e VAN DER BANK, M. Phylogenetic position and revised classification of *Acacia* s.l. (Fabaceae: Mimosoideae) in Africa, including new combinations in *Vachellia* and *Senegalia*. **Botanical Journal of the Linnean Society**. 172: 500-523. 2013.
- LAWTON, J. The structure of the arthropod community of bracken *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. **Botanical Journal of the Linnean Society**. 73: 187-216. 1976.
- LEELAVATHI, P. e RAMAYYA, N. Structure, distribution and classification of plant trichomes in relation to taxonomy I. Mimosoideae. **Geophytology**. 12: 3-21. 1982.
- LEWIS, G.P. A New, Large-Fruited Variety of *Acacia polyphylla* DC. (Leguminosae: Mimosoideae) from Brazil. **Kew Bulletin**. 51: 591-594. 1996.
- LÓ, S.M.S. e DUARTE, M.R. Morpho-anatomical study of the leaf and stem of pau-alecrim: *Holocalyx balansae*. **Revista Brasileira de Farmacologia**. 21: 4-10. 2011.

LPWG - The Legume Phylogeny Working Group. A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. **Taxon**. 66(1): 44-77. 2017.

LUCKOW, M., J. T. MILLER, D. J. MURPHY e T. LIVSHULTZ. **A phylogenetic analysis of the Mimosoideae (Leguminosae) based on chloroplast DNA sequence data**. In: Klitgaard, B. B. and A. Bruneau (eds.). *Advances in Legumes Systematics*. Royal Botanical Gardens, Kew. Kew, UK. p. 197-220. 2003.

LUSA, M.G. e BONA, C. Análise morfoanatômica comparativa da folha de *Bauhinia forficata* Link e *B. variegata* Linn. (Leguminosae, Caesalpinioideae). **Acta Botanica Brasílica**. 23: 196-211. 2009.

MACHADO, S.R.; MORELLATO, L.P.C.; SAJO, M.G. e OLIVEIRA, P.S. Morphological patterns of extrafloral nectaries in woody plant species of the Brazilian cerrado. **Plant Biology**. 10: 660-673. 2008.

MACHADO, P.F.; MARCHIORI, J.N.C. e SIEGLOCH, A.M. Anatomia do lenho de *Senegalia martiusiana* (Steud.) Seigler e Ebinger. **Balduinia**. 49: 24-28. 2015.

METCALFE, C.R. On the taxonomic value of the anatomical structure of the vegetative organs of the dicotyledons: An introduction with special reference to the anatomy of the leaf and stem. **Proceedings of the Linnean Society of London**. 155(3): 211-223. 1942.

METCALFE, C. R. Anatomy, phylogeny and taxonomy. – In: Metcalfe, C. R. and Chalk, L. (eds), **Anatomy of the dicotyledons**. Wood structure and conclusion of the general introduction. Vol. II. 2nd ed. Clarendon Press. p. 98-108. 1983.

METCALFE, C.R. e CHALK, L. **Anatomy of the Dicotyledons**. 2 vols. Clarendon Press. Oxford. p. 412. 1950.

MIGUEL, E.C.; GOMES, V.M.; OLIVEIRA, M.A. e DA-CUNHA, M. Colleters in *Bathysa nicholsonii* K. Schum. (Rubiaceae): Ultrastructure, secretion protein composition, and antifungal activity. **Plant Biology**. 8: 715-722. 2006.

MILLER, J. T. e R. J. BAYER. Molecular phylogenetics of *Acacia* subgenera *Acacia* and *Aculeiferum* (Fabaceae: Mimosoideae), based on the chloroplast *matK* coding sequence and flanking *trnK* intron spacer regions. **Australian Systematic Botany**. 16: 27-33. 2003.

MILLER, J.T. e D.S. SEIGLER. Evolutionary and taxonomic relationships of *Acacia* s.l. (Leguminosae: Mimosoideae). **Australian Systematic Botany**. 25: 217-224. 2012.

MILLER, J.T.; TERRA, T.; RIGGINS, C.; EBINGER, J.E. e SEIGLER, D.S. Molecular Phylogenetics of *Parasenegalia* and *Pseudosenegalia* (Fabaceae: Mimosoideae). **Systematic Botany**. 42(3):465-469. 2017.

MILEWSKI, A.V.; YOUNG, T.P. e MADDEN, D. Thorns as induced defenses: experimental evidence. **Oecologia**. 86: 70-76. 1991.

- MURPHY, D.J.; MILLER, J.T.; BAYER, R.J. e LADIGES, P.Y. Molecular phylogeny of *Acacia* subgenus *Phyllodineae* (Mimosoideae: Leguminosae) based on DNA sequences of the internal transcribed spacer region. **Australian Systematic Botany**. 16: 19-26. 2003.
- MURPHY, D.J. A review of the classification of *Acacia* (Leguminosae, Mimosoideae). **Muelleria**. 26(1): 10-26. 2008.
- NASSAR, R.M.A.; AHMED, Y.M. e BOGHDADY, M.S. Botanical Studies on *Phaseolus vulgaris* L. I-Morphology of Vegetative and Reproductive Growth. **International Journal of Botany**. 6 (3): 207-217. 2010.
- NEMOTO, T., OHASHI, H., e WU, T.L. Anatomy and Development of Leaves in *Chamaecrista mimosoides* and *C. nomame* (Leguminosae-Caesalpinioideae). **The journal of Japanese Botany**. 91: 201-216. 2016.
- NEVES, M.V.M.; ARAÚJO, N.D.; OLIVEIRA, E.J. e AGRA, M.F. Leaf and Stem Anatomy and Histochemistry of *Dalbergia ecastaphyllum*. **Pharmacognosia**. 8(6): 557-564. 2016.
- OKWUCHUKWU, A.B. e UWABUKEONYE, O.C. Taxonomic significance of stem and petiole anatomy of three white varieties of *Vigna unguiculata* (L.) Walp. **Archives of Agriculture and Environmental Science**. 2 (2): 109-112. 2017.
- O'BRIEN, T.P.; FEDER, N. e MCCULLY, M.E. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue. **Protoplasma**. 59(2): 368-373. 1964.
- O'BRIEN, T.P. e MCCYLLY, M.E. **The study of plant structure: principles and selected methods**. (Termarcarphi PTY. LTD: Melbourne). p. 248. 1981.
- PASCAL, L.M. MOTTE-FLORAC, E.F. e MCKEY, D.B. Secretory structures on the leaf rachis of Caesalpinieae and Mimosoideae (Leguminosae): implications for the evolution of Nectary Glands. **American Journal of Botany**. 87 (3): 327-338. 2000.
- PAIVA, J.G.A.; FANK-DE-CARVALHO, S.M.; MAGALHÃES, M.P. e GRACIANO-RIBEIRO, D. Verniz vitral incolor 500@: a mounting medium alternative and economically viable. **Acta Botanica Brasilica**. 20: 257-264. 2006.
- PAIVA, E.A.S.; PINHO, S. Z. e OLIVEIRA, D.M.T. Large plant samples: how to process for GMA embedding. In: CHIARINI-GARCIA, H.; MELO, R.C.N. (Org.). **Light microscopy: methods and protocols**. 1^{ed}. New York: Springer/Humana Press. 689: 37-49. 2011.
- PEARSE, A.G.E. **Histochemistry: theoretical and applied**. vol. 2 3^a ed. (The Williams e Wilkins Company: Baltimore). p. 211. 1972.
- PEREZ-FERREIRA, M.A.; VOVIDES, A.P. e AVEDAN, S. Morphology and Leaflet Anatomy of the *Ceratozamia norstogii* (Zamiaceae, Cycadales) Species Complex in Mexico with Comments on Relationships and Speciation. **International Journal of Plant Sciences**. 175(1): 110-121. 2014.

- PEREIRA, A.C. da S.; SIEGLOCH, A.M.; MARCHIORI, J.N.C. Anatomia do lenho de *Senegalia visco* (Lorentz ex Griseb.) Seigler e Ebinger (Fabaceae). **Balduinia**. 47: 19-23. 2015.
- PICCININ, R.C.; MURPHY, D.J. e LADIGES, P.Y. Morphometric study of a hybrid population of *Acacia verniciflua* and *A. aspera* (*Acacia* subgenus *Phyllodineae*). **Muelleria**. 19: 9-18. 2004.
- PIZZOLATO, T.D. e LILLIE, R.D. Mayer's tannic acid-ferric chloride stain for mucins. **Journal of Histochemistry and Cytochemistry**. 21: 56-64. 1973.
- QUEIROZ, L.P. de. **Leguminosas da caatinga**. Feira de Santana: Universidade Estadual de Feira de Santana/Royal Botanic Gardens, Kew/Associação Plantas do Nordeste. p. 467. 2009.
- RADFORD, A.E.; DICKISON, W.C.; MASSEY, J.R. e BELL C.R. **Vascular Plant Systematics**. New York: Harper e Row. p. 891. 1974.
- RAFINESQUE, C.S. New genera and species of trees and shrubs of North America, and other regions of the earth. **Sylva Telluriana**. p. 119. 1838.
- RICO-ARCE, M.L. *Acacia polyphylla* var. *rhytidocarpa* (Leguminosae: Mimosoideae), un nuevo taxon de Bolivia y Brasil. **Anales del Jardín Botánico de Madrid**. 63: 27-30. 2006.
- RICO-ARCE, M.L. **American species of Acacia**. Royal Botanic Gardens, Kew. p. 207. 2007.
- RODRIGUES T.M. e MACHADO S.R. Pulvinus functional traits in relation to leaf movements: a light and transmission electron microscopy study of the vascular system. **Micron**. 39: 7-16. 2008.
- TEIXEIRA, S.P.; CASTRO, M.M. e TOZZI, A.M.G.A. Secretory cavities and pellucid dots in leaflets of *Lonchocarpus* (Fabaceae - Papilionoideae, Millettieae). **Plant Systematic Evolution**. 221: 61-68. 2000.
- TEIXEIRA, S.P. e GABRIELLI, A.C. Taxonomic value of foliar characters in *Dahlstedtia* Malme - Leguminosae, Papilionoideae, Millettieae. **Acta Botanica Brasilica**. 20(2): 395-403. 2006.
- TEIXEIRA, S.P. e ROCHA, J.F. Oil glands in the Neotropical genus *Dahlstedtia* Malme (Fabaceae, Papilionoideae, Millettieae). **Revista Brasileira de Botânica**. 32: 57-64. 2009.
- TERRA, V. ***Senegalia* Raf. (Leguminosae-Mimosoideae) no Brasil: taxonomia, filogenia e distribuição geográfica**. Ph.D. thesis. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa. p. 196. 2014.
- TERRA, V. e GARCIA, F.C.P. A new species of *Senegalia* (Leguminosae-Mimosoideae) from the Caatinga Domain, Brazil. **Phytotaxa**. 288 (2): 181-186. 2016.
- TERRA, V.; GARCIA, F.C.P.; QUEIROZ, L.P.; BANK, M.V. e MILLER, J.T. Phylogenetic Relationships in *Senegalia* (Leguminosae-Mimosoideae) emphasizing the South American lineages. **Systematic Botany**. 42(3): 458-464. 2017.

- SARTORI, A.L.B. e TOZZI, A.M.G.A. Comparative leaflet anatomy in *Myrocarpus* Allemão, *Myroxylon* L.F. and *Myrospermum* (Leguminosae, Papilionoideae, Sophoreae). **The Botanical Journal of the Linnean Society**. 140: 249-259. 2002.
- SEIGLER, D.S., J.E. EBINGER e J.T. MILLER. The genus *Senegalia* (Fabaceae: Mimosoideae) from the New World. **Phytologia**. 88(1): 38-96. 2006.
- SEIGLER, D.S.; J.E. EBINGER e C. GLASS. *Senegalia berlandieri*, *S. greggii* and *S. wrightii* hybrids (Fabaceae: Mimosoideae) in Texas and adjacent Mexico. **Phytologia**. 94: 439-455. 2012.
- SEIGLER, D.S. e J.E. EBINGER. A new species of *Senegalia* (Fabaceae, Mimosoideae) from Central America and Colombia. **Novon**. 23: 94-97. 2014.
- SEIGLER, D.S. e J.E. EBINGER. A new *Senegalia* (*S. alexae*, Fabaceae: Mimosoideae) from Panama, Brazil, and Peru. **Phytologia**. 99(3): 221-225. 2017.
- SEIGLER, D.S.; EBINGER, J.E.; RIGGINS, C.W.; TERRA, V. e MILLER, J.T. *Parasenegalia* and *Pseudosenegalia* (Fabaceae): New genera of the Mimosoideae. **Novon**. 25: 180-205. 2017.
- SHAHEEN, A.M. **Morphological and cytogenetical variations in the ecological population of *Acacia* Mill. in Egypt**. Ph.D. Thesis, South Valley Univ., Aswan Fac. Sci., Egypt. p. 163. 1995.
- SHAHEEN, A.M. The value of vascular supply of the petiole trace characteristics in the systematic of some species of subfamily: Mimosoideae-Leguminosae. **Assuit University Journal of Botany**. 35(2): 193-213. 2006.
- SHAHEEN, A.M. Taxonomic importance of stem-leaf transitional of some species of subfamily: Caesalpinioideae-Leguminosae. **Turkish Journal Botany**. 31(4): 297-310. 2007.
- SHEWRY, P.R. e LUCAS, J. A. Plant proteins confer resistance to pest an pathogen. **Advances in Botanical Research**. 26: 135-191. 1997.
- SHOBE, W.R. e LERSTEN, N.R. A technique for clearing and staining Gymnosperm leaves. **Botanical Gazette**. 128(2): 150-152. 1967.
- SILVA, A.S.L. Contribuição ao estudo sistemático das espécies do gênero *Acacia* Mill. (Leguminosae-Mimosoideae) ocorrentes na Amazônia. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi: Serie Botânica**. 6: 159-226. 1990.
- SILVA, N.F.; ARRUDA, R.C.O.; ALVES, F.M. e SARTORI, A.L.B. Leaflet anatomy of the Dipterygeae clade (Faboideae: Fabaceae): evolutionary implications and systematics. **Botanical Journal of the Linnean Society**. 20: 1-19. 2018.
- SMITH, F.H. e SMITH, E.C. Anatomy of the inferior ovary of *Darbya*. **American Journal of Botany**. 29: 464-471. 1942.

VANPARIJS; BROEKAERT, W.F.; GOLDSTEIN, I.J. e PEUMANS, W.J. Hevein – an antifungal protein from rubber tree (*Hevea brasiliensis*) Latex. **Planta**. 183: 258–264. 1991.

VARGAS, W.; SARTORI, A.L.B. e DIAS, E.S. Novelty in secretory structures and anatomy of *Rhynchosia* (Fabaceae). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**. 87(1): 83-93. 2015.

VILLARREAL-QUINTANILLA, J. A.; J. A. ENCINA-DO-MÍNGUEZ e E. ESTRADA-CASTILLÓN. The identity of *Senegalia saltilloensis* (Fabaceae). **Acta Botanica Mexicana**. 122: 157-163. 2018.

WATARI, S. Anatomical studies of some leguminous leaves with special reference to the vascular system in petioles and rachises. **Journal of the Faculty of Science, University of Tokyo** (Sect. III, Botany). 4: 225-365. 1934.

WILKINSON, H.P. **The plant surface (maily leaf) part 1: stomata**. In: Metcalfe CR, Chalk L (eds) *Anatomy of dicotyledons*. Clarendon Press, Oxford. p. 97-127. 1979.

YOUNG, T.P. Increased thorn length in *Acacia depraungulate* - an induced response to browsing. **Oecologia**. 71: 436-438. 1987.

ZAGOTTA-VITAL, F.A.; NAKAMURA, A.T. e TERRA, V. Anatomy of Extrafloral Nectary on the Petiole of *Senegalia angico* (Mart. in Colla) Seigler e Ebinger (Leguminosae - Mimosoideae). **Scientific Electronic Archives**. 11(3): 64-69. 2018.

ARTIGO 3**CARACTERIZAÇÃO MORFOANATÔMICA DOS NECTÁRIOS EXTRAFLORAIS
DO “COMPLEXO POLYPHYLLA” EM *Senegalia* Raf. (LEGUMINOSAE Juss.:
“CLADO MIMOSOIDEAE”): Implicações Taxonômicas**

Flávio Antônio Zagotta Vital¹; Vanessa Terra²; Ítalo Antônio Cotta Coutinho³ e Adriana
Tiemi Nakamura²

¹Universidade Federal de Lavras, Departamento de Biologia, Programa de Pós-Graduação em Botânica Aplicada, Campus Universitário, Caixa Postal 3037, CEP: 37200-000, Lavras-MG, Brazil.

²Universidade Federal de Uberlândia, Instituto de Ciências Agrárias, Campus Monte Carmelo, Rodovia LMG 746, Km 01, s/nº, CEP 38.500-000, Monte Carmelo-MG, Brazil.

³Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Departamento de Biologia, Campus do Pici, Av. Mister Hull, s/nº, CEP 60.440-900, Fortaleza-CE, Brazil.

*Autor para correspondência: flavio.zagotta@hotmail.com

RESUMO

Senegalia Raf. consiste de um grupo taxonômico com história nomenclatural complexa e, dentre os problemas taxonômicos conhecidos para o gênero, está o complexo de espécies conhecido como “Complexo Polyphylla”. Os nectários extraflorais (NEFs) presentes no pecíolo e na raque são apontados com uma considerável importância diagnóstica, porém, apenas cinco das cerca de 200 espécies de *Senegalia* tiveram a estrutura desses nectários avaliadas morfoanatomicamente. Com base nesses dados, este trabalho objetiva descrever a morfoanatomia dos nectários extraflorais encontrados no pecíolo e na raque das espécies integrantes do “Complexo Polyphylla” a fim de contribuir com a taxonomia do grupo, verificando se os produtos secretados têm implicações taxonômicas no nível específico. Foram analisadas cinco espécies do “Complexo Polyphylla”: *Senegalia polyphylla*; *S. giganticarpa*, *S. rhytidocarpa*, *S. lorentensis* e *S. kallunkiae*. Verificamos que todas as espécies apresentam um nectário no pecíolo e apenas *S. kallunkiae* não apresenta NEF na raque. A forma cupuliforme do nectário foi predominante, presente em *S. giganticarpa*, *S. lorentensis* e *S. rhytidocarpa*. *Senegalia polyphylla* e *S. kallunkiae* apresentaram nectários pateliforme e discoide, respectivamente. *Senegalia polyphylla* foi a única espécie que apresentou dois tipos morfológicos de NEF: pateliforme no pecíolo e cupuliforme na raque. As espécies apresentaram nectários estipitados, com exceção de *S. kallunkiae* que possui nectário sésil. Anatomicamente, os NEFs apresentam fina cutícula, epiderme unisseriada, parênquima secretor, parênquima subnectárfico e feixes vasculares. Quanto à vascularização, os NEF do pecíolo de *S. giganticarpa*, *S. lorentensis*, *S. polyphylla* e *S. rhytidocarpa* foram vascularizados apenas pelos feixes acessórios. Apenas *S. kallunkiae* teve o NEF vascularizado por traços que saem dos feixes acessórios e do SVC. Na raque, todos os nectários foram vascularizados pelos feixes acessórios e pelo sistema vascular central. Os compostos encontrados na análise histoquímica não foram úteis na segregação de espécies. A morfoanatomia dos NEF encontrada entre os integrantes do “Complexo Polyphylla” não permite identificação clara, sendo que apenas *S. kallunkiae* apresentou padrões anatômicos mais discrepantes, ratificando sua retirada do “Complexo polyphylla” como sugerido no primeiro capítulo. Neste contexto, as análises realizadas ajudam a reafirmar a íntima relação entre as espécies do “Complexo Polyphylla”.

Palavras-Chave: Fabaceae. Posição do nectário. Anatomia. Taxonomia. Histoquímica.

ABSTRACT

Senegalia Raf. consists of a taxonomic group with a complex nomenclatural history, and among the taxonomic problems already known is the "Polyphylla Complex". The extra floral nectars occurring on the petiole and rachis are taxonomic important, however, only five of the 200 species of *Senegalia* had the nectaries structure evaluated morphoanatomically., however, Based on this, this work aims to describe the morphology of the extrafloral nectars found in the petiole and rachis of the species belonging to the "Polyphylla Complex", in order to contribute to the group taxonomy, verifying if the secreted products have taxonomic implications at the specific level. Five species of the "Polyphylla Complex" were analyzed: *Senegalia polyphylla*; *S. giganticarpa*, *S. rhytidocarpa*, *S. lorentensis*, and *S. kallunkiae*. We verified that all species present a nectary in the petiole and only *S. kallunkiae* did not present NEF in the raque on the rachis. The shape of the predominant nectary was cupuliform, present in *S. giganticarpa*, *S. lorentensis*, and *S. rhytidocarpa*. *Senegalia polyphylla* and *S. kallunkiae* presented pateliform and discoid nectars, respectively. *Senegalia polyphylla* was the only species that presented two morphological types of NEF: pateliform in the petiole and cupuliform in the rachis. *Senegalia kallunkiae* was the only one sessile nectary. The anatomical arrangement of the NEF of the "Polyphylla Complex" was: a thin cuticle, uniseriate epidermis, secretory parenchyma, subnectary parenchyma and vascular bundles. As regards to the vascularization, the NEF on the petiole of *S. giganticarpa*, *S. lorentensis*, *S. polyphylla*, and *S. rhytidocarpa* were vascularized only by the accessory bundles. Only *S. kallunkiae* had NEF vascularized by the accessory bundles and the central vascular system. On the rachis, all nectaries were vascularized by accessory bundles and by the central vascular system. The compounds found in the histochemical analysis were not useful in species segregation. The morphology of the NEF found among the members of the "Polyphylla Complex" does not allow a clear identification, with only *S. kallunkiae* presenting more discrepant anatomical patterns, ratifying their removal of the "Polyphylla Complex" as suggested on the first chapter. In this context, the analyzes carried out help to reaffirm the close relationship between the species of the "Polyphylla Complex".

Keywords: Fabaceae. Position of the nectary. Anatomy. Taxonomy. Histochemistry.

1 INTRODUÇÃO

Senegalia Raf. (“Clado das Mimosoideae”) consiste de um grande grupo taxonômico com história nomenclatural complexa (BENTHAM, 1875, 1876; VASSAL, 1981; SEIGLER et al., 2006; BARROS e MORIM, 2014; LPWG, 2017). Originalmente, *Senegalia* era tratada como *Acacia* subgênero *Aculeiferum* sect. *Aculeiferum*, em *Acacia* s.l. Mill. Este gênero foi segmentado em: *Acacia* s.s., *Acaciella* Britton e Rose, *Parasenegalia* Seigler e Ebinger, *Pseudosenegalia* Seigler e Ebinger, *Mariosousa* Seigler e Ebinger, *Senegalia* Raf. e *Vachellia* Wight e Arn. (SEIGLER et al., 2017).

Senegalia possui cerca de 200 espécies, que são comumente arbustos ou lianas, raramente árvores, armadas com espinhos espalhados nos ramos ou formando uma série longitudinal nestes (TERRA e GARCIA, 2016; SEIGLER e EBINGER, 2017; TERRA et al., 2017). As folhas são bipinadas com nectários extraflorais (NEF) presentes no pecíolo e às vezes ao longo da raque, sendo que os nectários são relatados como parâmetro morfológico chave para a identificação das espécies deste gênero (SEIGLER e EBINGER, 2006; QUEIROZ, 2009; TERRA e GARCIA, 2014).

Os nectários são estruturas secretoras especializadas na secreção de uma solução açucarada chamada néctar (FAHN, 1979; BENTLEY e ELIAS, 1983; ROSHCHINA e ROSHCHINA, 1993; NICOLSON et al., 2007). O néctar é majoritariamente composto por açúcares, embora proteínas, lipídios e outros compostos possam ser encontrados em quantidades reduzidas (ROSHCHINA e ROSHCHINA, 1993; NICOLSON et al., 2007).

Embora os nectários do pecíolo/raque das espécies da *Senegalia* tenham sido mencionados em vários trabalhos (SEIGLER e EBINGER, 2006, 2017; QUEIROZ, 2009; SEIGLER et al., 2013; BARROS e MORIM, 2014; TERRA e GARCIA, 2016), apenas cinco das cerca de 200 espécies de *Senegalia* tiveram a estrutura dos nectários presentes no pecíolo/raque avaliadas morfoanatomicamente: *Senegalia angico* (Mart. in Colla) Seigler e Ebinger (ZAGOTTA-VITAL et al., 2018), *S. piauiensis* (Benth.) A. Bocage e L.P. Queiroz, *S. polyphylla* (DC.) Britton e Rose, *S. riparia* (Kunth.) Britton e Rose (MELO et al., 2010) e *S. bonariensis* (Gillies) Seigler e Ebinger (GONZALEZ e MARAZZI, 2018).

Problemas taxonômicos em *Senegalia* também são evidenciados pelos inúmeros complexos específicos identificados, entre eles o “Complexo Polyphylla”, que é constituído de seis espécies, as quais a segregação se torna dificultada pela sobreposição de características morfológicas (TERRA, 2014; RICO-ARCE, 2007; QUEIROZ, 2009; TERRA et al., 2017). Uma solução para este entrave é a análise morfoanatomômica dos nectários, que já se mostrou útil

na identificação de táxons ao considerar a localização destes no corpo vegetal, a sua forma e arranjo anatômico (INAMDAR e RAO, 1981; SMETS et al., 2000; ALMEIDA et al., 2013; WEBER e KEELER, 2013; OJEDA et al., 2015; GONZALEZ e MARAZZI, 2018). Aliado a isto, os compostos produzidos no parênquima nectarífero podem conter o mesmo grupo de compostos químicos em táxons afins, e isto pode ser explorado taxonomicamente (SILVA et al., 2017).

Este estudo tem como objetivo descrever a morfoanatomia dos nectários extraflorais do pecíolo e da raque das espécies do “Complexo Polyphylla”, abordando as diferenças morfoanatômicas que podem indicar padrões distintos entre as espécies e verificando se os produtos secretados têm implicações taxonômicas no nível específico, contribuindo assim com a taxonomia do grupo.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Análise Anatômica

Foram analisadas cinco das seis espécies do “Complexo Polyphylla”: *Senegalia polyphylla*, *S. giganticarpa* (G.P. Lewis) Seigler e Ebinger, *S. rhytidocarpa* (L. Rico) Seigler e Ebinger, *S. loretensis* (J.F. Macbr.) Seigler e Ebinger e *S. kallunkiae* (Grimes e Barneby) Seigler e Ebinger (TERRA et al., 2017; TERRA, 2014) (Apêndice 2). *Senegalia klugii* (Standley ex J.F. Macbride) Seigler e Ebinger não foi amostrada por se tratar de uma espécie rara, com apenas dois depósitos em herbários (TERRA, 2014).

Utilizou-se material coletado e também herborizado (Apêndice 2). Nectários do pecíolo e da raque de folhas totalmente expandidas de *S. polyphylla*, *S. loretensis* e *S. giganticarpa* foram fixados em Karnovsky, uma solução contendo 1% de glutaraldeído e 4% de paraformaldeído em tampão fosfato (KARNOVSKY, 1965) por 24 horas, lavados três vezes em tampão fosfato 0,1 M a pH 7,2 e desidratados gradativamente em etanol 50%, 70%, 85% e 95% (PAIVA et al., 2011). Já para as espécies cujas amostras foram utilizadas foram de herbário (*S. kallunkiae* e *S. rhytidocarpa*) os nectários foram rehidratados e depois tratados com hidróxido de potássio a 2%, enxaguados com água destilada por três vezes (SMITH e SMITH, 1942), sendo posteriormente desidratados pelo mesmo processo descrito anteriormente. As amostras foram embebidas e incluídas em metacrilato (Historesin Leica, Leica Microsystems Nussloch GmbH, Heidelberg, Alemanha) de acordo com a recomendação do fabricante.

Cortes longitudinais com cerca de 4 a 6 μm de espessura foram feitos com auxílio de micrótomo rotativo automático (Leica RM2135, Deerfield, IL, EUA). Para o material fresco, foi utilizado um micrótomo de mesa. Para a caracterização estrutural, os cortes foram colocados em lâmina, corados com azul de toluidina em pH 4,4 ou Safranina aquosa 0,005% (O'BRIEN e MCCULLY, 1981) e montados em resina (Permout, Fisher Scientific, NJ, EUA).

2.2 Análises Histoquímicas dos Nectários Extraflorais

Para o estudo da natureza química da secreção, apenas *S. polyphylla*, *S. loretensis* e *S. giganticarpa* foram analisadas. O material foi incluído em metacrilato e os seguintes testes histoquímicos foram realizados: para proteínas totais, Xilidine Ponceau (O'BRIEN e MCCULLY, 1981); para polissacarídeos totais, Ácido Periódico Schiff (PAS) (O'BRIEN e

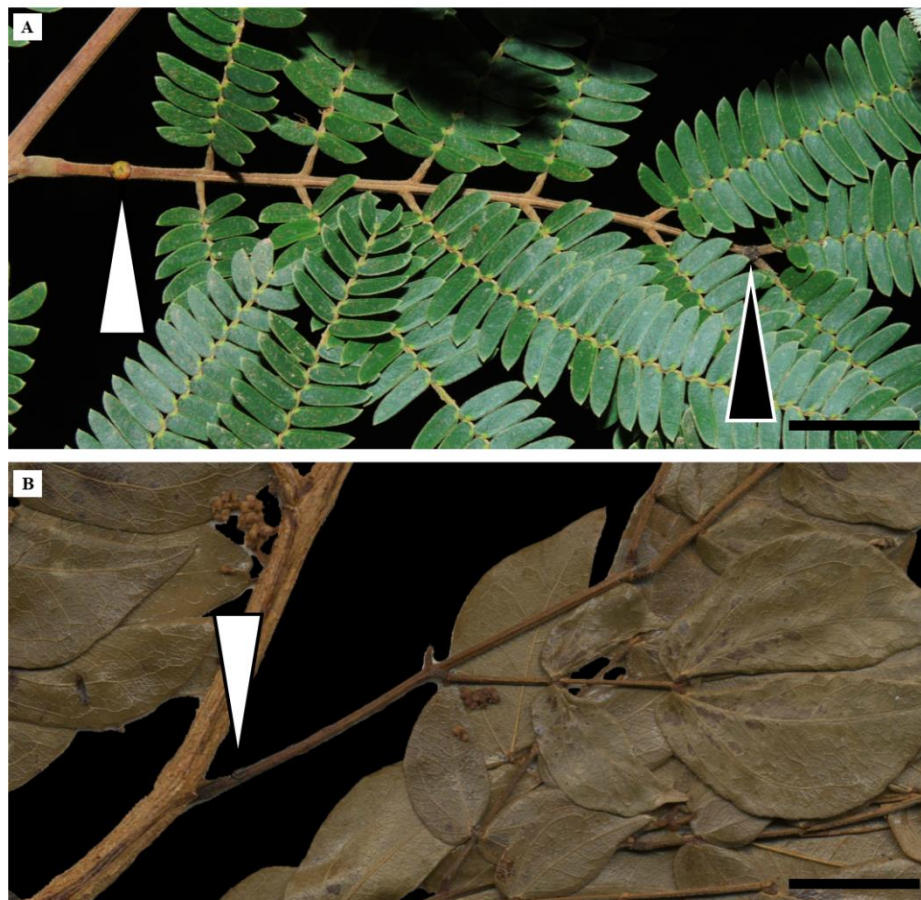
MCCULLY, 1981); para pectinas/mucilagens, vermelho de rutênio (JOHANSEN, 1940); e para compostos fenólicos gerais, cloreto de ferro III (JOHANSEN, 1940). Para compostos lipídicos, os cortes foram submetidos ao Sudan Black B e Sudan Vermelho (PEARSE, 1980).

3 RESULTADOS

3.1 Descrição Morfoanatômica dos Nectários Extraflorais

Os nectários extraflorais (NEF) são encontrados no pecíolo e na raque das espécies do “Complexo Polyphylla” (Fig. 1 A, B). *Senegalia kallunkiae* foi a única espécie a não apresentar NEF na raque (Fig. 1 B) (Tab. 1). No pecíolo, os NEF ocorrem na face adaxial, estando presentes no terço inferior e no terço médio (Fig. 1 A, B). Todas as espécies apresentam apenas um nectário no pecíolo. Na raque, os NEF ocorrem nos últimos pares de pinas (Fig. 1 A). Geralmente, as espécies apresentam três nectários na raque, nos últimos pares de pinas (Tab. 1).

Figura 1 – Nectários extraflorais (NEF) na folha do “Complexo Polyphylla”. (A) *S. polyphylla*. (B) *S. kallunkiae*. LEGENDA: Triângulo branco = NEF do pecíolo; Triângulo preto = NEF da raque. BARRA DE ESCALA: 4 cm.



Fonte: Do autor.

Quanto à forma, os nectários são classificados em três tipos: tipo 1 – cupuliforme, para o pecíolo e raque de *S. lorentensis*, *S. giganticarpa* e *S. rhytidocarpa*, e também para a raque de *S. polyphylla*, com a superfície secretora levemente côncava (Fig. 2 A); tipo 2 - pateliforme, no pecíolo de *S. polyphylla*, com a superfície secretora levemente côncava (Fig. 2 B); e o tipo 3 - discoide, encontrada em *S. kallunkiae* com a superfície secretora plano-convexa (Fig. 2 C) (Tab. 1). Quanto a elevação dos nectários, eles são classificados em estipitados (*S. giganticarpa*, *S. polyphylla*, *S. lorentensis* e *S. rhytidocarpa*) (Fig. 2A, B) ou sésseis (*S. kallunkiae*) (Fig. 2 C) (Tab. 1).

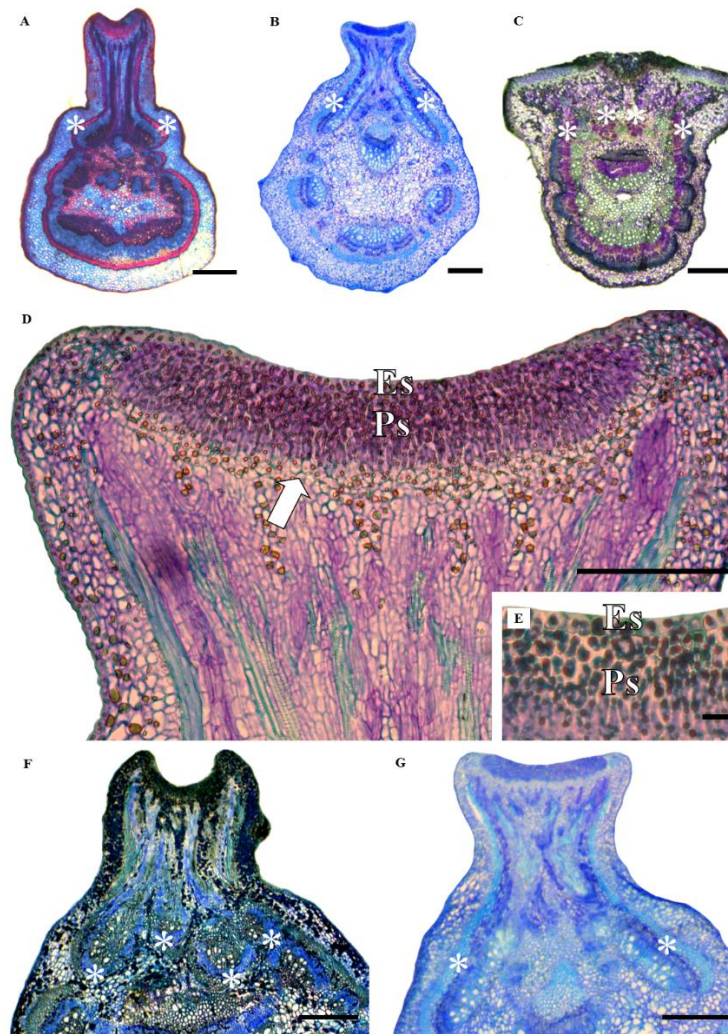
Em todas as espécies do “Complexo Polyphylla” os nectários são caracterizados por apresentarem quatro regiões distintas: uma epiderme secretora; um parênquima secretor, um parênquima subnectárfiro e feixes vasculares. A epiderme secretora (Es) é unisseriada células colunares, sem a presença de estômatos ou tricomas secretores, com fina cutícula (Fig. 2D, E). A epiderme não secretora, que circunda o NEF, apresenta células que tendem a cúbicas. As células do parênquima secretor (Ps) são poliédricas, com núcleo grande e um denso citoplasma (Fig. 2E), com espaços intercelulares preenchido por secreção. O número de camadas de células presentes no parênquima secretor varia de 6 a 12 camadas para as espécies. O tecido vascular não entra em contato com as camadas do parênquima secretor (Fig. 2A, D, G) (Tab. 1).

É possível observar que logo abaixo do parênquima secretor há um parênquima subnectárfiro (Fig. 2D: Seta branca), composto por três a quatro camadas de células poliédricas, com células vacuoladas, cujo volume é maior quando comparado as células do parênquima secretor.

Os feixes vasculares se encontram abaixo do parênquima subnectárfiro. Os nectários extraflorais para todas as espécies do “Complexo” foram vascularizados pelo xilema e floema, porém com uma maior proporção de células de floema. Há variações na origem dos feixes vasculares que irrigam o nectário, tanto no pecíolo quanto na raque. No pecíolo, os nectários são irrigados apenas pelos traços dos feixes acessórios (FA), com exceção de *S. kallunkiae*, cujo nectário é vascularizado pelos feixes acessórios e também pelos feixes oriundos do sistema vascular central (SVC) (Fig. 2C). O número de feixes acessórios que vascularizam os NEF do pecíolo também apresenta variações. *Senegalia giganticarpa* e *S. kallunkiae* apresentaram quatro feixes acessórios irrigando o NEF do pecíolo (Fig. 2C, F), enquanto que *S. lorentensis*, *S. rhytidocarpa* e *S. polyphylla* apresentam apenas dois feixes acessórios irrigando o NEF peciolar (Fig. 2B, 2G). Na raque, todas as espécies apresentam apenas dois feixes acessórios e o sistema vascular central irrigando o NEF (Fig. 2A). A vascularização em direção aos NEF, no pecíolo e na raque, cessa logo abaixo do parênquima subnectárfiro (Fig. 2D, G) (Tab. 1). Fibras

esclerenquimáticas são encontradas nos NEF, tanto no pecíolo quanto na raque, circundando o nectário e também no seu centro, e provavelmente estariam posicionadas para evitar o retorno do néctar via apoplasto.

Figura 2 - Seção transversal de NEFs do “Complexo Polyphylla”, em *Senegalia* Raf. (A) Raque de *S. gigantecarpa*, com nectário cupuliforme longo-estipitado. (B) Pecíolo de *S. polyphylla*, com nectário pateliforme estipitado. (C) Pecíolo de *S. kallunkiae*, com nectário oval sésstil. (D) *S. polyphylla*, evidenciando a epiderme secretora (Es; Estrela) e o parênquima secretor (Ps). (E) *S. polyphylla*, epiderme secretora (Estrela). (F) Pecíolo de *S. gigantecarpa*, quatro feixes acessórios irrigando o nectário. (G) Pecíolo de *S. polyphylla*, dois feixes acessórios irrigando o nectário. LEGENDA: Ps = Parênquima secretor; Es = Epiderme secretora; Seta branca = Parênquima subnectárfifero; Asterisco = feixes acessórios. BARRA DE ESCALAS: 500 (B; F; G); 250 μ m (C); 200 μ m (D); 150 μ m (A); 20 μ m (E).



Fonte: Do autor.

Tabela 1 – Características Morfoanatômica dos Nectários Extraflorais das espécies do “Complexo Polyphylla”, *Senegalia* Raf.

	<i>S. gigantecarpa</i>	<i>S. kallunkiae</i>	<i>S. lorentensis</i>	<i>S. polyphylla</i>	<i>S. rhytidocarpa</i>
Posição					
Pecíolo	X	X	X	X	X
Raque	X		X	X	X
Morfologia					
Cupuliforme	X		X	X	X
Pateliforme				X	
Discoide		X			
Elevação					
Séssil		X			
Estipitado	X		X	X	X
Superfície Secretora					
Levemente côncava	X		X	X	X
Plano-convexa		X			
Vascularização					
<i>Pecíolo</i>					
Feixes Acessórios (FA)	X	X	X	X	X
Sistema Vascular Central (SVC)		X			
<i>Raque</i>					
Feixes Acessórios (FA)	X	X	X	X	X
Sistema Vascular Central (SVC)	X	X	X	X	X

Fonte: Do autor.

3.2 Substância química natural de secreção

Os resultados encontrados por meio dos testes histoquímicos realizados em material incluído e em material fresco, revelam os mesmos resultados para todos os nectários, sejam eles localizados no pecíolo ou na raque, para as três espécies analisadas (*S. giganticarpa*, *S. lorentensis* e *S. polyphylla*).

Os testes com Sudan IV e Black, evidenciam lipídeos na parede das células epidérmicas, cutícula (Fig. 3A) e parede celular do parênquima secretor (Fig. 3C) (Tab. 2).

Paredes lignificadas desde fibras e elementos de vaso do xilema são observados. Compostos fenólicos não-estruturais, são identificados na epiderme não secretora do nectário das três espécies (Fig. 3E, F, G) (Tab. 2).

Polissacarídeos são encontrados na epiderme secretora e também no parênquima secretor (Fig. 3H, I, J). Pectinas são encontradas na epiderme secretora e no parênquima secretor (Fig. 3K, L; Tab. 2).

Proteínas são observadas na epiderme secretora e também no parênquima secretor para todas as espécies averiguadas (Fig. 3M, N) (Tab. 2).

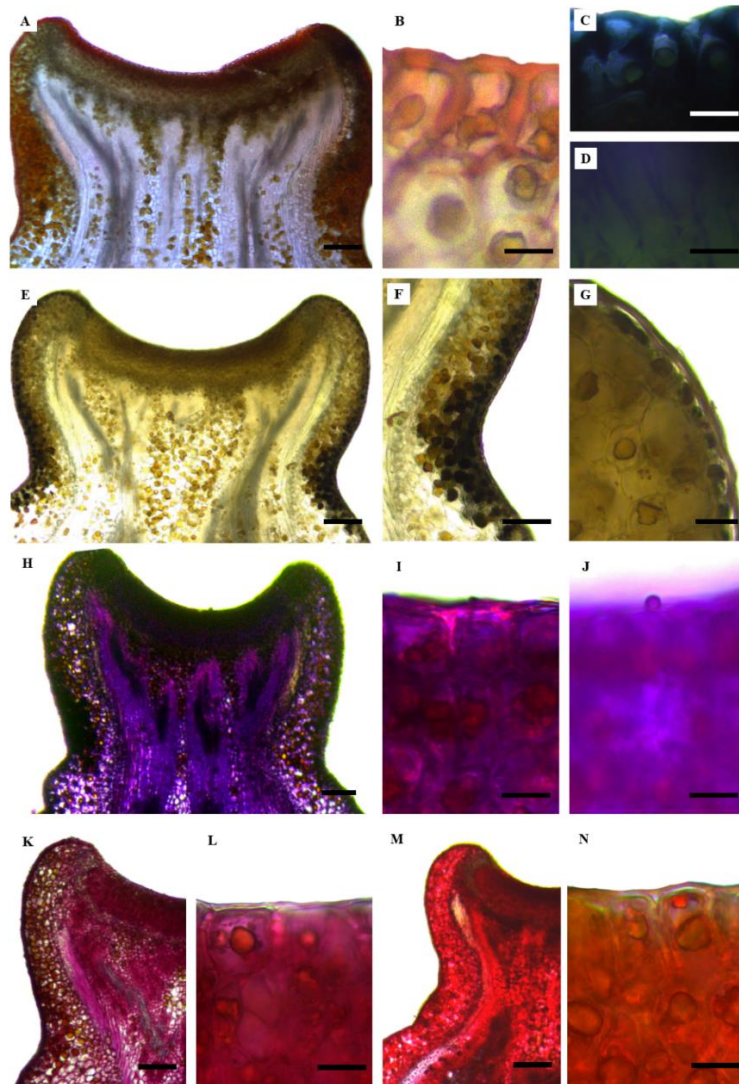
Tabela 2 - Caracterização histoquímica da região secretora dos nectários extraflorais em espécies do “Complexo Polyphylla”, *Senegalia* Raf.

Grupo de Metabólitos	Teste	Resultados								
		<i>S. gigantecarpa</i>			<i>S. lorentensis</i>			<i>S. polyphylla</i>		
		C	Es	Ps	C	Es	Ps	C	Es	Ps
Lipídios Totais	Sudan IV	+	-	-	+	-	-	+	-	-
	Sudan Black	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Compostos Fenólicos	Estruturais Floroglucina Ácida*	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Não-Estruturais Cloreto Férrico**	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Carboidratos	Polissacarídeos PAS	-	+	+	-	+	+	-	+	+
	Pectinas Vermelho de Rutênio	-	+	+	-	+	+	-	+	+
Proteínas	Xilidine Ponceau	-	+	+	-	+	+	-	+	+

LEGENDA: C: cutícula; Es: epiderme; Ps: Parênquima secretor; (+) indica resultado positivo; (-) resultado negativo; (*) positivo apenas para fibras e vasos do xilema; (**) Positivo apenas para a epiderme das regiões laterais do nectário, ou seja, epiderme não secretora.

Fonte: Do autor.

Figura 3 – Testes histoquímicos nos nectários extraflorais peciolares do “Complexo Polyphylla”, de *Senegalia* Raf. (A, B) *S. loretensis*, Sudan IV para compostos lipídicos. (C, D) *S. loretensis*, Sudan Black indicando positivo na epiderme e parênquima nectarífero, respectivamente. (E, F, G) *S. giganticarpa*, Cloreto Férrico indicando compostos fenólicos, aspecto geral; na lateral do nectário; e na epiderme não-secretora. (H, I, J) *S. polyphylla*, PAS para carboidratos (K, L) *S. polyphylla*, Vermelho de Rutênio para pectinas; positivo na parede do parênquima secretor. (M, N) *S. polyphylla*, Xilidine Ponceau para proteínas, verificar positivo na epiderme e parênquima nectarífero. BARRA DE ESCALAS: 100 μ m (A; E; H; K; M); 50 μ m (F); 25 μ m (G); 5 μ m (B; C; D; I; J; N).



Fonte: Do autor.

4 DISCUSSÃO

Os nectários extraflorais encontrados, no pecíolo e também na raque, encontrados nas espécies do “Complexo Polyphylla” são bastante semelhantes a outras espécies de *Senegalia* (MELO et al., 2010; GONZALEZ e MARAZZI et al., 2018; ZAGOTTA-VITAL et al., 2018), também são semelhantes aos nectários encontrados em *Acacia* s.l., gênero do “Clado Mimosoideae” intimamente relacionado (BHATTACHARYYA e MAHESHWARI, 1971; BOUGHTON, 1985; MARGINSON et al., 1989; DIAZ-CASTELAZO et al., 2005; MELO et al., 2010).

Ao considerarmos a presença dos nectários extraflorais das espécies estudadas, verificamos que *S. kallunkiae* não apresentou NEF na raque. Os nectários extraflorais presentes nas folhas parecem ter evoluído numerosas vezes e de forma independente em Leguminosae (MCKEY, 1989). *Senegalia alemquerensis* (Huber) Seigler e Ebinger e *S. kallunkiae* são as únicas espécies amostradas no clado onde se encontra o “Complexo” (Terra et al., 2017) que não apresentam nectários na raque (PORTIGUARA et al., 1991; TERRA, 2014). Desta forma, a ausência de NEF na raque em *S. kallunkiae* permite a sua distinção das demais espécies do “Complexo”.

A forma do nectário predominante foi cupuliforme, presente em *S. giganticarpa*, *S. lorentensis* e *S. rhytidocarpa*. *Senegalia polyphylla* e *S. kallunkiae* apresentaram nectários pateliforme e discoide, respectivamente. *Senegalia polyphylla* foi a única espécie que apresentou dois tipos morfológicos de nectários, sendo pateliforme no pecíolo e cupuliforme na raque, uma forma de distingui-la das demais espécies. Os nectários são parâmetros eficazes para a taxonomia devido à variação da sua forma e posição (BENTLEY e ELIAS, 1983; PASCAL et al., 2000; WEBER e KEELER, 2003). No cladograma apresentado por Terra et al. (2017), as espécies *S. langsdorffii*, *S. altiscandens* e *S. alemqueirensis* aparecem no mesmo clado que as espécies amostradas do “Complexo Polyphylla. Segundo Terra (2014) e Barros e Morim (2014), quanto a forma do nectário, *S. alemquerensis* e *S. altiscandens* (Ducke) Seigler e Ebinger apresentaram nectário verruciforme, já *S. langsdorffii* (Benth.) Seigler e Ebinger. e *S. klugii* (Standley ex J. F. Macbride) Seigler e Ebinger apresentaram nectário discoide. Isso mostra que no clado onde se encontra o “Complexo” apenas as espécies do “Complexo Polyphylla” apresentam nectários com formato cupuliforme. A única espécie que apresentou nectário pateliforme foi *S. polyphylla*, sendo esta característica diagnóstico para este táxon.

As espécies estudadas apresentaram nectários estipitados, com exceção de *S. kallunkiae* que possui nectário sésil. As demais espécies de *Senegalia* presentes no clado onde está

posicionado o “Complexo Polyphylla” (TERRA et al., 2017) possuem nectários sésseis (QUEIROZ, 2009; BARROS e MORIM, 2014; TERRA, 2014). Os nectários estipitados apresentam um grande potencial taxonômico pois podem ser identificados facilmente (ZIMERMANN, 1932; GONZALES e MARAZZI, 2018). Nectários estipitados são individualizados, e a individualização sugere que os NEF podem evoluir independentemente de seu órgão portador (MARAZZI et al., 2013), sendo considerados uma novidade evolutiva (ELIAS, 1981a; MCKEY, 1989; PASCAL et al., 2000; MARAZZI et al., 2010; GONZALES e MARAZZI, 2018). Desta forma, os nectários estipitados presentes em *S. giganticarpa*, *S. lorentensis*, *S. polyphylla* e *S. rhytidocarpa* podem ser um indicativo que *S. kallunkiae* não segue os padrões anatômicos observados nos demais integrantes do clado.

Tendências evolutivas nos nectários no “Clado das Mimosoideae” constataram que nectários cupuliformes aparentam ser mais derivados em relação a nectários achatados ou ligeiramente côncavos (ELIAS, 1981a; 1981b; 1983; PASCAL et al., 2000; KEELER, 1980; GONZALES e MARAZZI, 2018). Os NEF morfologicamente semelhantes e que ficam restritos em pequenos clados tendem a formar grupos monofiléticos (MARAZZI e SANDERSON, 2010; MARAZZI et al., 2013), e isso se aplica ao “Complexo Polyphylla”, onde todas as suas espécies apresentam nectários estipitados e cupuliforme, com exceção de *S. kallunkiae*.

O arranjo anatômico encontrado nos nectários extraflorais dos integrantes do “Complexo Polyphylla”, com uma fina cutícula, epiderme unisseriada, parênquima secretor, parênquima subnectárfiro e feixes vasculares, é comum em estruturas secretoras, principalmente para aquelas secretoras de néctar (FAHN, 1979a; ELIAS, 1983; MACHADO et al., 2008; MELO et al., 2010; COUTINHO et al., 2012). A mesma organização anatômica dos nectários também foi encontrada em outras espécies de *Senegalia*, tais como *Senegalia angico* (ZAGOTTA-VITAL et al., 2018) e *Senegalia bonariensis* (GONZALEZ e MARAZZI, 2018), sendo variante apenas número de camadas de células do parênquima secretor e parênquima subnectárfiro, principalmente em relação a nectários estipitados e sésseis.

Os nectários extraflorais estipitados, que possuem um maior número de camadas nos parênquimas secretor e subnectárfiro, são encontrados na maioria dos integrantes do “Clado Mimosoideae” (BOUGHTON, 1985; PASCAL et al., 2000; MELO et al., 2010; GONZALEZ e MARAZZI, 2018), sendo esta organização considerada um caráter homólogo (MCKEY,

1989; MARAZZI et al., 2012). O nectário séssil encontrado em *S. kallunkiae*, diferiu do restante do “Complexo Polyphylla”

Foram identificados no parênquima secretor dos nectários das espécies do “Complexo Polyphylla” a presença de lipídios, polissacarídeos, pectinas e proteínas, o que sugere uma alta complexidade da composição do néctar. A secreção dos nectários extraflorais durante muito tempo foi sugerida como eliminação de fotoassimilado excedente, provocada por uma fraqueza estrutural do floema (MOUND, 1962; BARRERA e NOBEL, 2004), mas Roshchina e Roshchina (1993) e Zhou et al. (2016) afirmaram que a composição da secreção é algo extremamente elaborada, e que varia substancialmente dependendo da posição do nectário e da interação entre as plantas e as formigas alimentadoras de néctar (TEMPEL, 1983; RASHBROOK et al., 1992; KOPTUR et al., 1992; KOPTUR et al., 1998). Fahn (2000), ao analisar a composição do néctar gerado por *Ricinus communis* L., constatou que os maiores componentes do néctar eram polissacarídeos, proteínas e aminoácidos. Apesar de uma grande complexidade de compostos presentes no parênquima secretor das espécies do “Complexo Polyphylla”, estes não foram úteis na segregação de espécies pois foram constantes para todas as espécies analisadas.

O parênquima subnectarífero encontrado nos nectários extraflorais das espécies do “Complexo Polyphylla” localizada entre o parênquima secretor e a região vascularizada. Coutinho et al., (2012) identificaram também o parênquima subnectarífero como sendo a zona de transição. Nery et al., (2017) e Nepi (2007) sugeriram que o parênquima nectarífero participa da transformação das soluções recebidas do sistema vascular, que atravessa o parênquima subnectarífero, no néctar propriamente dito. Um parênquima subnectarífero constituído por camadas celulares espessas, situado abaixo do parênquima secretor, atuaria como uma barreira ao transporte apoplástico, evitando refluxo da secreção no nectário (FAHN, 1979; FRANCINO et al., 2006; PAIVA et al., 2007; MELO et al., 2010; COUTINHO et al., 2012)

Um fator de grande relevância é a forma como os nectários extraflorais são vascularizados. No “Complexo Polyphylla”, os NEF do pecíolo de *S. giganticarpa*, *S. lorentensis*, *S. polyphylla* e *S. rhytidocarpa* foram vascularizados apenas pelos feixes acessórios, apenas *S. kallunkiae* teve o NEF peciolar vascularizado pelos feixes acessórios e pelo sistema vascular central. O padrão de vascularização do NEF do pecíolo encontrado em *S. kallunkiae* foi semelhante a *S. bonariensis* (GONZALES e MARAZZI, 2018), onde os feixes acessórios e o sistema vascular central participam da vascularização. Já a vascularização do NEF peciolar de *S. giganticarpa*, *S. lorentensis*, *S. polyphylla* e *S. rhytidocarpa* se assemelha a *Inga feuillei* DC. (PASCAL et al., 2000), uma linhagem derivada, e que apenas os feixes acessórios

vascularizam o NEF. Segundo Pascal et al., (2000), os nectários encontrados em *Inga* Mill. são mais derivadas em relação aos demais gêneros do “Clado Mimosoiedae”, sugerindo que os nectários encontrados no “Complexo Polyphylla”, com exceção de *S. kallunkiae*, podem ser considerados um caráter derivado.

A vascularização dos NEF da raque foi constante para todas as espécies do “Complexo Polyphylla”, sendo realizada pelos feixes acessórios e pelo sistema vascular central. A vascularização dos nectários da raque das espécies “Complexo” foi semelhante a a *Erythrophleum suaveolens* (Guill. e Perr.) Brenanoutra e também *Mimosa guilandinae* (DC.) Barneby (PASCAL et al., 2000), ambas espécies pertencentes a Caesalpinoideae. Este fato comprova que a vascularização do NEF da raque, realizado pelos feixes acessórios e pelo sistema vascular central, não é exclusivo do “Complexo Polyphylla”, sendo uma característica pouco útil na segregação específica.

Nectários extraflorais de angiospermas, gimnospermas e samambaias frequentemente não têm aporte vascular direto, mas tendem a ocorrer perto de feixes vasculares (ELIAS e GELBAND, 1976; KOPTUR et al., 1998; BARRERA e NOBEL, 2004), porém em Leguminosae os feixes acessórios se encontram próximos aos NEF, o que sugere um aporte vascular direto a esta estrutura (ELIAS, 1972). Ao observar a anatomia dos nectários extraflorais, Zimmermann (1932) observou que estas glândulas possuem traços vasculares que consistem em xilema e floema, e segundo Pacini et al., (2003) e Pacini e Nepi (2007) os nectários florais apresentam exclusivamente floema. Frey-Wyssling (1955), Barrera e Nobel (2004), Fahn (1988; 2000) e Metcalfe e Chalk (1979) sugeriram que água e fotoassimilados são fornecidos para nectários em desenvolvimento pelo floema e não pelo xilema. Esta suposição é reafirmada por Machado et al., (2008), Melo et al., (2010) e Coutinho et al., (2012) que sustentam que uma maior proporção de floema nos nectários de Leguminosae. Coutinho et al., (2012) apontaram os feixes acessórios que convergem para os nectários como os responsáveis pelo fornecimento de açúcares usados na produção de néctar. Em todos os indivíduos do “Complexo Polyphylla” encontramos traços de floema e xilema vascularizando os nectários, tanto no do pecíolo quanto na raque.

Foram observadas camadas de fibras ao redor dos feixes vasculares que se direcionam para os nectários tanto do pecíolo quanto da raque, e segundo Pascal et al., (2000) esse arranjo de fibras esclerenquimáticas pode auxiliar na segregação de táxons. Elias (1972) afirmou que a quantidade de esclerênquima diminui em direção ao ápice do nectário, sugerindo que a sustentação permitida pelas fibras é mais requisitada na base da glândula. Pascal et al. (2000) ao analisar o NEF de *Acacia sphaerocephala* Cham. e Schlecht, observaram que havia a

presença de uma camada de fibras esclerenquimáticas circundando e também no interior do nectário da raque, sendo que esta porção interna de fibras foi determinante para identificar a espécie. No “Complexo Polyphylla” o arranjo de fibras esclerenquimáticas não foi útil para a taxonomia do grupo, pois se mostrou semelhante para todos os táxons.

Os compostos fenólicos foram abundantes nas células laterais e não secretoras do nectários, e segundo Paiva e Machado (2008) e Pimentel et al., (2011), estes compostos podem oferecer proteção contra herbívoros, microorganismos, radiação ultravioleta e manter a integridade do protoplasto quando sujeito ao estresse hídrico, o que auxilia na manutenção da estrutura do nectário (ROSHCHINA e ROSHCHINA, 1993; SAWIDIS, 1998; NICOLSON e THORNBURG, 2007; COUTINHO et al., 2012).

A posição, o número e a morfologia dos nectários extraflorais no pecíolo e na raque são utilizados na delimitação taxonômica de espécies de *Senegalia*, porém a semelhança morfoanatômica encontrada entre os integrantes do “Complexo Polyphylla” não permite uma identificação clara, e apenas *S. kallunkiae* apresentou padrões anatômicos mais discrepantes do restante, concordando com os dados dos capítulos anteriores que sugerem que essa espécie seja retirada do “Complexo Polyphylla”. Além disso, os testes histoquímicos identificaram os mesmos grupos de compostos químicos para as espécies estudadas. Portanto, apesar das análises realizadas não segregarem taxonomicamente as espécies com clareza, as semelhanças encontradas ratificam que as espécies do “Complexo Polyphylla” são intimamente relacionadas.

REFERÊNCIAS

- ALMEIDA, O.J.G.; COTA-SÁNCHEZ, J.H. e PAOLI, A.A.S. The systematic significance of floral morphology, nectaries, and nectar concentration in epiphytic cacti of tribes Hylocereeae and Rhipsalideae (Cactaceae). **Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics**. 15(5): 1-14. 2013.
- BARRERA, E. e NOBEL, P.S. Nectar: properties, floral aspects, and speculations on origin. **Trends in Plant Science**. 9: 65-69. 2004.
- BARROS, M.J.F. e MORIM, M.P. *Senegalia* (Leguminosae, Mimosoideae) from the Atlantic Domain, Brazil. **Systematic Botany**. 39: 452-477. 2014.
- BENTHAM, G. *Acacia* in: Martius, C., Endliche, A. (Eds.), Flora Brasiliensis, Vol. 15. Typographia Regia, Munich. p. 392-405. 1876.
- BENTHAM, G. Revision of the suborder Mimoseae. **Transactions of the Linnean Society of London**. 30: 335-664. 1875.
- BENTLEY, B. e ELIAS, T. **The biology of nectaries**. Columbia University Press, New York, USA. p. 237. 1983.
- BHATTACHARYYA, B. e MAHESHWARI J.K. Studies on extrafloral nectaries of the Leguminales. **Proceedings of the Indian Natural Science Academy**. 37: 11-30. 1970a.
- BOUGHTON, V.H. Extrafloral Nectaries of Some Australian Bipinnate Acacias. **Australian Journal of Botany**. 33: 175-84. 1985.
- BOUGHTON, V.H. Trichomes from the foliage of some Australian Acacias. **Australian Journal of Botany**. 37: 157-168. 1989.
- COIMBRA, M.C. e CASTRO, A.H.F. Distribution and structural aspects of extrafloral nectaries in leaves of *Pyrostegia venusta* (Bignoniaceae). **Acta of Biological Science**. 36: 321-326. 2014.
- COUTINHO, Í.A.C.; FRANCINO, D.M.T.; AZEVEDO, A.A. e MEIRA, R.M.S.A. Anatomy of the extrafloral nectaries in species of *Chamaecrista* section *Absus* subsection *Baseophyllum* (Leguminosae, Caesalpinioideae). **Flora**. 207: 427-435. 2012.
- COUTINHO, Í.A.C. e MEIRA, R.M.S.A. Structural diversity of extrafloral nectaries in *Chamaecrista* sect. *Apoucouita*. **Botany**. 93: 379-388. 2015.
- DÍAZ-CASTELAZO, C.; RICO-GRAY, V.; ORTEGA, F. e ÁNGELES, G. Morphological and secretory characterization of extrafloral nectaries in plants of Coastal Veracruz, Mexico. **Annals of Botany**. 96(7): 1175-1189. 2005.
- ELIAS, T.S. Morphology and anatomy of foliar nectaries of *Pithecellobium macradenium* (Leguminosae). **Botanical Gazette**. 133: 38-42. 1972.

ELIAS, T.S. Mimosoideae. In Polhill, R.M. and Raven, P.H. [eds.]. **Advances in legume systematics**. Kew: Royal Royal Botanic Gardens. 1: 143-152. 1981a.

ELIAS, T.S. Parkieae. In: Polhill, R.M. and Raven, P.H. [eds.]. **Advances in legume systematics**. Kew: Royal Royal Botanic Gardens. 1: 143-152. 1981b.

ELIAS, T. S. Extrafloral nectaries: their structure and distribution. In: BENTLEY, B.; ELIAS, T. S. (Ed.). **The biology of nectaries**. New York: Columbia University Press. p. 174-203. 1983.

ELIAS, T. S. e GELBAND, H. Morphology and anatomy of floral and extrafloral nectaries in *Campsis* (Bignoniaceae). **American Journal of Botany**. 63: 1349-1353. 1976.

FAHN, A. Ultrastructure of nectaries in relation to nectar secretion. **American Journal of Botany**. 66: 977-985. 1979.

FAHN, A. Secretory tissues in vascular plants. **New Phytologist**. 108: 229-257. 1988.

FAHN, A. Structure and function of secretory cells. In: HALLAHAN, D.L. e GRAY, J.C. (Eds.) – Plant trichomes. **Advances in Botanical Research**. 31: 37-75. 2000.

FREY-WYSSLING, A. The phloem supply to the nectaries. **Acta Botanica Neerlandica**. 4: 358-36. 1955.

FRANCINO, D.M.T.; SANT'ANNA-SANTOS, B.F.; SILVA, K.L.F.; THADEO, M.; MEIRA, R.M.S.A. e AZEVEDO, A.A. Anatomia foliar e caulinar de *Chamaecrista trichopoda* (Caesalpinioideae) e histoquímica do nectário extrafloral. **Planta Daninha**. 21: 695-705. 2006.

GONZALEZ, A.M. e MARAZZI, B. Extrafloral nectaries in Fabaceae: filling gaps in structural and anatomical diversity in the family. **Botanical Journal of the Linnean Society**. 20: 1-20. 2018.

INAMDAR, J.A. e RAO, V.S. Structure, ontogeny, classification, taxonomic significance of trichomes and extra-floral nectaries in cultivars of cotton. **Feddes Repertorium**. 92 (7-8): 551-556. 1981.

JOHANSEN, D.A. **Plant microtechnique**. McGraw-Hill Book, New York. p. 140. 1940.

KARNOVSKY, M.J.J. A Formaldehyde-Glutaraldehyde Fixative of High Osmolality for Use in Electron Microscopy. **Journal of Cell Biology**. 27: 137-138. 1965.

KEELER, K.H. Distribution of plants with extrafloral nectaries in temperate communities. **American Midland Naturalist**. 104: 274-280. 1980.

KNOX, R.B. Extrafloral nectaries as adaptations for bird pollination in *Acacia terminalis*. **American Journal of Botany**. 72: 1185-1196. 1985.

- KOPTUR, S. Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. Pp. 81–129, in *Insect-Plant Interactions*. vol. IV, E. A. Bernays, ed, CRC Press, Boca Raton, FL, USA. p. 321. 1992.
- KOPTUR, S.; RICO-GRAY, V. e PALACIOS-RIOS, M. Ant protection of the nectaried fern *Polypodium plebeium* in central Mexico. **American Journal of Botany**. 85: 736-739. 1998.
- LACCHIA, A.P.S.; TÖLKE, E.E.A.D.; DEMARCO, D. e CARMELLO-GUERREIRO, S.M., Presumed domatia are actually extrafloral nectaries on leaves of *Anacardium humile* (Anacardiaceae). **Rodriguesia**. 67: 19-28. 2016.
- MACHADO, S.R.; MORELLATO, L.P.C.; SAJO, M.G. e OLIVEIRA, P.S. Morphological patterns of extrafloral nectaries in woody plant species of the Brazilian cerrado. **Plant Biology**. 10: 660-673. 2008.
- MARGINSON, R.; SEDGLEY, M. e KNOX, R.B., Structure and histochemistry of the extrafloral nectary of *Acacia terminalis* (Salisb.) MacBride (Leguminosae, Mimosoideae). **Protoplasma**. 127: 21-30. 1985.
- MARAZZI, B. e SANDERSON, M.J. Large-scale patterns of diversification in the widespread legume genus *Senna* and the evolutionary role of extrafloral nectaries. **Evolution**. 64: 3570-3592. 2010.
- MARAZZI, B.; ANÉ, C.; SIMON, M.F.; DELGADO-SALINAS, A.; LUCKOW, M. e SANDERSON, M.J. Locating evolutionary precursors on a phylogenetic tree. **International Journal of Organic Evolution**. 66: 3918–3930. 2012.
- MARAZZI, B.; BRONSTEIN, J.L. e KOPTUR, S. The diversity, ecology and evolution of extrafloral nectaries: Current perspectives and future challenges. **Annals of Botany**. 111: 1243–1250. 2013.
- MCKEY, D. Interactions between plants and leguminous plants. In Stirton C., Zarucchi J. L. [eds.]. **Advances in legume biology**. p. 673-718. 1989.
- MELO, Y.; MACHADO, S.R. e ALVES, M. Anatomy of extrafloral nectaries in Fabaceae from dry seasonal forest in Brazil. **Botanical Journal of the Linnean Society**. 163: 87-98. 2010.
- METCALFE, C.R. e CHALK, L. **Anatomy of the dicotyledons**: systematic anatomy of the leaf and stem, vol 2. Oxford Clarendon, Oxford. p. 211. 1979.
- MOUND, L.A. Extrafloral nectaries of cotton and their secretions. **Empire Cotton Growing Review**. 39: 254-261. 1962.
- NERY, L.A.; VIEIRA, M.F. e VENTRELLA, M.C. Leaf glands of *Banisteriopsis muricata* (Malpighiaceae): distribution, secretion composition, anatomy and relationship to visitors. **Acta Botanica Brasilica**. 31(3): 459-467. 2017.

NEPI, M. **Nectary structure and ultrastructure**. In: Nicolson SW, Nepi M, Pacini E. eds. *Nectaries and nectar*. Dordrecht: Springer. p. 129-166. 2007.

NICOLSON, S.W.; NEPI, M. e PACINI, E. **Nectaries and nectar**. Springer, Dordrecht, The Netherlands. p. 456. 2007.

NICOLSON, S.W. e THORNBURG, R.W. **Nectar Chemistry**. In: Nicolson, S.W; Nepi, M. e Pacini E. *Nectaries and nectar*. Springer, Dordrecht. p. 215-264. 2007.

O'BRIEN, T.P. e McCULLY, M.E. **The study of plant structure: principles and selected methods**. Melbourne: Termarcarphy Pty. p. 320. 1991.

OJEDA, F.S.; HOC, P.S.; GALATI, B.G. e AMELA, G. M.T. **Origin and Ontogeny of the Extrafloral Nectaries Associated to the Inflorescences of *Vigna Candida* and *Vigna Caracalla* (Leguminosae, Phaseoleae)**. *International Journal of Advanced Research in Botany*. 1(1): 33-41. 2015.

ORONA-TAMAYO, D.; WIELSCH, N.; ESCALANTE-PÉREZ, M.; SVATOS, A., MOLINA-TORRES, J.; MUCK, A.; RAMIREZ-CHÁVEZ, E.; ÁDAME-ALVAREZ, R.M. e HEIL, M. **Short-term proteomic dynamics reveal metabolic factory for active extrafloral nectar secretion by *Acacia cornigera* ant-plants**. *Plant Journal*. 73: 546-554. 2013.

PACINI, E. e NEPI, M. **Nectar production and pre- sentation**. In: Nicolson S.W., Nepi M., Pacini E. (Eds), *Nectaries and nectar*. Springer, Dordrecht, the Netherlands. p. 167-214. 2007.

PACINI, E.; NEPI, M. e VESPRINI J.L. **Nectar biodiversity: a short review**. *Plant Systematics and Evolution*. 238: 7-21. 2003.

PAIVA, E.A.S.; PINHO, S.Z. e OLIVEIRA, D.M.T. **Large plant samples: how to process for GMA embedding**. In: CHIARINI-GARCIA, H.; MELO, R.C.N. (Org.). *Light microscopy: methods and protocols*. 1ed. New York: Springer/Humana Press. 689: 37-49. 2011.

PAIVA, E.A.S.; BUONO, R.A. e DELGADO, M.N. **Distribution and structural aspects of extrafloral nectaries in *Cedrela fissilis* (Meliaceae)**. *Flora*. 202: 455-461. 2007.

PAIVA, E.A.S.; MORAES, H.C.; ISAIAS, R.M.S.; ROCHA, D.M.S. e OLIVEIRA, P.E. **Occurrence and structure of extrafloral nectaries in *Pterodon pubescens* Benth. and *Pterodon polygalaeflorus* Benth. (Fabaceae - Papilionoideae)**. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*. 36: 219-224. 2001.

PAIVA, E.A.S. e MACHADO, S.R. **Ontogênese, anatomia e ultra-estrutura dos nectários extraflorais de *Hymenaea stigonocarpa* Mart. ex Hayne (Fabaceae- Caesalpinioideae)**. *Acta Botanica Brasilica*. 20: 471-482. 2006.

PASCAL, L.M.; MOTTE-FLORAC, E.F. e MCKEY, D.B. **Secretory structures on the leaf rachis of Caesalpinieae and Mimosoideae (Leguminosae): implications for the evolution of Nectary Glands**. *American Journal of Botany*. 87 (3): 327-338. 2000.

PEARSE, A.G.E. **Histochemistry theoretical and applied**, 4th ed. Churchill Livingston, Edinburgh. p. 281. 1980.

PIMENTEL, R.R.; MACHADO, S.R. e ROCHA, J.F. Estruturas secretoras de *Pavonia alnifolia* (Malvaceae), uma espécie ameaçada de extinção. **Rodriguésia**. 62(2): 253-262. 2011.

POTIGUARA, R.C.V.; SILVA, A.S.L. e LOBATO, L.C.B. Contribution to the study of leaf venation patterns of ten amazonian species and a variety of the genus *Acacia* Mill. (Leguminosae-Mimosoideae). **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi Serie Botânica**. 7(2): 605-618. 1991.

QUEIROZ, L.P. de. **Leguminosas da caatinga**. Feira de Santana: Universidade Estadual de Feira de Santana/Royal Botanic Gardens, Kew/Associação Plantas do Nordeste. p. 467. 2009.

ROCHA, J.F. e MACHADO, S.R. Anatomy, ultrastructure and secretion of *Hibiscus pernambucensis* Arruda (Malvaceae) extrafloral nectary. **Revista Brasileira de Botânica**. 32: 489-498. 2009.

RASHBROOK, V.K.; COMPTON, S.G. e LAWTON, J. H. Ant-herbivore interactions: reasons for the absence of benefits to a fern with foliar nectaries. **Ecology**. 73: 2167-2174. 1992.

ROSHCHINA, V.V. e ROSHCHINA, V.D. The excretory function of higher plants. Springer-Verlag, Berlin, Germany. p. 174. 1993.

SAWIDIS, T.H. The subglandular tissue of *Hibiscus rosa-sinensis* nectaries. **Flora**. 193: 327-335. 1998.

SCATENA, V.L. e DIAS, E.S. **Parênquima, colênquima e esclerênquima**. In: Appezzato-da-Glória B, Carmello-Guerreiro SM, eds. Anatomia vegetal. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa. p. 109-127. 2006.

SEIGLER, D. e EBINGER, J. The genus *Senegalia* (Fabaceae: Mimosoideae) from the New World. **Phytologia**. 88: 38-93. 2006.

SEIGLER, D.; MORIM, M.P.; BARROS, M.J.F. e EBINGER, J.E. A new species of *Senegalia* (Fabaceae) from Brazil. **Phytotaxa**. 132: 59. 2013.

SEIGLER, D.S. e EBINGER, J.E. A new *Senegalia*, (*S. alexae*, Fabaceae: Mimosoideae) from Panama, Brazil, and Peru. **Phytologia**. 99: 221-225. 2017.

SEIGLER, D.S.; EBINGER, J.E.; RIGGINS, C.W.; TERRA, V. e MILLER, J.T. *Parasenegalia* and *Pseudosenegalia* (Fabaceae): New Genera of the Mimosoideae. **Novon**. 25: 180-205. 2017.

SILVA, M.S.S.; COUTINHO, I.A.C.; ARAÚJO, M.N. e MEIRA, R.M.S.A. Morphoanatomy of nectaries of *Chamaecrista* (L.) Moench sections *Chamaecrista*, *Caliciopsis* and *Xerocalyx* (Leguminosae: Caesalpinioideae). **Acta Botanica Brasilica**. 31(3): 445-458. 2017.

- SMETS, E.F.; RONSE-DECRAENE, L.P.; CARIS, P. e RUDALL, P.J. Floral nectaries in monocotyledons: distribution and evolution. In: Wilson K, Morrison DA, eds. **Monocots: systematics and evolution**. Melbourne: CSIRO. p. 230–240. 2000.
- SMITH, F.H. e SMITH, E.C. Anatomy of the inferior ovary of *Darbya*. **American Journal of Botany**. 29: 464-471. 1942.
- SOMARU, R.; NAIDOO, Y. e NAIDOO, G. Morphology and ultrastructure of the leaf salt glands of *Odyssea paucinervis* (Stapf) (Poaceae). **Flora**. 197: 67-75. 2002.
- TEMPEL, A.S. Bracken fern (*Pteridium aquilinum*) and nectar-feeding ants: a non-mutualistic interaction. **Ecology**. 64: 1411-1422. 1983.
- TERRA, V. **Senegalia Raf. (Leguminosae-Mimosoideae) no Brasil: taxonomia, filogenia e distribuição geográfica**. Ph.D. thesis. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa. p. 196. 2014.
- TERRA, V. e GARCIA, F.C.P. A new species of *Senegalia* (Leguminosae-Mimosoideae) from the Caatinga Domain, Brazil. **Phytotaxa**. 288: 181-186. 2016.
- TERRA, V.; GARCIA, F.C.P.; DE QUEIROZ, L.P.; VAN DER BANK, M. e MILLER, J.T. Phylogenetic relationships in *Senegalia* (Leguminosae-Mimosoideae) emphasizing the South American lineages. **Systematic Botany**. 42: 458-464. 2017.
- THADEO, M.; CASSINO, M.F.; VITARELLI, N.C.; AZEVEDO, A.A.; ARAÚJO, J.M.; VALENTE, V.M.M. e MEIRA, R.M.S.A. Anatomical and histochemical characterization of extrafloral nectaries of *Prockia crucis* (Salicaceae). **American Journal of Botany**. 95: 1515-1522. 2008.
- THOMAS, V. e DAVE, Y. Histochemistry and senescence of colleters of *Alamanda cathartica* (Apocynaceae). **Annals of Botany**. 64: 201-203. 1989.
- VASSAL, J. Acacieae Benth, in: Polhill, R., Raven, P. (Eds.). **Advances in Legume Systematics**. vol. 1. Royal Botanic Gardens, Kew. p. 169–171. 1981.
- VISHWAKARMA, A.K. e THOMAS, V. Biology of extrafloral nectaries in *Albizia* (“*Albizzia*”) *lebeck* (Mimosaceae). **South African Journal of Botany**. 57(6): 331-33. 1991.
- WEBER, M.G.; PORTURAS, L.D. e KEELER, K.H. World list of plants with extrafloral nectaries. www.extrafloralnectaries.org. [data de acesso: 23 de Março de 2018]. 2015.
- WEBER, M.G.; e KEELER, K.H. The phylogenetic distribution of extrafloral nectaries in plants. **Annals of Botany**. 111: 1251-1261. 2013.
- WUNNACHIT, W.; JENNER, C.F. e SEDGLEY, M. Floral and extrafloral nectar production in *Anacardium occidentale* L. (Anacardiaceae): an andromonoecious species. **International Journal of Plant Science**. 153: 413-420. 2012.

ZAGOTTA-VITAL, F.A.; NAKAMURA, A.T. e TERRA, V. Anatomy of Extrafloral Nectary on the Petiole of *Senegalia angico* (Mart. in Colla) Seigler e Ebinger (Leguminosae - Mimosoideae). **Scientific Electronic Archives**. 11(3): 64-69. 2018.

ZIMMERMANN, J.G. Uber die extrafloralen Nektarien der Angiospermen. **Beihefte zum botanischen Zentralblatt**. 49: 99-196. 1932.

ZHOU, Y.; LI, M.; ZHAO, F.; ZHA, H.; YANG, L.; LU, Y.; WANG, G.; SHI, J. e CHEN, J. Floral Nectary Morphology and Proteomic Analysis of Nectar of *Liriodendron tulipifera* L. **Frontiers in Plant Science**. 7:826. 2016.

TERCEIRA PARTE

CONCLUSÕES FINAIS

Mediante as análises morfométricas realizadas, podemos concluir que os parâmetros morfológicos adotados foram úteis tanto na segregação quanto na hierarquização dos espécimes estudados, permitindo uma clara individualização das espécies do complexo. Os caracteres relacionados às folhas foram extremamente úteis. *Senegalia kallunkiae* apresentou padrões morfológicos destoantes das demais espécies, principalmente relacionados aos nectários e aos foliólulos, sugerindo que esta espécie deva ser retirada do “Complexo”. As espécies *S. gigantocarpa*, *S. lorentensis*, *S. polyphylla* e *S. rhytidocarpa* permaneceram intimamente relacionadas. *Senegalia polyphylla* e *S. rhytidocarpa* apresentaram uma tênue segregação, sugerindo estudos complementares.

Quanto à anatomia foliar, *S. kallunkiae* apresentou um elevado número de caracteres únicos referentes do foliólulo, confirmando a remoção dessa espécie do “Complexo Polyphylla” como sugerido com a morfometria. Os dados apresentados nesse trabalho demonstraram que a anatomia foliar revela aspectos extremamente úteis à delimitação taxonômica das espécies do “Complexo Polyphylla”, tais como: a conformação do sistema vascular central e dos feixes acessórios, do pecíolo e da raque; presença de tricomas glandulares capitados elípticos; conformação da raque distal; morfologia dos foliólulos; número de nervuras de menor calibre; projeção da nervura de maior calibre dos foliólulos.

A posição, o número e a morfologia dos nectários extraflorais no pecíolo e na raque são utilizados na delimitação taxonômica de espécies de *Senegalia*, porém, a semelhança morfoanatômica encontrada entre os integrantes do “Complexo Polyphylla” não permite uma identificação clara. Apenas *S. kallunkiae* apresentou padrões anatômicos mais discrepantes do restante, confirmando os dados dos capítulos anteriores que sugerem que essa espécie deve ser retirada do “Complexo”. Além disso, os testes histoquímicos identificaram os mesmos grupos de compostos químicos para as espécies estudadas. Portanto, apesar das análises realizadas não segregarem taxonomicamente as espécies com clareza, as semelhanças encontradas ratificam que as espécies do “Complexo Polyphylla” são intimamente relacionadas.

APÊNDICES

APÊNDICE 1 – Material Examinado do “Complexo Polyphylla”, *Senegalia* Raf. no Capítulo 1:

***Senegalia giganticarpa* (G.P. Lewis) Seigler e Ebinger: Brasil. BAHIA. Itaberaba.** 16/III/2012, fl., *Nascimento, F.H.F. 1163* (HUEFS). **Jacobina.** 17/II/1986, fl., *Fernandes, A. s.n.* (EAC 14109). **Jussari.** 30/I/2014, fl., *Nascimento, F.H.F. 1670* (HUEFS). **Jussari,** 30/I/2014, fl., *Nascimento, F.H.F. 1672* (HUEFS)/ 30/I/2014, fl., *Nascimento, F.H.F. 1671* (HUEFS). **Medeiros Neto.** 04/II/2009, fl., *Cardoso, D. 2408* (HUEFS). **CEARÁ. Ubajara.** 04/IX/2003, fl., *Fernandes, A. s.n.* (EAC 33031). **Capistrano.** 14/VII/1994, fl., *Medeiros, J.B.L.P. 117* (EAC). **ESPÍRITO SANTO. Afonso Claudio.** 12/IX/1992, *Souza, V. de. 377* (HUEFS). **Colatina.** 19/IV/1991, fl., *Souza, V. de. 73* (HUEFS).

***Senegalia kallunkiae* (Grimes e Barneby) Seigler e Ebinger: Brasil. MINAS GERAIS. Conselheiro Pena.** 17/III/2014, fl., *Siqueira, G.S. 954* (HUEFS). **Itueta,** 04/VIII/2011, *Folli, D.A. 6788* (HUEFS). **BAHIA. Itaberaba.** 13/III/2012, fl., *Queiroz, L.P. de. 15368* (HUEFS). **Itaberaba.** 08/VI/2012, fl., *Queiroz, L.P. de. 15503* (HUEFS). **Itaberaba.** 17/III/2012, fl., *Nascimento, F.H.F. 1164* (HUEFS).

***Senegalia loretensis* (J.F. Macbr.) Seigler e Ebinger: Brasil. BAHIA. Wanderley.** 30/XI/2011, fl., *Miranda, A.M. 6458* (EAC); 30/XI/2011, fl., *Miranda, A.M. 6453* (EAC). **CEARÁ. Aiuaba.** 03/VII/1996, fl., *Lima-Verde, L.W. 293* (EAC). **Juazeiro do Norte.** 04/VI/2008, fl., *Pereira Jr., F.N. s.n.* (EAC 44788). **MINAS GERAIS. Arcos.** 06/IX/2010, fl., *Melo, P.H.A. 3941* (ESAL). **Ingaí.** 12/VI/1992, fl., *Silva, A.F. et al. 621* (ESAL). **Lavras.** 17/V/2001, fl., *Elter C. Siqueira s.n.* (ESAL 4377); 17/III/1979, fl., *Heringer, E.P. s.n.* (ESAL 1098); 21/VII/1998, fl., *Gavilanes, M.L. 4811* (ESAL). **PARAÍBA. Teixeira.** 18/IX/2009, fl., *Santos, R.M. et al. s.n.* (ESAL 22639).

***Senegalia polyphylla* (DC.) Britton e Rose: Brasil. CEARÁ. Aiuaba.** 01/X/2004, fl., *Melo, L.M.R. 262* (EAC). **Fortaleza.** 08/IV/2000, fl., *Maia, G.N. s.n.* (EAC 29081). **Mulungu.** 12/IV/1991, fl., *Figueiredo, M.A. 127* (EAC). **Santa Quitéria.** 08/V/1997, fl., *Figueiredo, M.A. s.n.* (EAC 25573). **Sobral.** 15/III/2004, fl., *Fernandes, A. s.n.* (EAC 33571). **Ubarajá.** 26/II/1999, fl., *Fernandes, A. s.n.* (EAC 27984); 29/III/1994, fl., *Araújo, F.S. 610* (EAC). **MINAS GERAIS. Ingaí.** 23/VI/2007, fl., *Botrel, M.T. s.n.* (ESAL 16823). **Nepomuceno.** 07/IV/2000, fl., *Appolinário, V. s.n.* (ESAL 28263). **PIAUÍ. Canto do Buriti.** 30/X/1994, fl., *Alves, J.E. s.n.* (EAC 22127).

Senegalia rhytidocarpa (L. Rico) Seigler e Ebinger: Brasil. BAHIA. Jacobina. 21/VIII/1993, fr. Queiroz, L.P. de 3503 (HUEFS). PIAUÍ. Caracol. 01/VII/2009, fl., Santos, M.R. et al. s.n. (ESAL 22552).

APÊNDICE 2 – Material Examinado do “Complexo Polyphylla”, *Senegalia* Raf. nos capítulos 2 e 3.

Senegalia giganticarpa (G.P. Lewis) Seigler e Ebinger: Brasil. BAHIA. Medeiros Neto. 04/II/2009, fl., Cardoso, D. 2408 (HUEFS). CEARÁ. Capistrano. 14/VII/1994, fl., Medeiros, J.B.L.P. 117 (EAC). MINAS GERAIS. Sem-Peixe. 04/I/2017, Zagotta-Vital, F.A. s.n. (ESAL 27215).

Senegalia kallunkiae (Grimes e Barneby) Seigler e Ebinger: Brasil. MINAS GERAIS. Conselheiro Pena. 17/III/2014, fl., Siqueira, G.S. 954 (HUEFS). Itueta, 04/VIII/2011, Folli, D.A. 6788 (HUEFS). BAHIA. Itaberaba. 13/III/2012, fl., Queiroz, L.P. de. 15368 (HUEFS). *Senegalia loretensis* (J.F. Macbr.) Seigler e Ebinger: Brasil. BAHIA. Wanderley. 30/XI/2011, fl., Miranda, A.M. 6458 (EAC). CEARÁ. Juazeiro do Norte. 04/VI/2008, fl., Pereira Jr., F.N. s.n. (EAC 44788). MINAS GERAIS. Arcos. 06/IX/2010, fl., Melo, P.H.A. 3941 (ESAL). Ingaí. 12/VI/1992, fl., Silva, A.F. et al. 621 (ESAL). Lavras. 17/V/2001, fl., Elter C. Siqueira s.n. (ESAL 4377); 15/III/2016, fl. Zagotta-Vital, F.A. s.n. (ESAL 28543).

Senegalia polyphylla (DC.) Britton e Rose: Brasil. CEARÁ. Aiuaba. 01/X/2004, fl., Melo, L.M.R. 262 (EAC). Fortaleza. 08/IV/2000, fl., Maia, G.N. s.n. (EAC 29081). Mulungu. 12/IV/1991, fl., Figueiredo, M.A. 127 (EAC). Sobral. 15/III/2004, fl., Fernandes, A. s.n. (EAC 33571). MINAS GERAIS. Ingaí. 23/VI/2007, fl., Botrel, M.T. s.n. (ESAL 16823). Lavras. 23/IV/2016, fl., Zagotta-Vital, F.A. s.n. (ESAL 30210). Nepomuceno. 07/IV/2000, fl., Appolinário, V. s.n. (ESAL 28263).

Senegalia rhytidocarpa (L. Rico) Seigler e Ebinger: Brasil. BAHIA. Jacobina. 21/VIII/1993, fr. Queiroz, L.P. de 3503 (HUEFS).