

200304328

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS



Vidal de Freitas Mansano

**Revisão taxonômica do gênero *Zollernia* (Leguminosae,
Papilionoideae, Swartzieae) e estudos de ontogenia floral e
filogenia no ramo *Lecointea***

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato (a)
Vidal de Freitas Mansano
e aprovada pela Comissão Julgadora.

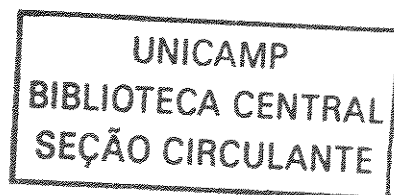
Tese apresentada ao Instituto de
Biologia da Universidade Estadual de
Campinas para a obtenção do título de
Doutor em Biologia Vegetal

Ana Maria Goulart de Azevedo Tozzi

Orientadora: Prof Dra. ANA MARIA GOULART DE AZEVEDO TOZZI

CAMPINAS – SP

2002



UNIDADE	BC
Nº CHAMADA	T/UNICAMP M317r
V	EX
TOMBO BC/	52016
PROC.	16 124103
C	☐
D	☒
PREÇO	128,11,00
DATA	12/02/03
Nº CPD	

CMOQ179070-4

BIB ID 276340

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP**

M317r**Mansano, Vidal de Freitas**

Revisão taxonômica do gênero *Zollernia* (Leguminosae, Papilionoideae, Swartzieae) e estudos de ontogenia floral e filogenia no ramo *Lecointea*/ Vidal de Freitas Mansano. –
Campinas, SP:[s.n.], 2002

Orientadora: Ana Maria Goulart de Azevedo Tozzi

Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas.
Instituto de Biologia

1.Taxonomia. 2.Leguminosae. 3.Filogenia. I. Tozzi, Ana Maria Goulart de Azevedo. II.Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia.
III. Título.

zygomorphy in *Zollernia* results from three petals reflexing and two clasping the androecium and gynoecium; the late development of a hypanthium in *Exostyles*, *Lecointea* and *Holocalyx*; sepal lobes reflexed in *Exostyles*, *Harleyodendron*, and *Zollernia* but not in *Holocalyx* and *Lecointea*. The genera studied here are ontogenetically more similar to taxa of Sophoreae than to other Swartzieae that have been investigated.

3) A cladistic analysis of the *Lecointea* clade with the aim of studying the phylogenetic relationships of the *Lecointea* clade sensu Herendeen (1995) and testing its monophyly which was challenged by Pennington et al. (2001). We investigated morphological and DNA sequence data of 30 taxa representing 14 genera, including all members of the *Lecointea* clade and some species of the genera *Ateleia*, *Bocoa*, *Luetzelburgia*, *Myrocarpus*, *Sweetia*, *Vatairea* and *Vataireopsis*. Two species of the genus *Acosmium* were included as outgroups. Matrices were analyzed using maximum parsimony. The morphological data, *trnL* sequence data, and the analyses of the combined data resulted in similar tree topologies. The *Lecointea* clade with the inclusion of *Uribea* is monophyletic. *Exostyles* and *Harleyodendron* are part of the *Lecointea* clade and not of the *Vatairea* clade as was recently proposed by Pennington et al. in 2001. The results of the phylogenetic analyses are compared with those of a study on floral ontogeny.

ABSTRACT

The genus *Zollernia* Wied.-Neuw. & Nees belongs to the family Leguminosae, subfamily Papilionoideae and is included in the tribe Swartzieae, a basal group in the Papilionoideae. The cladistic analysis suggest that this genus is situated in the *Lecointea* clade with the genera *Exostyles*, *Harleyodendron*, *Holocalyx*, *Lecointea* e *Uribea*. The major aim of the present study was to revise the genus *Zollernia*. We also evaluated the phylogenetic relationships between the genera of the *Lecointea* clade based on morphological, floral ontogenetic and DNA sequencing studies. The present study consists of three parts:

1) A taxonomic survey of the genus *Zollernia*, including an evaluation of nomenclature, descriptions, delimitation and an identification key to the infrageneric taxa. Botanical material belonging to national and foreign herbaria was examined and some field observations made. The genus *Zollernia* Wied.-Neuw. & Nees includes trees and shrubs with a zygomorphic corolla with five petals, an androecium with 10 stamens. The species of *Zollernia* are distributed in Guiana, Venezuela and Brazil, where it is found from Amazonas to Santa Catarina. A hypanthium is lacking. The 20 binomials and two varieties already described were reduced to 10 species, one of them new. We made two synonymizations and registred two new occurrences to Brazil.

2) A study of the floral ontogeny in the genera *Exostyles*, *Harleyodendron*, *Lecointea* and *Zollernia*, with the aim of analysing floral evolution in *Zollernia* and related genera. Floral buds of different sizes and ages of the members of *Lecointea* clade were observed using scanning electron microscopy. Common features include: unidirectional sepal initiation, unidirectional initiation of each stamen whorl, overlap in time of initiation of the two stamen whorls, and initiation of the carpel concurrently with petals. Significant developmental features include: variable petal aestivation from flower to flower in *Exostyles*, *Harleyodendron* and *Lecointea*, ovule initiation before the carpel margins are fused in *Exostyles*, initiation of the antepetalous stamens before the antesealous ones in *Exostyles* and *Lecointea*. The latter sequence has never been found in any other legume before. The following late developmental process distinguish the four genera: copious hairs hold the anthers together as a domelike structure at anthesis in *Harleyodendron*;

antepétalos antes dos antisépalos em *Exostyles* e *Lecointea*. A última sequência não foi encontrada em nenhuma outra Leguminosae antes. As seguintes características de desenvolvimento distinguem os quatro gêneros: indumentos abundantes que unem as anteras dando a elas um aspecto de cúpula na antese em *Harleyodendron*; zigomorfia em *Zollernia* resultante de três pétalas reflexas ou patentes e duas envolvendo o androceu e gineceu; o desenvolvimento de um hipanto em *Exostyles*, *Lecointea* e *Holocalyx*; sépalas reflexas em *Exostyles*, *Harleyodendron* e *Zollernia*. Os gêneros estudados aqui mostram mais semelhanças com os táxons de Sophoreae do que das demais Swartzieae já estudadas.

3) análise cladística com o objetivo de estudar as relações filogenéticas do ramo *Lecointea* sensu Herendeen em 1995 e de verificar se este grupo é monofilético. Nós investigamos dados morfológicos e de sequenciamento de DNA para 30 táxons representando 14 gêneros, incluindo todos os membros do ramo *Lecointea* e algumas espécies dos gêneros *Ateleia*, *Bocoa*, *Luetzelburgia*, *Myrocarpus*, *Sweetia*, *Vatairea* e *Vataireopsis*. Duas espécies do gênero *Acosmium* foram incluídas como grupo externo. As matrizes foram analisadas usando o máximo de parcimônia. Os dados morfológicos, os do sequenciamento do *trnL*, e as análises dos dados morfológicos e moleculares combinados resultaram em topologias similares. O ramo *Lecointea* com a inclusão de *Uribea* é monofilético. *Exostyles* e *Harleyodendron* fazem parte do ramo *Lecointea* e não do ramo *Vatairea* como foi recentemente proposto por Pennington et al. em 2001. Os resultados da análise filogenética são comparados com os resultados de ontogenia floral.

RESUMO

O gênero *Zollernia* Wied.-Neuw. & Nees pertence a família Leguminosae, subfamília Papilionoideae e está situado dentro da tribo Swartzieae, um grupo basal dentro das Papilionoideae. As análises cladísticas sugerem que este gênero esteja situado no ramo *Lecointea* juntamente com *Exostyles*, *Harleyodendron*, *Holocalyx*, *Lecointea* e *Uribea*. O objetivo geral do projeto foi o de revisar a circunscrição das espécies de *Zollernia* e avaliar as relações entre estas e as dos demais gêneros do ramo *Lecointea* com base nos estudos de morfologia, ontogenia floral e seqüenciamento de DNA. O presente trabalho consiste de três partes:

1) revisão taxonômica do gênero *Zollernia*, incluindo avaliação da nomenclatura e tipificação, descrição, delimitação e chave de identificação dos táxons infragenéricos.

Foram examinados materiais botânicos pertencentes a herbários nacionais e estrangeiros e foram feitas observações de campo. O gênero *Zollernia* Wied.-Neuw. & Nees caracteriza-se por apresentar espécies arbóreas ou arbustivas, com corolas zigomorfas, com 5 pétalas, androceu com 10 estames e hipanto ausente. Tais espécies estão distribuídas ao longo da América do Sul, nas Guianas, Venezuela e no Brasil, onde são encontradas desde o Amazonas até Santa Catarina. Os 20 binômios e as duas variedades foram reduzidos a 10 espécies, sendo uma delas nova. Foram feitas duas sinonimizações e ainda foram registradas duas novas ocorrências para o Brasil.

2) ontogenia floral nos gêneros *Exostyles*, *Harleyodendron*, *Lecointea* e *Zollernia* do ramo *Lecointea*, com o objetivo de comparar as ontogenias como base para o estudo da evolução floral de *Zollernia* e de gêneros afins. Foram observados botões florais em diferentes estádios de desenvolvimento em microscópio eletrônico de varredura. Os 4 gêneros aqui estudados apresentam em comum: iniciação das sépalas unidirecional, iniciação dos estames unidirecional em cada verticilo (exceto os estames antepétalos de *Exostyles* e *Lecointea*), sobreposição no tempo de iniciação dos dois verticilos de estames e início do carpelo concomitantemente com as pétalas. Características significativas incluem: estivação das pétalas variável de flor para flor em *Exostyles*, *Harleyodendron* e *Lecointea*; formação dos óvulos antes das margens do carpelo se fundirem em *Exostyles*; início dos estames

INTRODUÇÃO GERAL

A família Leguminosae Adans., com distribuição cosmopolita (Heywood, 1979; Barroso *et al.*, 1984), é composta por cerca de 670 gêneros e 17.500 espécies (Lewis & Owen, 1989), subordinadas às subfamílias Caesalpinioideae, Mimosoideae e Papilionoideae. Estas subfamílias são consideradas por Hutchinson (1964) e por Cronquist (1981, 1988) como famílias independentes, pertencentes à ordem Leguminales e Fabales, respectivamente, e considerada como uma única família em obras especializadas como as de Polhill (1994), Doyle *et al.* (1997). As análises cladísticas com base na morfologia de Chappill (1995) e molecular de Doyle *et al.* (1996, 1997) confirmam que a família Leguminosae é monofilética.

As subfamílias Mimosoideae e Caesalpinioideae ocorrem principalmente nas regiões tropicais e subtropicais, enquanto que a subfamília Papilionoideae é mais amplamente distribuída, ocorrendo desde florestas úmidas até desertos secos e frios (Heywood, 1979; Raven & Polhill, 1981). O hábito das plantas também é muito variado nas três subfamílias, ocorrendo desde árvores de grande porte até pequenas ervas anuais (Lewis, 1987).

De acordo com a classificação taxonômica de Polhill (1994) e Lewis & Polhill (1994), a subfamília Papilionoideae compreende 30 tribos, englobando cerca de 440 gêneros e 12.000 espécies. Entre estas tribos, figura Swartzieae DC., que inclui cerca de 190 espécies e os gêneros (Polhill, 1994; Kirkbride & Wiersema, 1997): *Aldina* Endl., *Amburana* Schwacke & Taub., *Ateleia* (Moç. & Sessé ex DC.) Benth., *Baphiopsis* Benth., *Bobgunnia* J.H. Kirkbr. & Wiersema, *Bocoa* Aubl., *Candolleodendron* R.S. Cowan, *Cordyla* Lour., *Cyathostegia* (Benth.) Schott, *Exostyles* Schott, *Harleyodendron* R.S. Cowan, *Holocalyx* Micheli, *Lecointea* Ducke, *Mildbraediodendron* Harms, *Swartzia* Schreb. e *Zollernia* Wied.-Neuw. & Nees

A tribo Swartzieae foi estabelecida por De Candolle (1825) como “subordo Swartzioideae”. Este conceito de subordem corresponde ao atualmente aceito como subfamília, embora esta

posição taxonômica tenha sido adotada por poucos botânicos como Benthham (1840) e Corner (1976). Benthham (1840) ponderou que, considerando Swartzieae como uma subfamília, como De Candolle (1825) havia proposto, a classificação das leguminosas tornar-se-ia mais estável e natural. Benthham (1865), em desacordo com sua própria posição anterior, atribuiu ao grupo pela primeira vez a categoria de tribo, subordinando-a à subfamília Papilionoideae e este procedimento também foi utilizado em trabalhos posteriores (Benthham, 1870).

A posição taxonômica da tribo em questão é controvertida, pois a morfologia sugere maior proximidade com a subfamília Papilionoideae, enquanto que estudos de sorologia (Viviani *et al.*, 1991) e palinologia (Ferguson & Skvarla, 1988, 1991; Vezey *et al.*, 1991) têm indicado maior relacionamento com a subfamília Caesalpinioideae.

Outros autores, como Burkart (1943), Pettigrew & Watson (1977) e Cowan (1967), subordinaram Swartzieae à subfamília Caesalpinioideae. Yakovlev (apud Heywood, 1971) seguiu o posicionamento de Benthham (1870), tendo como argumento suas semelhanças morfológicas com a tribo Sophoreae (subordinada à subfamília Papilionoideae) e a ausência de representantes vivos de Caesalpinioideae que apresentem parentesco com Swartzieae. Cowan (1981) reviu sua proposta de posicionamento sistemático e adotou Swartzieae como membro da subfamília Papilionoideae.

Viviani *et al.* (1991), fundamentados em resultados de estudo sorológico para a tribo Phaseoleae e outras relacionadas, relataram que Swartzieae é apenas morfologicamente semelhante com a tribo Sophoreae, mas não pertence ao mesmo grupo natural e que, sorologicamente, é completamente isolada das demais Papilionoideae. O único representante da tribo Swartzieae utilizado neste estudo foi *Swartzia pinnata*.

Ferguson & Skvarla (1988, 1991) observaram que a morfologia do pólen é uniforme dentro da tribo Swartzieae e que há variação na ornamentação e estratificação da exina, evidenciando um contínuo aumento de complexidade nestes aspectos quando comparados entre os gêneros. Ainda com base nestes estudos, os autores sugeriram que a tribo

Swartzieae mostra mais afinidades palinológicas com os membros da subfamília Caesalpinioideae do que com os de Papilionoideae.

Vezey *et al.* (1991) ressaltaram também a importância do estudo palinológico como subsídio à taxonomia da tribo Swartzieae, concluindo que a morfologia do pólen pode ser usada na confirmação das identificações específicas.

Trabalhos mais recentes (Polhill, 1994) sugerem que Swartzieae e Sophoreae são interligadas e que são tribos basais de Papilionoideae. Polhill (1994) transferiu o grupo *Ateleia*, previamente classificado como Sophoreae, para Swartzieae e sugeriu que *Cordyla*, gênero subordinado à tribo Swartzieae, é mais próximo de Sophoreae (principalmente dos gêneros *Myroxylon* e *Myrospermum*) do que dos demais componentes de Swartzieae.

Ferguson & Schrire (1994) em uma análise cladística da morfologia do pólen mostraram que a tribo Swartzieae é polifilética. Com esses resultados, o cálice inteiro no botão floral, que é freqüentemente usado para unir os membros da tribo Swartzieae, mostrou ser uma falsa sinapomorfia. Herendeen (1995) fez um estudo, baseado em caracteres morfológicos, das relações filogenéticas da tribo Swartzieae e também constatou que se trata de um grupo polifilético reconhecendo dois ramos distintos, dentre eles o ramo *Lecointea* composto por *Exostyles*, *Harleyodendron*, *Holocalyx*, *Lecointea* e *Zollernia*. Alguns membros do ramo *Lecointea* são apresentados na figura 1. Os resultados de Chappill (1995) sugerem que Swartzieae seja uma tribo basal de Papilionoideae.

Doyle *et al.* (1996) constataram que a inversão de um fragmento de 50kb de cpDNA, que distingue a maioria das Papilionoideae de todas as Mimosoideae e Caesalpinioideae, é encontrada em alguns, mas não em todos os gêneros de Swartzieae e Sophoreae. Dentre os gêneros da tribo Swartzieae que apresentam esta inversão figura *Holocalyx*, pertencente ao ramo *Lecointea*.

Kirkbride & Wiersema (1997) descreveram o gênero *Bobgunnia* baseando-se em duas espécies africanas anteriormente subordinadas a *Swartzia*. Isto implicou em uma série de discussões levantadas pelos autores no trabalho em questão a respeito do posicionamento de Swartzieae, pois *Bobgunnia* apresenta frutos e sementes semelhantes aos das

Papilionoideae mais evoluídas, enquanto que os demais membros da tribo Swartzieae apresentam frutos e sementes semelhantes aos das Caesalpinioideae. Este fato encorajou Gunn (comunicação pessoal apud Kirkbride & Wiersema, 1997) a sugerir a remoção deste gênero de Swartzieae e sua reorganização em uma tribo monotípica mais próxima das Papilionoideae evoluídas. Kirkbride & Wiersema (1997) não concordaram com tal sugestão pela extrema semelhança entre a flor de *Swartzia* e de *Bobgunnia*. Segundo os autores, as sementes do ancestral de Swartzieae deveriam ser semelhantes às de Papilionoideae e de *Bobgunnia* e as sementes do tipo Caesalpinioideae podem ser apomórficas dentro desta tribo, o que equivale dizer que as sementes caesalpiníoides em Swartzieae representam uma reversão.

Estudos de seqüenciamento de DNA com o gene *rbcL* (Doyle *et al.*, 1997) e *trnL* (Ireland *et al.*, 2000; Pennington *et al.*, 2000, 2001) confirmam que as tribos Sophoreae e Swartzieae são polifiléticas e indicam que estes grupos fazem parte do não resolvido grupo basal das Papilionoideae. Ireland *et al.* (2000) sugerem que a tribo Swartzieae deveria ser reduzida ao ramo swartzióide composto por *Ateleia*, *Cyathostegia*, *Bocoa*, *Swartzia* e *Bobgunnia* e os demais gêneros deveriam ser removidos para outras tribos.

Segundo Ireland *et al.* (2000) e Pennington *et al.* (2000 e 2001), o ramo *Lecointea* sensu Herendeen (1995) não é monofilético, podendo ser reconhecido basicamente duas linhas: o ramo vataireóide com *Harleyodendron*, *Exostyles*, *Sweetia*, *Vatairea*, *Luetzelburgia*, *Vataireopsis* e o ramo lecointeóide com *Lecointea*, *Holocalyx*, *Uribea* e *Zollernia*.

Apesar de ainda persistirem muitas dúvidas quanto à relação destes grupos basais nas análises de Ireland *et al.* (2000) e Pennington *et al.* (2000), como mostram as análises de “bootstrap” para a maioria dos gêneros, devemos notar que o valor que une o ramo vataireóide é muito mais alto do que os valores que unem o ramo lecointeóide, indicando que este último pode ser um grupo não natural. Novas análises devem ser feitas incluindo mais espécies para se resolver melhor a relação destes grupos basais. Pennington *et al.* (2001) constataram novamente que o grupo vataireóide é monofilético, mas as relações do ramo lecointeóide ainda estão muito mal resolvidas.

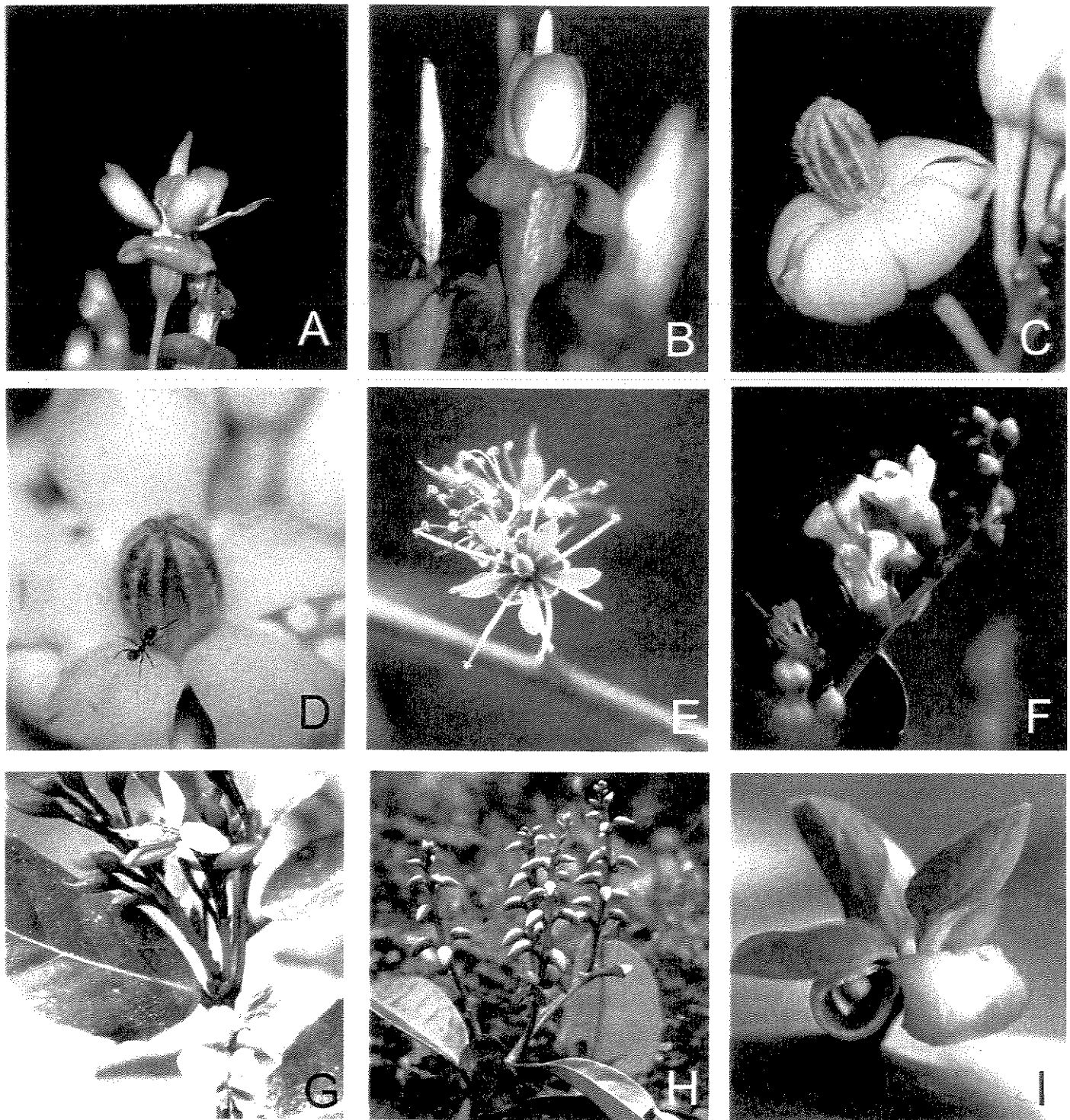


Figura 1: Fotografia das flores de: A. *Exostyles* sp. nov., B. *Exostyles venusta*, C. *Harleyodendron unifoliolatum*, D. *Harleyodendron unifoliolatum*, E. *Holocalyx balansae*, F. *Lecointea hatschbachii*, G. *Zollernia ilicifolia*, H. *Zollernia magnifica* e I. *Zollernia magnifica*.

Os representantes do grupo tratado por Herendeen (1995) como ramo *Lecointea* têm como sinapomorfias as folhas denteadas, estômatos com células guardas altamente cutinizadas e fruto ovóide coriáceo. Apresentam flores com 5 pétalas e geralmente 10 estames, porém a flor pode apresentar consideráveis variações dentro deste ramo (Figura 1). Um bom exemplo pode ser observado no principal caráter diagnóstico da tribo Swartzieae, o cálice inteiro no botão floral, que não ocorre nos gêneros *Lecointea* e *Harleyodendron* (Herendeen, 1995), ambos pertencentes ao ramo de *Lecointea*.

Também dentro do ramo *Lecointea* há os gêneros que apresentam hipanto (*Exostyles*, *Holocalyx* e *Lecointea*) e os que não apresentam (*Zollernia* e *Harleyodendron*) (Figura 1). Segundo Herendeen (1995), *Holocalyx* e *Lecointea* são irmãos dos demais representantes do ramo *Lecointea* e a ausência do hipanto em *Harleyodendron* e *Zollernia* representa uma homoplasia, uma vez que o mesmo está presente em *Exostyles*, grupo irmão de *Zollernia*. Portanto, apesar dos resultados de DNA realizados por Ireland *et al.* (2000) e Pennington *et al.* (2000, 2001) indicarem que o ramo *Lecointea* sensu Herendeen (1995) não é natural, os caracteres morfológicos sugerem o contrário. Corroborando estes resultados há o fato de não haver caracteres morfológicos que suportem a união de gêneros tão distintos como *Exostyles*, *Harleyodendron*, *Luetzelburgia*, *Sweetia*, *Vatairea* e *Vataireopsis* em um mesmo ramo como indicam os resultados baseados no seqüenciamento do *trnL* realizados por Pennington *et al.* (2001). Com isto mostra-se mais que necessária uma análise de DNA para que se confirmem os resultados propostos por Pennington *et al.* (2001).

O gênero *Zollernia* é constituído por 11 espécies arbóreas ou arbustivas aceitas como válidas (Yakovlev, 1976; Carvalho & Barneby, 1993; Mansano & Tozzi, 1999a): *Z. cowanii* Mansano, *Z. glabra* (Spreng.) Yakovlev, *Z. glaziovii* Yakovlev, *Z. grandifolia* Schery, *Z. ilicifolia* (Brongn.) Vogel, *Z. kanukuensis* R.S. Cowan, *Z. latifolia* Benth., *Z. magnifica* A.M. de Carvalho & Barneby, *Z. modesta* A.M. de Carvalho & Barneby, *Z. paraensis* Huber e *Z. splendens* Wied.-Neuw. & Nees. Além desses binômios há alguns outros, hoje considerados sinônimos, que são: *Z. discolor* Vogel, *Z. falcata* Wied.-Neuw. & Nees, *Z. houlettiana* Tul., *Z. mocytayba* Allemão ex Emygdio, *Z. securidacifolia* Benth., *Z. tango* Standl., *Z. ulei* Harms e *Z. vogelii* Tul.

Segundo Yakovlev (1976), o gênero *Zollernia* está distribuído ao longo da América do Sul, ocorrendo nas Guianas, Venezuela e no Brasil, onde é encontrado desde a Amazônia até Santa Catarina. Contando com oito das 11 espécies válidas, o sudeste brasileiro figura como importante centro de diversidade de *Zollernia*, sendo que as espécies ocorrentes nessa região foram estudadas por Mansano (1997). Essas oito espécies ocorrem na Mata Atlântica, no cerrado e na caatinga, enquanto que as outras três espécies foram encontradas quase que exclusivamente na Mata Amazônica, exceto *Zollernia paraensis* que também ocorre no cerrado do estado do Mato Grosso e no Distrito Federal.

Os trabalhos taxonômicos mais abrangentes sobre *Zollernia* são os de Bentham (1870) e Yakovlev (1976), sendo que no primeiro não há apresentação de chave de identificação para as seis espécies nele relatadas e no segundo as chaves pouco auxiliam na identificação das oito espécies tratadas, devido à inconsistência dos caracteres utilizados. Em ambos os trabalhos (Bentham, 1870; Yakovlev, 1976), as descrições das espécies são pouco detalhadas, com escassez de informação a respeito de detalhes florais. Além disso, Yakovlev (1976) não usou material depositado nos principais herbários brasileiros, sendo que todas as espécies deste gênero ocorrem no Brasil.

Estudos taxonômicos regionais realizados recentemente (Carvalho & Barneby, 1993; Mansano, 1997; Mansano & Tozzi, 1999a) têm encontrado com frequência novidades taxonômicas para *Zollernia*, ressaltando a necessidade de estudos dessa natureza e de maior quantidade de coletas, especialmente em áreas de reconhecida riqueza florística.

Desta forma, os objetivos deste trabalho são fornecer uma revisão taxonômica do gênero *Zollernia*, incluindo avaliação da nomenclatura e tipificação, descrição, delimitação e chave de identificação dos táxons infragenéricos; apresentar um estudo de ontogenia floral em alguns representantes do ramo *Lecointea* para analisar a evolução floral em *Zollernia* e gêneros afins e ainda realizar uma análise cladística no ramo *Lecointea* com base no sequenciamento do *trnL* do DNA de cloroplasto para verificar as relações de *Zollernia* com os demais membros deste grupo.

Instruções para a leitura desta tese

O presente estudo está dividido em três partes distintas: Parte I onde está incluída a revisão taxonômica de *Zollernia*; Parte II que apresenta o trabalho de ontogenia floral e a Parte III que aborda uma análise cladística. As diferentes partes estão citadas neste trabalho como Mansano (Parte I, II ou III). No final é apresentada uma conclusão geral que engloba e relaciona os principais resultados obtidos nas diferentes partes deste trabalho.

Parte I - Revisão taxonômica do gênero *Zollernia* (Leguminosae, Papilionoideae, Swartzieae)

RESUMO: O gênero *Zollernia* Wied.-Neuw. & Nees pertence à família Leguminosae, subfamília Papilionoideae e está situado dentro da tribo Swartzieae, um grupo basal dentro das Papilionoideae. O presente trabalho tem como objetivo realizar a revisão taxonômica do gênero *Zollernia*, incluindo avaliação da nomenclatura e tipificação, descrição, delimitação e chave de identificação dos táxons infragenéricos. Foram examinados materiais botânicos pertencentes a herbários nacionais e estrangeiros e foram feitas observações de campo. O gênero *Zollernia* Wied.-Neuw. & Nees caracteriza-se por apresentar espécies arbóreas ou arbustivas, com corolas zigomorfas, com 5 pétalas, androceu com 10 estames e hipanto ausente. Tais espécies estão distribuídas ao longo da América do Sul, nas Guianas, Venezuela e no Brasil, onde é encontrado desde o Amazonas até Santa Catarina. Os 20 binômios e as duas variedades foram reduzidos a 10 espécies, sendo uma delas nova. Foram feitas duas sinonimizações novas e ainda foram registradas duas novas ocorrências para o Brasil.

ABSTRACT: The genus *Zollernia* Wied.-Neuw. & Nees belongs to the family Leguminosae, subfamily Papilionoideae and is situated in the tribe Swartzieae, a basal group in the Papilionoideae. The aim of the present study is to revise the genus *Zollernia*, including an evaluation of nomenclature, descriptions, delimitation and an identification key to the infrageneric taxa. Botanical material belonging to national and foreign herbaria was examined and some field observations made. The genus *Zollernia* includes trees and shrubs, with a zygomorphic corolla with five petals, an androecium with 10 stamens and a hypanthium is lacking. These species are distributed in Guiana, Venezuela and Brazil, where it is found from Amazonas to Santa Catarina. The 20 binomials and two varieties already described were reduced to 10 species, one of them new. We made two synonymizations and registered two new occurrences to Brazil.

INTRODUÇÃO

O gênero *Zollernia* está incluído na família Leguminosae (Fabaceae), subfamília Papilionoideae (Faboideae), tribo Swartzieae e no ramo *Lecointea*, um grupo natural constituído pelos gêneros *Exostyles*, *Harleyodendron*, *Holocalyx*, *Lecointea*, *Uribea* e *Zollernia*, segundo os estudos de Mansano (Parte III).

Zollernia, estabelecido por Wied-Neuwied & Nees (1827)¹, caracteriza-se por apresentar folhas simples, corola quase sempre com 5 pétalas, anteras subuladas ou lanceoladas, mais longas do que os filetes e hipanto ausente. Foi descrito com base em 2 espécies: *Z. falcata* e *Z. splendens*. Posteriormente, Vogel (1837), estudando a tribo Swartzieae, descreveu *Z. discolor* e transferiu *Coquebertia ilicifolia* Brongn. para *Zollernia*. Outras duas espécies foram descritas por Tulasne (1844), sendo elas: *Z. houlletiana* e *Z. vogelii*.

Assim, das 6 espécies de *Zollernia*, de distribuição sulamericana, Benthams (1870) reconheceu 5 ocorrentes no Brasil, descrevendo *Z. latifolia* e *Z. securidacifolia* e sinonimizando *Z. discolor* com *Z. falcata* e *Z. houlletiana* e *Z. vogelii* com *Z. ilicifolia*, porém não apresentou chave para distinguí-las. Huber (1910) descreveu *Z. paraensis* para o Brasil, estado do Pará. Cowan (1952), ao descrever *Z. kanukuensis* ocorrente na Guiana, apontou a dificuldade na delimitação das espécies de *Zollernia*.

Yakovlev (1976) realizou uma revisão de *Zollernia* onde apresentou uma chave de identificação para as espécies reconhecidas por ele, baseada em caracteres vegetativos variáveis intra-especificamente e não mutuamente exclusivos. Descreveu *Z. glaziovii* e sinonimizou *Z. falcata* com *Z. glabra*, descrita por Sprengel (1821) como *Krameria glabra*. Yakovlev (1976) também considerou *Z. mocytayba* Allemão ex Emygdio como sinônimo de *Z. glabra* e ainda *Z. securidacifolia* Benth. como sinônimo de *Z. ilicifolia* (Brongn.) Vogel. Yakovlev (1976) apenas mencionou *Z. grandifolia* e afirmou não ter nenhuma

¹ O nome foi dado em homenagem a Friderico Guilherme III, membro da família Hohenzollern, cujo nome foi baeadado no castelo que fica na colina chamada *Zollernia* no sul da Alemanha.

informação sobre esta espécie, que foi descrita por Schery (1952) para a Flora da Venezuela.

Carvalho & Barneby (1993), estudando o gênero *Zollernia* para a Bahia, descreveram *Z. magnifica* e *Z. modesta*. *Z. cowanii* foi descrita com base em exemplares coletados no estado de Minas Gerais por Mansano (Mansano & Tozzi, 1999a).

Quando estabeleceu o gênero *Zollernia*, Wied-Neuwied & Nees (1827) não designaram uma espécie tipo, e tal procedimento foi efetivado por Cowan (1959) que o tipificou com *Z. falcata*, atualmente sinônimo de *Z. glabra*.

Embora alguns trabalhos taxonômicos tenham sido realizados (Yakovlev, 1976; Mansano & Tozzi, 1999a), há a necessidade de delimitação específica mais precisa, pois não há sequer uma chave eficaz para a identificação de todas as espécies de *Zollernia*. Isto pode ser evidenciado pelo grande número de identificações imprecisas observadas nos herbários nacionais e estrangeiros e também por alguns trabalhos regionais posteriores a revisão do gênero mostrando novidades taxonômicas para *Zollernia* (Carvalho & Barneby, 1993; Mansano & Tozzi, 1999a).

Este trabalho tem como objetivos a revisão das espécies de *Zollernia*, a confecção de uma chave para identificá-las, a apresentação de descrições e ilustrações e a atualização de dados sobre a distribuição geográfica e o ambiente preferencial destas espécies.

MATERIAL E MÉTODOS

A análise morfológica foi feita com base em exsicatas oriundas dos seguintes herbários nacionais e estrangeiros designados por siglas de acordo com Holmgren *et al.* (1990) e Holmgren & Holmgren (2002): BHCB, BM, BR, C, CEPEC, CVRD, ESA, ESAL, F, G, GUA, HRCB, HUFES, HXBA, IAC, IAN, INPA, K, LE, M, MG, MO, NY, P, R, RB, SP, SPF, U, UB, UC, UEC, US e VIC; auxiliada por observações de campo. Também foram examinados materiais do herbário VIES, da Universidade Federal do Espírito Santo, Brasil,

não incluído em nenhuma das edições do index herbariorum. As abreviações dos nomes dos autores das espécies foram feitas de acordo com Brummitt & Powell (1992).

A identidade das espécies foi estabelecida através de comparações com material tipo ou fotografias do mesmo e com descrições e diagnoses existentes na literatura.

As espécies foram descritas de acordo com o procedimento clássico em taxonomia. As medidas foram tomadas na parte mais longa ou larga da estrutura, sendo omitidos os termos comprimento por largura e comprimento na descrição das espécies. São utilizadas as seguintes abreviações: cerca de (ca.), diâmetro (diâm.) e largura (larg.). A terminologia adotada para indicar o tipo de inflorescência, a forma e o indumento das estruturas das plantas foi baseada nos trabalhos de Harris & Harris (1994), Lawrence (1951) e Radford *et al.* (1974). Os frutos foram classificados com base no trabalho de Barroso *et al.* (1999). As formações vegetacionais foram classificadas de acordo com IBGE (1960) e Fename (1983). As ilustrações dos detalhes das folhas e/ou das peças florais foram feitas com o auxílio de estereomicroscópio (Zeiss) com câmara clara acoplada.

A relação do material examinado encontra-se da seguinte forma: País, Unidade da federação, município, localidade, data, nome e número de coletor e sigla do Herbário. As seguintes abreviações são utilizadas: s.col. = ausência de coletor, s.d. = ausência de data e s.n. = ausência de número de coletor. O material examinado foi selecionado nas espécies com grande quantidade de exemplares depositados nos herbários e mencionados detalhadamente junto com as descrições e os demais estão listados no Anexo 1 (lista de exsicatas examinadas) no qual consta apenas o coletor, número de coleta e o herbário depositário.

As informações da distribuição geográfica e do ambiente preferencial das espécies e dos dados fenológicos foram obtidas das etiquetas que acompanham o material herborizado, das observações de campo e da literatura. Os mapas de distribuição geográfica das espécies foram produzidos a partir das localidades mencionadas nas etiquetas do material examinado utilizando o programa Versamap versão 2.07.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

1. Tratamento taxonômico

Zollernia Wied-Neuw. & Nees, Nov. Act. Phys-Med. Acad. Leop.-Carol. Nat. Cur. 13(2): 13. 1827.

Espécie tipo: *Zollernia falcata* Wied-Neuw. & Nees = *Z. glabra* (Spreng.) Yakovlev. Designado por Cowan (1959).

Árvore ou arbustos. **Folhas** simples, alternas, glabras a esparso pubescentes na face inferior, nervação broquidódroma, margem inteira, ondulada a serreada; estípulas lanceoladas a suborbiculares; pecíolo canaliculado. **Inflorescências** em racemos, fascículos de racemos ou panículas com eixo pubérulo, tomentoso ou seríceo; brácteas ciliadas, pubescentes, pubérulas ou tomentosas; bractéolas inseridas em diferentes alturas do pedicelo; botões elípticos, ovais a ovóides, assimétricos. **Flores** zigomorfas; hipanto ausente; cálice inteiro na quase totalidade do botão floral, na antese o cálice se divide irregularmente em 1-2 lobos e o ápice se torna reflexo e depois cai, deixando uma cicatriz circular, externamente pubérulo a tomentoso; pétalas 5(-6), brancas a diversas tonalidades de rosa, glabras, 2 eretas verticalmente e envolvendo o androceu e o gineceu e 3 patentes a reflexas e dispostas perpendicularmente em relação ao androceu e gineceu; estames 8-13, em dois verticilos, geralmente com 5 estames em cada, uniformes, livres, filetes glabros e menores que as anteras; anteras linear-lanceoladas, agudas a apiculadas, basifixas, glabras a pilosas, com deiscência longitudinal rimosa, envolvendo o gineceu, pólen tricolpado, esférico, estruturas supratectais ausentes; ovário estipitado, estreito-elíptico, glabro a denso seríceo; estilete terminal, glabro a seríceo na parte basal; óvulos ca. 6-10, anátropos. **Fruto** geralmente legume nucóide; sementes diferentes entre si no fruto, as das extremidades cupuliformes e as centrais achatadas e geralmente discóides, com testa papirácea, sem arilo e sem albúmem.

O gênero *Zollernia* é tipicamente sulamericano, ocorrendo na Venezuela, na Guiana, Guiana Francesa, no Suriname e no Brasil onde foram encontradas 9 das 10 espécies, sendo *Zollernia surinamensis* a única espécie que não ocorre em território brasileiro. No Brasil as espécies de *Zollernia* estão distribuídas desde a região amazônica

até o estado de Santa Catarina. É um gênero mais comum em matas densas e úmidas, mas também podendo ser encontrado no cerrado e na caatinga. As flores de *Z. ilicifolia* são visitadas por abelhas da tribo Euglossini e foram observadas as espécies *Eulaema nigrata* e *Euglossa* sp. que fazem a coleta de pólen por vibração.

MORFOLOGIA:

Os gêneros *Exostyles*, *Harleyodendron*, *Holocalyx*, *Lecointea*, *Uribea* e *Zollernia* formam um grupo natural denominado ramo *Lecointea* segundo os estudos de Mansano (Parte III). Estas afinidades já haviam sido reconhecidas por Herendeen (1995) com exceção da inclusão de *Uribea*. Neste grupo estão incluídos gêneros que geralmente apresentam folhas ou folíolos com margem serreada como *Exostyles*, *Holocalyx*, *Lecointea* e *Zollernia* (característica que só aparece nestes gêneros dentro de todas as Leguminosae conhecidas), corola não papilionácea com 5 pétalas de estivação variável dentro do botão floral e androceu com 10 estames. Mansano (Parte II) encontrou uma variação no padrão de estivação dentro de flores de um mesmo indivíduo em *Exostyles*, *Harleyodendron* e *Lecointea*, onde ocorrem tanto flores onde o vexilo é mais externo, e flores onde é mais interno. Em *Zollernia*, um dos gêneros com flor zigomorfa deste ramo, só foi encontrado o padrão de estivação semelhante ao das Papilionoideae, onde o vexilo é a pétala mais externa no botão floral. A ocorrência de caracteres típicos de Papilionoideae e de Caesalpinioideae neste grupo reforçam os resultados com base em dados moleculares que sugerem que a tribo Swartzieae é basal dentro da subfamília Papilionoideae e ainda corroboram a proposta de se considerar a família Leguminosae como única família e não subdividida como propuseram alguns autores como Cronquist (1981).

Zollernia é um gênero muito distinto dos demais gêneros da subfamília Papilionoideae. As folhas simples e às vezes com margem serreada, botões florais assimétricos variando de elípticos, ovais a ovóides e as flores zigomorfas pela disposição das pétalas na flor aberta, sendo que duas ficam eretas e envolvem o androceu e o gineceu e três são reflexas ou patentes, tornam *Zollernia* um gênero muito bem delimitado e facilmente distinguível.

1. Hábito

Todas as espécies de *Zollernia* são lenhosas. Elas variam de pequenos arbustos, tendo os menores cerca de 2 m de altura e ocorrendo geralmente em ambientes de restinga, até grandes árvores, que constituem o dossel em muitas regiões de mata atlântica e da mata amazônica. As espécies arbustivas apresentam ramificação há cerca de 20cm do solo e as arbóreas podem ter troncos de até 15 m de altura.

2. Folhas

Em *Zollernia* os as folhas geralmente apresentam estípulas persistentes, sendo caducas em *Z. paraensis*, variando de 1 (em algumas folhas de *Z. glaziovii*) até 30mm de comprimento (em algumas folhas de *Z. glabra*).

As folhas são sempre simples, as margens podem ser inteiras na maioria das espécies, levemente serreadas em *Zollernia grandifolia* e variando de lisa até nitidamente serreadas em *Zollernia ilicifolia*. Juntamente com as estípulas, as folhas em *Zollernia* são muito plásticas e se utilizadas isoladamente como caráter diagnóstico das espécies podem levar a identificações incorretas. Este fato pode ser evidenciado no caso de *Zollernia glabra*, até então tratada como duas espécies distintas, *Z. glabra* e *Z. splendens*, diferenciadas apenas com base no tamanho das estípulas e folhas. Observações no desenvolvimento da planta mostraram que indivíduos jovens apresentam padrão de folhas e estípulas maiores, estados de caráter que eram utilizados para caracterizar *Z. splendens*. Por outro lado, o padrão de folhas e estípulas dos indivíduos adultos era utilizado como diagnóstico de *Z. glabra*.

A venação das folhas também pode ser útil para o reconhecimento das espécies. *Zollernia glaziovii* e *Z. modesta* apresentam folhas de tamanho semelhante, no entanto a última apresenta as nervuras secundárias ascendentes e retas, formando um ângulo de divergência de 30° com a nervura central e folhas obovado-elípticas com ápice obtuso enquanto *Z. glaziovii* apresenta as nervuras secundárias não muito ascendentes, formando um ângulo de divergência entre 50 e 60° com a nervura central e folhas oblongo-elípticas com ápice agudo.

3. Inflorescências

A unidade de inflorescência básica em todas as espécies de *Zollernia* é o racemo, sendo que há espécies que apresentam racemos solitários, como *Z. magnifica* e *Z. paraensis*, fasciculados, em *Z. glaziovii*, *Z. kanukuensis* e *Z. modesta*, ou ainda paniculados, em *Z. grandifolia* e *Z. surinamensis*. *Zollernia glabra* e *Z. ilicifolia* apresentam tanto racemos em fascículos como em panículas. O tipo e a localização das inflorescências mostra-se útil na identificação de algumas espécies de *Zollernia*.

4. Flores

Em *Zollernia* as bractéolas apresentam-se inseridas em diferentes alturas do pedicelo. Na face interna das bractéolas há coléteres que apresentam tamanho e número variável intraespecificamente e que aparentemente não possuem significado diagnóstico específico. Tais estruturas podem ser estudadas anatomicamente para verificar variações entre os gêneros do ramo *Lecointea*.

As sépalas são reflexas após a antese e se rompem em um lobo irregular na maioria das espécies e em 2 lobos em *Zollernia magnifica*. As flores de *Zollernia* são zigomorfas sendo que duas pétalas envolvem o androceu e o gineceu e três delas ficam reflexas ou patentes. As pétalas são semelhantes entre si em tamanho e são distinguíveis apenas pela posição destas no botão floral e na flor aberta. As pétalas são quase sempre mais compridas do que largas, exceto em *Zollernia kanukuensis*, onde as pétalas são mais largas do que longas, sendo este um importante caráter diagnóstico para a espécie. O androceu apresenta geralmente 10 estames, número padrão para todas as espécies do gênero, sendo que este número pode variar de 8-13 dentro de uma mesma espécie. O gineceu é estipitado, o ovário e o estilete com pilosidades variáveis em quase todas as espécies, sendo glabro apenas em *Z. grandifolia*. O estigma é punctiforme em todas as espécies do gênero.

5. Fruto

O fruto de *Zollernia* foi citado por Barroso *et al.* (1999) como folículo. No entanto, todos os frutos de *Zollernia* observados mostraram-se indeiscentes e carnosos, sendo mais precisamente classificado como legume nucóide, baseado nas descrições dos

tipos de fruto de Barroso *et al.* (1999). O fruto é globoso em quase todas as espécies sendo cilíndrico em *Zollernia magnifica* (Carvalho & Barneby, 1993). O número de sementes também é variável nos frutos, onde a maioria das espécies apresenta fruto com uma a três sementes e *Zollernia magnifica* apresenta fruto com quatro a sete sementes. Apesar da maioria das espécies de *Zollernia* apresentarem gineceu revestido por indumento adensado, muitas destas espécies apresentam o fruto glabro. Assim, fica difícil a distinção entre o fruto de *Zollernia grandifolia* (a espécie com gineceu e fruto glabros) e o fruto das demais espécies com gineceu revestido por indumento.

6. Sementes

As sementes têm testa papirácea e apresentam formas diferentes dentro de um mesmo fruto sendo que as das extremidades são cupuliformes e as centrais achatadas e geralmente discóides. Não apresentam arilo e nem albúmem. A germinação é hipogeal e os eófilos são simples alternos e precedidos por uma série de folhas escamiformes (catafilos).

Chave para a identificação das espécies de *Zollernia*

1. Ovário glabro *Z. grandifolia*
1. Ovário seríceo ou tomentoso
 2. Pedicelo espesso, 2,3mm de diâmetro ou mais; brácteas ca. 2,9mm larg.; bractéolas ca. 3,1 x 2mm; cálice nitidamente coriáceo, rompendo-se em 2 lobos reflexos, alternos às bractéolas *Z. magnifica*
 2. Pedicelo delgado, até 0,9mm de diâmetro; brácteas menores que 1,3mm larg.; bractéolas 0,6-1,5 x 0,2-0,5mm; cálice membranáceo ou cartáceo, rompendo-se em 1 lobo
 3. Lâmina foliar menor que 5cm compr.
 4. Folha oblongo-elíptica com ápice agudo e mucronado, nervuras secundárias pouco ascendentes, encurvadas, o segundo par limitando-se a metade inferior

- do comprimento da lâmina; pétala com unha 0,8mm compr., lâmina 4,6-5 x 2,3-3,3mm *Z. glaziovii*
4. Folha obovado-elíptica com ápice obtuso, nervuras secundárias bastante ascendentes, retas, o segundo par ultrapassando a metade do comprimento da lâmina; pétala longo-unguiculada, unha 1,5-2mm compr., lâmina 5,8-9,6 x 4,3-5,3mm *Z. modesta*
3. Lâmina foliar maior que 5,2cm compr.
5. Estípulas caducas; eixo da inflorescência com tipo e coloração do indumento diferente do pedicelo *Z. paraensis*
5. Estípulas persistentes; eixo da inflorescência e pedicelo com o mesmo tipo e coloração de indumento
6. Lâmina das pétalas mais largas do que longas *Z. kanukuensis*
6. Lâmina das pétalas duas vezes ou quase mais largas do que largas
7. Racemos com mais de 20cm de compr., nitidamente encurvados, terminais, sempre fasciculados *Z. cowanii*
7. Racemos com menos de 20cm de compr., retos, axilares ou terminais, solitários, paniculados ou em fascículos
8. Estípulas com até 3,8mm de compr., unha maior que 1,5mm de compr.; estilete maior que 4,1mm de compr.; mata amazônica .. *Z. surinamensis*.
8. Estípulas maiores que 4,5mm de compr., unha até 1mm de compr.; estilete com até 3mm de compr.; mata atlântica e cerrado
9. Estípulas rígidas, 4,5-9x1-4,1mm; folhas com nervura marginal muito evidente, na maioria das vezes com margem serreada; inflorescência axilar e terminal *Z. ilicifolia*.
9. Estípulas flexíveis, 6-30x2,1-17,8mm; folhas sem nervura marginal

evidente e com margem lisa; inflorescência terminal
 *Z. glabra*.

Zollernia cowanii Mansano, in Mansano & Tozzi, Brittonia 51(2): 15. 1999. Tipo: Brasil, Minas Gerais, Joanésia, *E. Tameirão Neto & G.S. França 906* (BHCB! holótipo).

Iconografia: Mansano & Tozzi (1999a): p. 156.

Árvore. **Folha** com estípulas 11x1,6mm, estreito-falcadas, glabras, persistentes; pecíolo 3,7mm, glabro; lâmina 10-15,3x4,9-5,2cm, elíptica, margem lisa, glabra, base cuneada, ápice acuminado, nervuras proeminentes na face abaxial, as secundárias bastante ascendentes, retas. **Racemos** em fascículos, 21-25,5cm, terminais, encurvados, mais de 30 flores, eixo 2,5mm de diâmetro, castanho-pubérulo; brácteas 1,7x0,6mm, subuladas, pilosas no ápice; bractéolas 1,4x0,5mm, subuladas, pilosas no ápice, inseridas na metade do pedicelo; pedicelo 6,7x0,7mm, castanho-pubérulo, mais de 20 flores por racemo; botões 11,2x3,5mm, elíptico-assimétricos, ápice acuminado, base aguda, pubérulos. **Flor** com cálice 1-lobado, cartáceo a membranáceo, face interna glabra na base e pilosa no ápice; pétalas 5, levemente desiguais, unha ca. 1,7x0,8mm, lâmina ca. 10x4,3mm; estames 10, filetes 2x0,3mm, anteras 5,5x0,5mm, esparso-pilosas; gineceu com estipe 1,8mm, tomentosa; ovário 4,2x1,8mm, tomentoso, ca. 8-ovulado, estilete 3,9mm, reto, glabro. **Legume** nucóide, globoso, 2x1,6cm, 1-3 sementes, oblongas.

DISTRIBUIÇÃO E HABITAT. O único exemplar conhecido é o tipo da espécie que foi coletado no município de Joanésia, situado na região do Vale do Rio Doce, em Minas Gerais, uma região de domínio de Floresta Tropical (Figura 2).

FENOLOGIA. Coletada em término da florada e início da frutificação em novembro.

MATERIAL EXAMINADO. BRASIL. Minas Gerais: Mun. Joanésia, XI/1993 (fl), *E. Tameirão Neto & G.S. França 906* (BHCB, holótipo).

Z. cowanii caracteriza-se por apresentar racemos maiores que as demais espécies do gênero. Outra espécie que apresenta racemo de tamanho aproximado é *Z. magnifica*.

Difere desta última por apresentar os racemos em fascículos, terminais e encurvadas, botões elíptico-assimétricos de base aguda e ovário menor, em contraste com os racemos solitários, axilares e eretos, botões florais obliquamente ovóides de base obtusa e ovário maior de *Z. magnifica*.

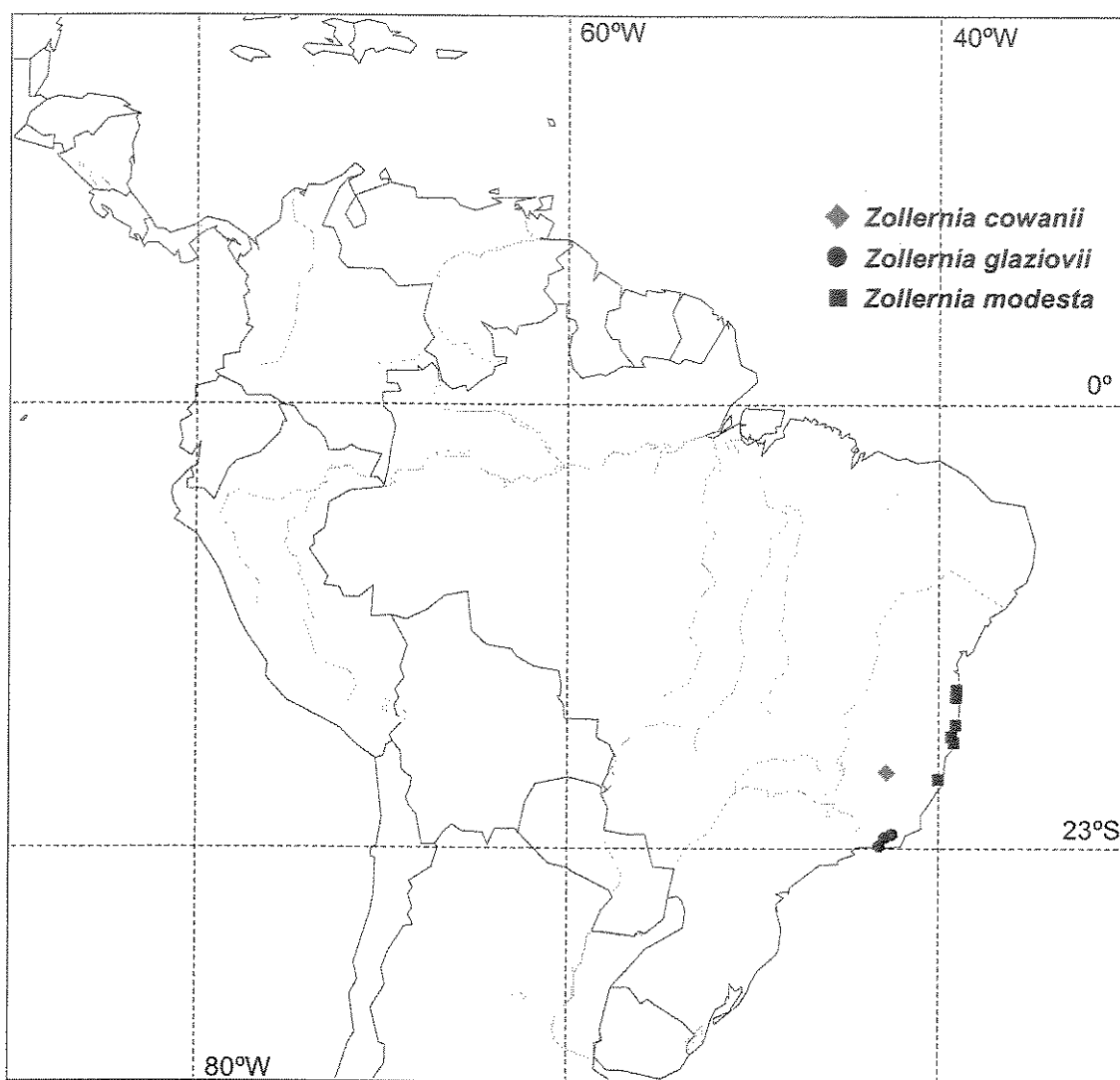


Figura 2. Distribuição geográfica de *Zollernia cowanii*, *Z. glaziovii* e *Z. modesta*.

Zollernia glabra (Spreng.) Yakovlev, Bot. Zhurn. 61: 1306. 1976. *Krameria glabra* Spreng., Neue Entd. 2: 157. 1821. Tipo: Brasil, *Sellow* s.n. (LE! neótipo, designado por Yakovlev, 1976).

Zollernia falcata Wied-Neuw. & Nees, Nov. Act. Phys-Med. Acad. Caes. Leop.-Carol. Nat. Cur. 13(2): 13. 1827. Tipo: Brasil, Rio de Janeiro, *Wied-Neuwied* s.n. Herb. Wied-Neuw. & Nees (B holótipo, destruído)

Zollernia splendens Wied-Neuw. & Nees, Nov. Act. Phys.-Med. Acad. Caes. Leop.-Carol. Nat. Cur. 15(2): 8. 1827. Tipo: Brasil, Rio de Janeiro, *Wied-Neuwied* s.n. (B holótipo, destruído; F!, INPA!, K!, MO! 1674773 fotografias do holótipo de B), syn. nov.

Zollernia discolor Vogel, Linnaea 11: 166. 1837. Tipo: Brasil, Rio de Janeiro, entre Campos e Rio de Janeiro, *Sellow* s.n. (holótipo; LE! isótipo), syn. nov.

Zollernia mocytayba Allemão ex Emygdio, Bol. Mus. Nac. Rio de Janeiro, n.s. Bot. 22: 4. 1959. Tipo: Brasil, Rio de Janeiro, perto de Paineiras, *Saldanha et Franklin* s.n. (R 68433! holótipo).

Arbusto a árvore, 2-6m. **Folha** com estípulas 6-30x2,1-17,8mm, falcadas, falcato-ovadas a orbiculares, glabras, flexíveis; pecíolo 2,3-5,5mm, glabro; lâmina 5,2-20x1,9-6,5cm, cartácea, elíptica, base cuneada a cordada, ápice agudo a acuminado, glabra, nervuras proeminentes na face abaxial, nervura marginal não evidente, margem lisa.

Racemos em fascículos ou em panículas 1-5,7cm, terminais, ca. de 4-14 flores por racemo, eixo ca. 0,8mm diâm., fulvo a rufo-pubescente; brácteas 0,4-1,7x0,3-0,9mm, deltóides, pubescentes externamente; bractéolas ca. 0,6-1,2x0,2-0,4mm, subuladas a deltóides, pubescentes, inseridas na metade do pedicelo; pedicelo 6-15x0,4-0,6mm diâm., fulvo a rufo-pubescente; botões 7,2-10x3-3,9mm, elíptico-assimétricos, ápice acuminado, pubescentes. **Flor** com cálice 1-lobado, cartáceo, irregular, internamente glabro na base e viloso a lanoso no ápice; pétalas 5, róseas a lilas, unha 0,5-1,1x0,6-0,9mm, lâmina 6,6-7,7x4,6-5,4mm, a vexilar orbicular e as demais elípticas; estames 8-11, filetes 1,2-1,9x0,5mm, glabros, anteras 3,9-6,1x0,4-0,6mm, subuladas, ápice mucronado, esparsamente pilosas; gineceu com estipe 1,6-2,4mm, serícea, ovário 4-5,2x1,5-2,5mm, simétrico, elíptico, seríceo, ca. 7-10 óvulos, estilete 1,8-3mm, pouco encurvado ou reto, glabro. **Legume** nucóide, globoso, 1,6-2,5x0,9-1,5cm quando imaturo, semente oblonga.

Fig. 3.

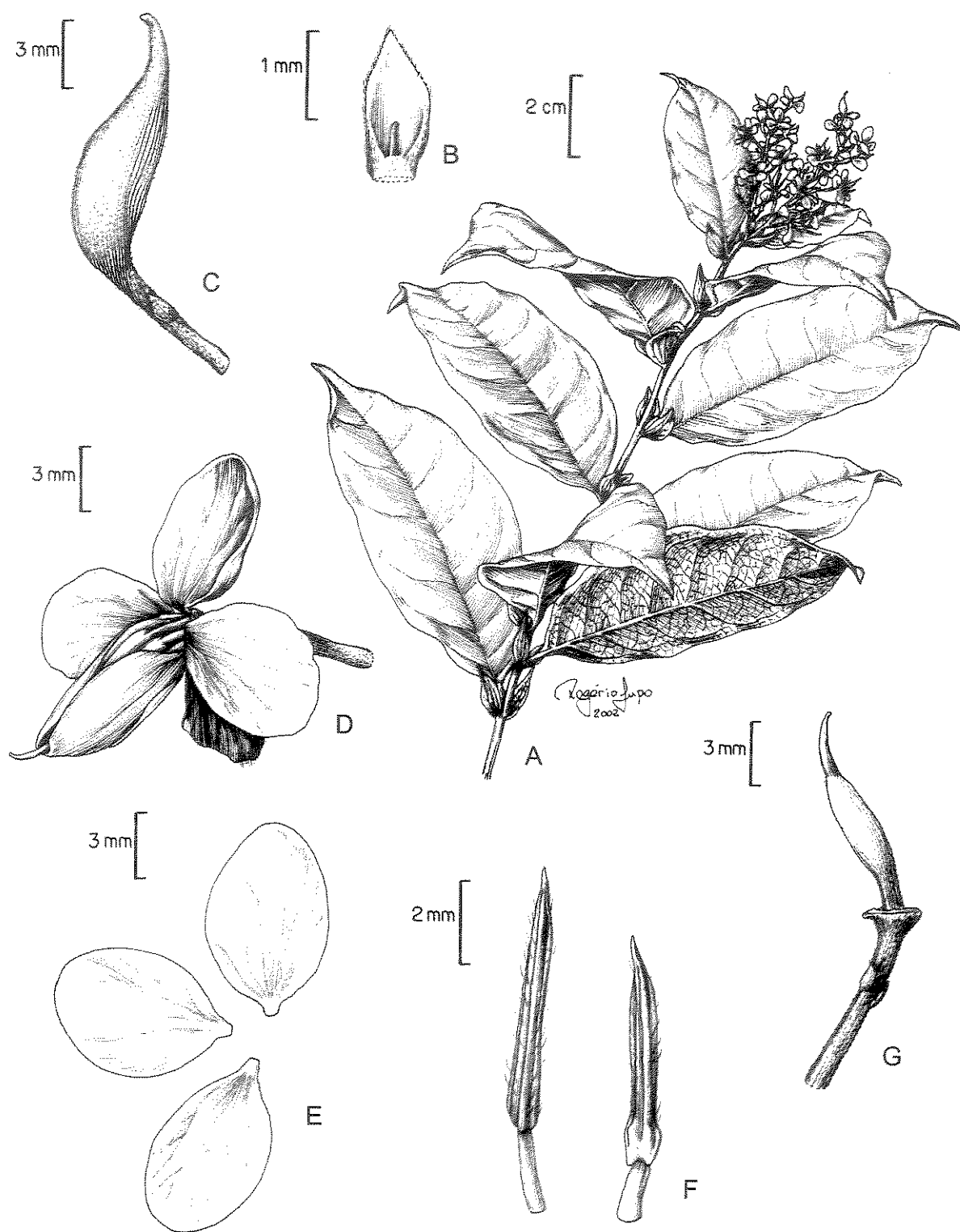


Figura 3: *Zollernia glabra* (Spreng.) Yakovlev: A. Hábito (D. Araújo 2163, GUA), B. Bractéola - face interna com o coléter, C. Botão Floral, D. Flor, E. Pétalas, F. Estames, G. Gineceu (de G. Hatschbach & J.M. Silva 49475, MBM).

DISTRIBUIÇÃO E HABITAT. *Z. glabra* é uma espécie de distribuição restrita a faixa litorânea desde o estado da Bahia até o norte de São Paulo, sendo portanto uma espécie típica da Floresta Pluvial Tropical Atlântica (Figura 4).

FENOLOGIA. Coletada com flores de dezembro a abril e com frutos em setembro.



Figura 4. Distribuição geográfica de *Zollernia glabra*.

MATERIAL SELECIONADO. BRASIL. Bahia: Mun. Caravelas, Peruípe, 19/VI/1985 (fl), G. Hatschbach & J.M. Silva 49475 (MBM, K). Espírito Santo: Mun. Presidente Kennedy, Praia das Neves, restinga, 7/VIII/1990 (fl), J.M.L. Gomes 1301 (VIES);

Linhares, Reserva Natural da CVRD, estrada do Flamengo, km 2,8, 27/VIII/2001 (fl), *D.A. Folli 4022* (CVRD, UEC); Rio de Janeiro: Mun. Cabo Frio, estrada velha para Búzios, próximo ao condomínio do Perú, 02/XI/1993 (fr), *H.C. Lima et al. 4834* (K); indivíduo cultivado em Kew, sementes provenientes de *H.C. Lima et al. 4834*; 16/XI/1995 (fl), *H.C. Lima et al. 4834* (K); São Paulo: Mun. Ubatuba, Picinguaba, 25/VIII/1991 (fl), *R. Romero & N. Roque 335* (HRCB).

Zollernia glabra caracteriza-se por apresentar racemos em fascículos ou em panículas e terminais. Distingue-se de *Z. ilicifolia* por apresentar estípulas flexíveis, folhas sem nervura marginal evidente, margem geralmente lisa e inflorescência exclusivamente terminal, enquanto que *Z. ilicifolia* caracteriza-se por apresentar estípulas rígidas, folhas com nervura marginal evidente culminando, na maioria das vezes, numa margem serreada e inflorescências axilares e terminais.

Na mesma obra em que esta espécie foi descrita, Wied-Neuwied & Nees (1827) descreveram também *Zollernia splendens*. Elas foram consideradas como distintas com base principalmente nas características de tamanho das folhas e das estípulas. Observações do desenvolvimento da planta, especialmente da coleta de *H.C. Lima et al. 4834* e do indivíduo cultivado no Jardim Botânico de Kew proveniente da semente desta mesma coleta, mostraram que indivíduos jovens apresentam padrão de folhas mais semelhante ao reconhecido para *Z. splendens* e indivíduos mais velhos mais semelhante ao tipo de *Z. glabra*. Este fato, juntamente com uma análise de numerosos materiais de vários herbários nacionais e estrangeiros, encorajou-nos a considerá-las sinônimos.

Quando Wied-Neuwied & Nees (1827) descreveram *Zollernia falcata* eles já haviam considerado *Krameria glabra*, descrita por Sprengel (1821), como sinônimo desta nova espécie, e Yakovlev (1976) efetuou a combinação, *Zollernia glabra*, validando o epíteto específico mais antigo. Deste modo com a sinonimização de *Zollernia glabra* com *Z. splendens* prevalecerá o epíteto específico *glabra*, que é mais antigo.

Zollernia glaziovii Yakovlev, Bot. Zhurn. 61: 1306. 1976. Tipo: Brasil, Rio de Janeiro, Nova Friburgo, *Glaziou 19054* (LE! holótipo; G!, NY!, P!, R! UC!, US!, isótipos).

Zollernia parvifolia Taub. ex Glaziou, Bull. Soc. Bot. France 3: 154. 1906, nom. nud.

Árvore. Folha com estípulas 1-3,3x0,4-2mm, lanceoladas a subuladas, glabras ou esparsamente estrigosas; pecíolo 2,4-3,5mm, glabro; lâmina 2,7-4,8x0,9-1,4cm, oblongo-elíptica, cartácea, glabra, lustrosa, base cuneada, ápice agudo e mucronado, nervuras proeminentes em ambas as faces, as secundárias pouco ascendentes, encurvadas, o segundo limitando-se a metade inferior do comprimento da lâmina. **Racemos** em fascículos 2,5-5cm, terminais, 14-17 flores por racemo, eixo ca. 0,9mm diâm., ferrugíneo ou fulvo-tomentoso; brácteas ca. 1x0,4mm, deltóides, tomentosas na base; bractéolas 0,6x0,5mm, largo-elípticas, tomentosas, inseridas na metade do pedicelo; pedicelo 5-6,5mm, cilíndrico, tomentoso; botões 8,3-9,1x2,3-3mm, elíptico-assimétricos, ápice acuminado, base aguda, pubérulos a tomentosos. **Flor** com cálice 1-lobado, cartáceo, face interna glabra na base tomentoso no ápice; pétala rosa-violeta, unha ca. 0,8x0,5mm, lâmina 4,6-5x2,3-3,3mm; estames 9, filetes 1,6-2mm, glabros, anteras 3,7-4,5x0,5-0,8mm, subuladas, ápice apiculado, glabras; gineceu com estipe 1,4mm, tomentoso-serícea, ovário ca. 3,7x1,5mm, elíptico, 7-10 óvulos, estilete ca. 2,5mm, terminal, encurvado, glabro. **Legume** nucóide, globoso, 1,5-3x0,8-1,5cm, 1-3 sementes. Fig. 5.

DISTRIBUIÇÃO E HABITAT. A espécie é endêmica do estado do Rio de Janeiro, ocorrendo mais especificamente nos arredores do município do Rio de Janeiro e de Nova Friburgo (Figura 2). Trata-se de uma espécie encontrada na Floresta Pluvial Tropical Atlântica.

FENOLOGIA. Coletada com flores entre maio e junho.

MATERIAL EXAMINADO: BRASIL. Rio de Janeiro: Mun. Magé, Estação Ecológica Estadual do Paraíso, 22°27'-22°32'S, 42°50'-42°56'W, parcela XVIII, microparcela A ind.1, 26/III/1992, *S.V.A. Pessoa et al.* 614 (CEPEC 56516); Mun. Nova Friburgo, 17/V/1892 (fl), *Glaziou 19054* (R, RB, F, P, Isótipos); Mun. Rio de Janeiro, Mundo Novo, 27/VI/1922 (fl), *J.G. Kuhlmann s.n.* (US 1441717, U 18205; SP 5701); Gávea, 17/VIII/1924 (fr), *Pessoal do Horto Florestal s.n.* (NY, RB); 27/V/1930 (fl), *A. Ducke s.n.* (RB 23333, US,

NY, G, P, R); São Conrado, 07/III/1961 (fr), *A.P. Duarte 5514* (RB); s.l., 1892 (fl), *A. Glaziou 19054* (LE holótipo; R, US, NY, G, P, UC isótipos).

A espécie foi efetivamente descrita por Yakovlev (1976). Taubert apenas colocou o nome de *Zollernia parvifolia* na etiqueta do material do herbário de Berlin, que foi citado por Glaziou (1906) como espécie nova, mas não validamente publicado.

Zollernia glaziovii é uma espécie muito distinta das demais e é dificilmente confundida com as outras espécies do gênero, devido principalmente às suas folhas oblongo-elípticas com ápice agudo e mucronado, com as nervuras secundárias pouco ascendentes, encurvadas, o segundo par limitando-se a metade inferior do comprimento da lâmina. No entanto, no trabalho de Yakovlev (1976), a coleta de *A. Ducke* s.n. (RB 23333) aparece na relação do material examinado de *Z. glabra*. Comparações com o material tipo de *Z. glaziovii* mostraram que este exemplar coletado por Ducke é identificado com esta espécie e não com *Z. glabra*, que apresenta pedicelos muito maiores e brácteas menores.

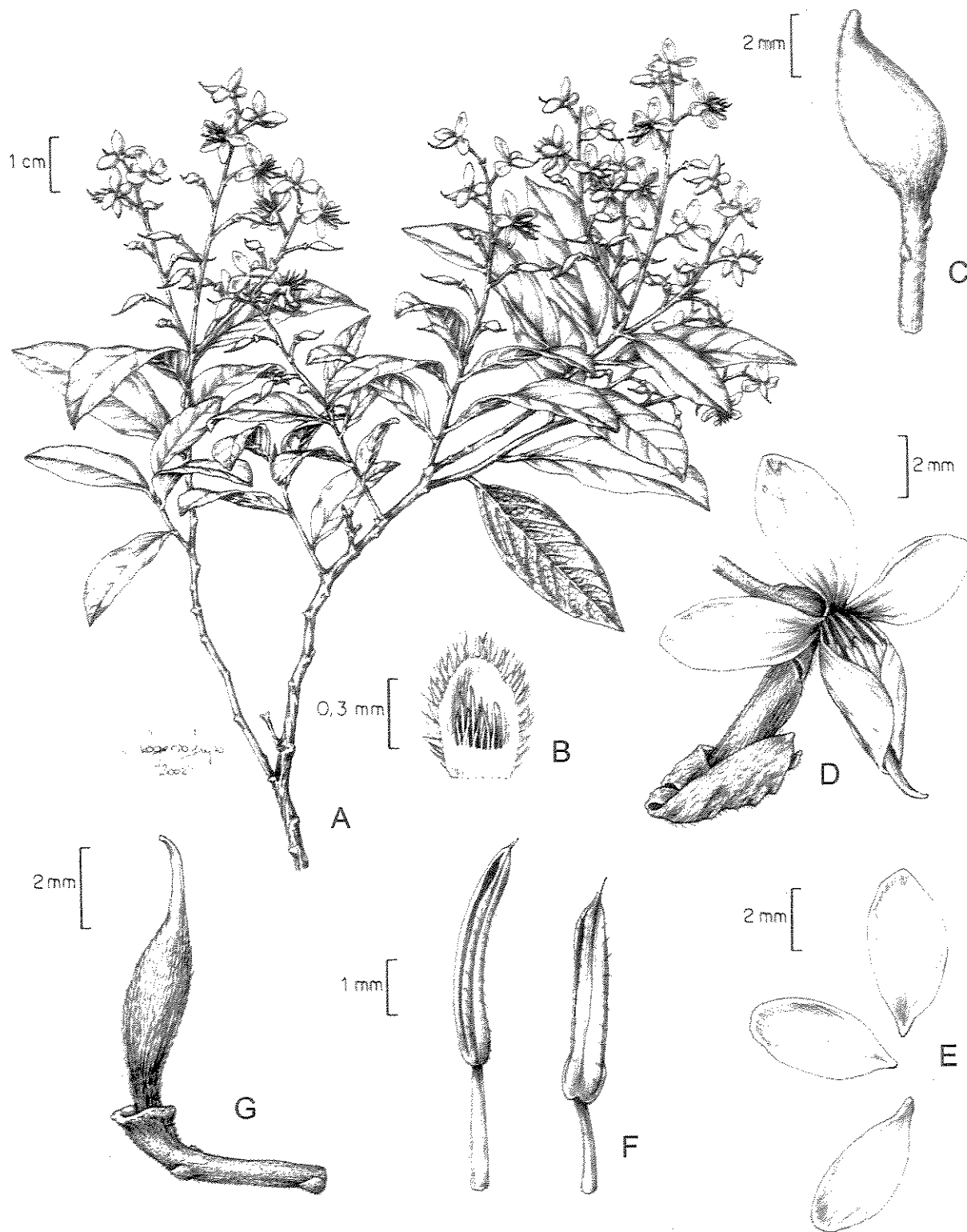


Figura 5: *Zollernia glaziovii* Yakovlev: A. Hábito, B. Bractéola - face interna com os coléteres, C. Botão Floral, D. Flor, E. Pétalas, F. Estames, G. Gineceu (todos de A. Ducke 23333, US).

Zollernia grandifolia Schery, Fieldiana Bot. 28(2): 270. 1952. Tipo: Venezuela, Bolívar, Medio Caura, *L. Williams 11370* (F 987012!, F 1009821!, UC 734448! tipos).

Iconografia: Mello-Filho & Andrade (1967): p. 163.

Árvore com ca. 30m. **Folha** com estípulas de 2,5-5,4x1-1,5mm, persistentes, falcadas, glabras; pecíolo ca. 9mm, glabro; lâmina 16,3-20,3x5,9-8,4cm, elíptica, cartácea, glabra, base obliquamente cuneada, ápice agudo a acuminado, margem levemente serreada, nervuras proeminentes em ambas as faces. **Racemos** em panículas complexas, eixo rufo-tomentoso, mais de 20 flores por racemos, brácteas 1-1,5x0,8-1mm, deltóides, rufo-tomentosas externamente; bractéolas 0,7-0,9x0,4-0,6mm, deltóides, rufo-tomentosas externamente, inseridas na metade do pedicelo; pedicelo 2,7-5mm, cilíndrico, rufo-tomentoso; botões ca. 7x3mm, elíptico-assimétricos, ápice acuminado, base cuneada, rufo-tomentosos. **Flor** com cálice 1-lobado, cartáceo, face interna glabra na base e pilosa no ápice, pétalas 5-6, róseas, unha 0,8-1x1mm, lâmina 4,9-5,9x3-4,7mm, elípticas; estames 10, filetes ca. 1x0,3mm, glabros, anteras 4,4-4,9x0,7mm, apiculadas, apículo 0,6mm, rufo-pilosas; gineceu glabro, estipe ca. 1,8mm, ovário 3,3-3,6x1-1,4mm, elíptico, 7-8 óvulos, estilete ca. 3-4mm, encurvado. **Legume** nucóide, globoso, 3-4x1,5-2,5cm, 1-3 sementes.

DISTRIBUIÇÃO HABITAT. Esta espécie é tipicamente de terra alta, ocorrendo a altitudes de 200-620m, em uma área de Floresta Estacional, numa região da Amazônia onde se tem inverno seco (Figura 6).

FENOLOGIA. Coletada com flores de março a junho e com fruto em fevereiro.

MATERIAL SELECIONADO. BRASIL. Roraima: Ilha de Maracá, Reserva Ecológica SEMA, 03°26'N, 61°28'W, 09/II/1988 (fr), *J.A. Ratter & W. Milliken 6246* (E, K, BR); Reserva Yanomami, Vizinhança da missão Xitei, no rio Parima, 63°52'28''W, 02°36'40''N, 620m altitude, VI/1995 (fl), *W. Milliken 2367* (K). VENEZUELA. Edo. Bolívar, Médio Caura, Salto do Para, 200-250m alt., 04/III/1937 (fl), *L. Williams 11370* (F 987012, holótipo; F 1009821, UC 734448, isótipos); Rio Tabaro, campamento Didemar, 08/III/1992 (fl), *I. Goldstein & L. Salas 150* (MO 4345033).

Zollernia grandifolia apresenta o tronco descamante, com ca. 90cm de diâmetro, cerne marrom escuro e alburno esbranquiçado. É comumente confundida com *Z. paraensis*, diferindo pela inflorescência rufa, mais difusa e profusamente ramificada, pelas estípulas persistentes, pelas folhas levemente serreadas e pelo gineceu glabro, característica única dentre as espécies de *Zollernia*. Não há dúvidas de que esta espécie (ocorrente na Venezuela e oeste de Roraima) e *Z. kanukuensis* (ocorrente na Guiana e leste de Roraima) sejam distintas, principalmente por apresentar gineceu glabro, enquanto que *Z. kanukuensis* apresenta gineceu seríceo. Mesmo assim, Schery (1952), ao descrever *Z. grandifolia*, mencionou que certamente o material coletado na Guiana (que hoje é considerado como *Z. kanukuensis* e que estava incorretamente identificado como *Z. paraensis*) era sinônimo de *Z. grandifolia*.

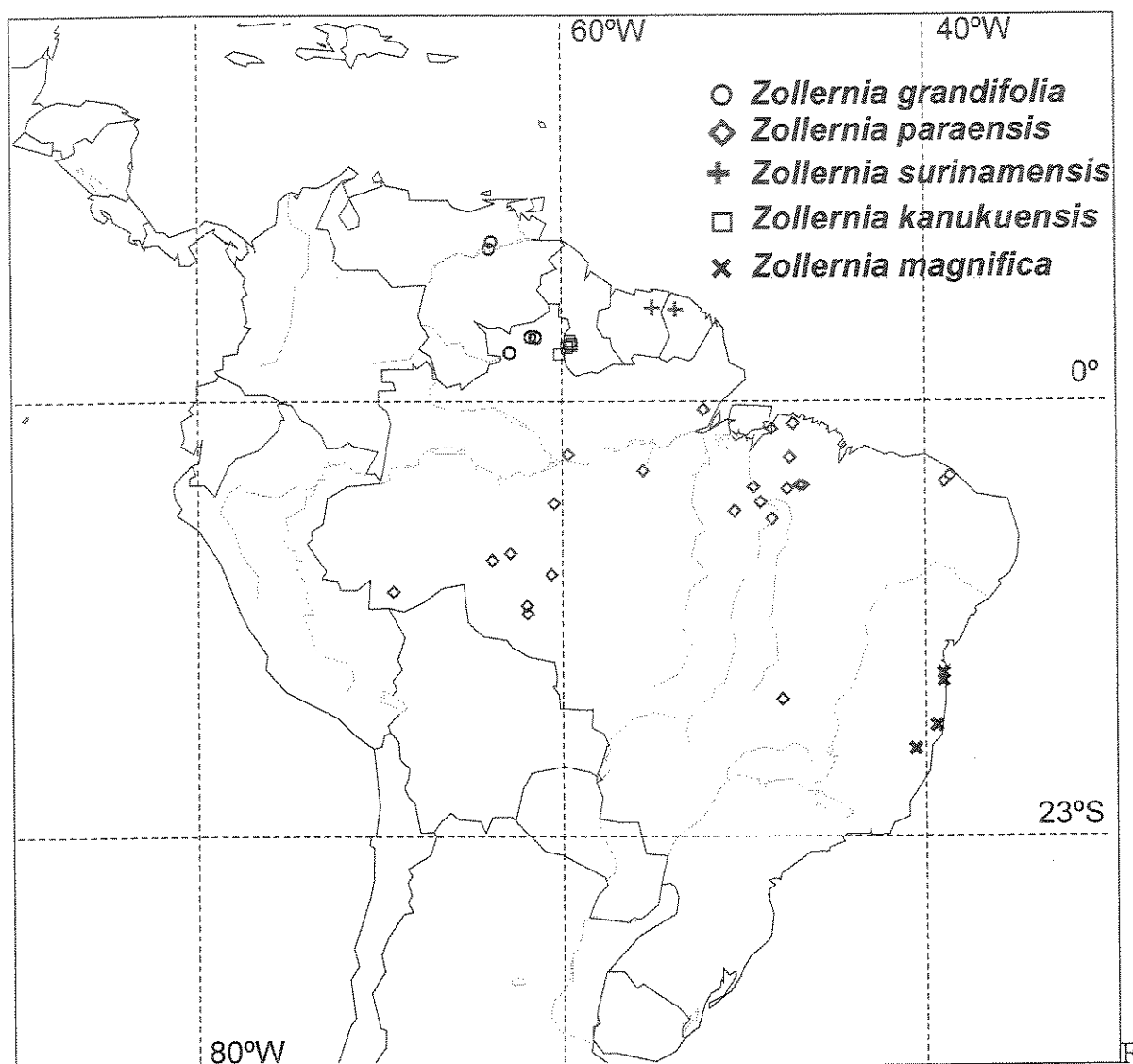


figura 6. Distribuição geográfica de *Zollernia grandifolia*, *Z. kanukuensis*, *Z. magnifica*, *Z. paraensis* e *Z. surinamensis*.

Zollernia ilicifolia (Brongn.) Vogel, Linnaea 11: 166. 1837. *Coquebertia ilicifolia*

Brongn., Ann. Sci. Nat. (Paris) ser. 1, 30: 111. 1833. Tipo: Santa Catarina, s.d., *D'Urville* s.n. (P! holótipo)

Zollernia houletiana Tul., Arch. Mus. Hist. Nat. (Paris) 4: 190. 1844. Tipo: Brasil, non procul ad urbem Tejuco, 1839, *Guillemin et Houlet 106* (P! holótipo; G!, F!, MJCH, K! isótipos).

Zollernia ilicifolia var. *clausseniana* Tul., Arch. Mus. Hist. Nat. (Paris) 4: 192. 1844. Tipo: Minas Gerais, Lagoa Santa, I-IV/1841, *Claussen 114*, (P! holótipo; K! isótipo), syn. nov.

Zollernia ilicifolia var. *erostris* Tul., Arch. Mus. Hist. Nat. (Paris) 4: 193. 1844. Tipo: Minas Gerais, s.l., 1838, *Claussen* s.n. (P! holótipo), syn. nov.

Zollernia vogelii Tul., Arch. Mus. Hist. Nat. (Paris) 4: 192. 1844. Tipo: Brasil, *Sellow* s.n. (holótipo não localizado, K! isótipo).

Zollernia latifolia Benth., in Mart., Fl. bras. 15(2): 9. 1870. Tipo: Brasil, Alagoas, Maceió, *Gardner* 1408 (K! holótipo; BM! isótipo).

Zollernia securidacifolia Benth., in Mart., Fl. bras. 15(2): 9. 1870. Tipo: S. Brasil, *Lobb* 64 (K! holótipo).

Árvore 5-20m, tronco liso a descamante, cinza claro a escuro. **Folha** com estípulas 4,5-9x1-4,1mm, acerosas a falcadas, glabras a esparso-tomentosas, rígidas; pecíolo 3,7-8mm, glabro a pubérulo; lâmina 9-13,6x3,8-5,8cm, coriácea, obovada a elíptica, base cuneada a obtusa, ápice agudo a retuso e mucronado, glabra a esparsamente estrigosa em ambas as faces, a maioria com margem serreada, nervura marginal muito evidente. **Racemos** em panículas ou em fascículos 3-12cm, axilares e terminais, eixo ca. 0,9-2,5mm diâm., pubérulo a tomentoso, indumento rufo a fulvo, ca. 16-40 flores por racemo; brácteas 1-2x0,8-1,6mm, deltóides, pubérulas a tomentosas; bractéolas 0,7-2x0,3-1,1mm, deltóides, pubérulas a tomentosas, inseridas acima da metade do pedicelo; pedicelo 5-9x0,7-0,9mm, cilíndrico, estriado, pubérulo a tomentoso, indumento rufo a fulvo; botões 7-10,2x2,5-5mm, elíptico-assimétricos, ápice acuminado, pubérulos a tomentosos. **Flor** com cálice 1-lobado, cartáceo, face interna glabra na base e pilosa no ápice; pétalas róseo-violetas a alvas, unha 0,7-1,5x0,5-1,2mm, lâmina 5,3-9x3,5-6mm, elíptica, vexilo pouco maior e com nervuras mais evidentes; estames 9-13, filetes 1-2x0,3mm, glabros, anteras 4,3-8x0,5-1,2mm, subuladas, glabras a esparso-pilosas; gineceu com estipe ca. 1,5mm, serícea a tomentosa, ovário 3-6,8x1-2mm, estreito-elíptico, seríceo a tomentoso, 5-10 óvulos, estilete 2,5-5mm, encurvado a uncinado, glabro. **Legume** nucóide, globoso, ca. 2,8x2,3cm, 1(-3) sementes. Fig. 7.

DISTRIBUIÇÃO E HABITAT. Ocorre da Bahia ao Paraná, com penetração para o oeste, sendo mais freqüente na faixa litorânea (Figura 8). Esta é a espécie de *Zollernia* mais amplamente distribuída, ocorrendo nos mais diversificados ambientes como Floresta Pluvial Tropical Atlântica, Floresta Estacional, Cerrado e Caatinga.

Zollernia ilicifolia apresenta uma significativa disjunção geográfica (Figura 8). Foi encontrado um exemplar em Rondônia, apesar dos exemplares mais próximos terem sido coletados no Distrito Federal e Goiás, mas não se tem registro para o Mato Grosso e

Tocantins. Esta disjunção geográfica pode ser causada por falta de mais coleta, visto que grande parte do Distrito Federal, de Goiás, do Mato Grosso, de Tocantins e de Rondônia é coberta por cerrado.

FENOLOGIA. Coletada com flores de março a agosto e com frutos de outubro a dezembro.

NOMES COMUNS. Laranjeira-do-mato, mocitaíba, mossetaíba, pau-de-jantar, pitomba-preta, pau-santo.

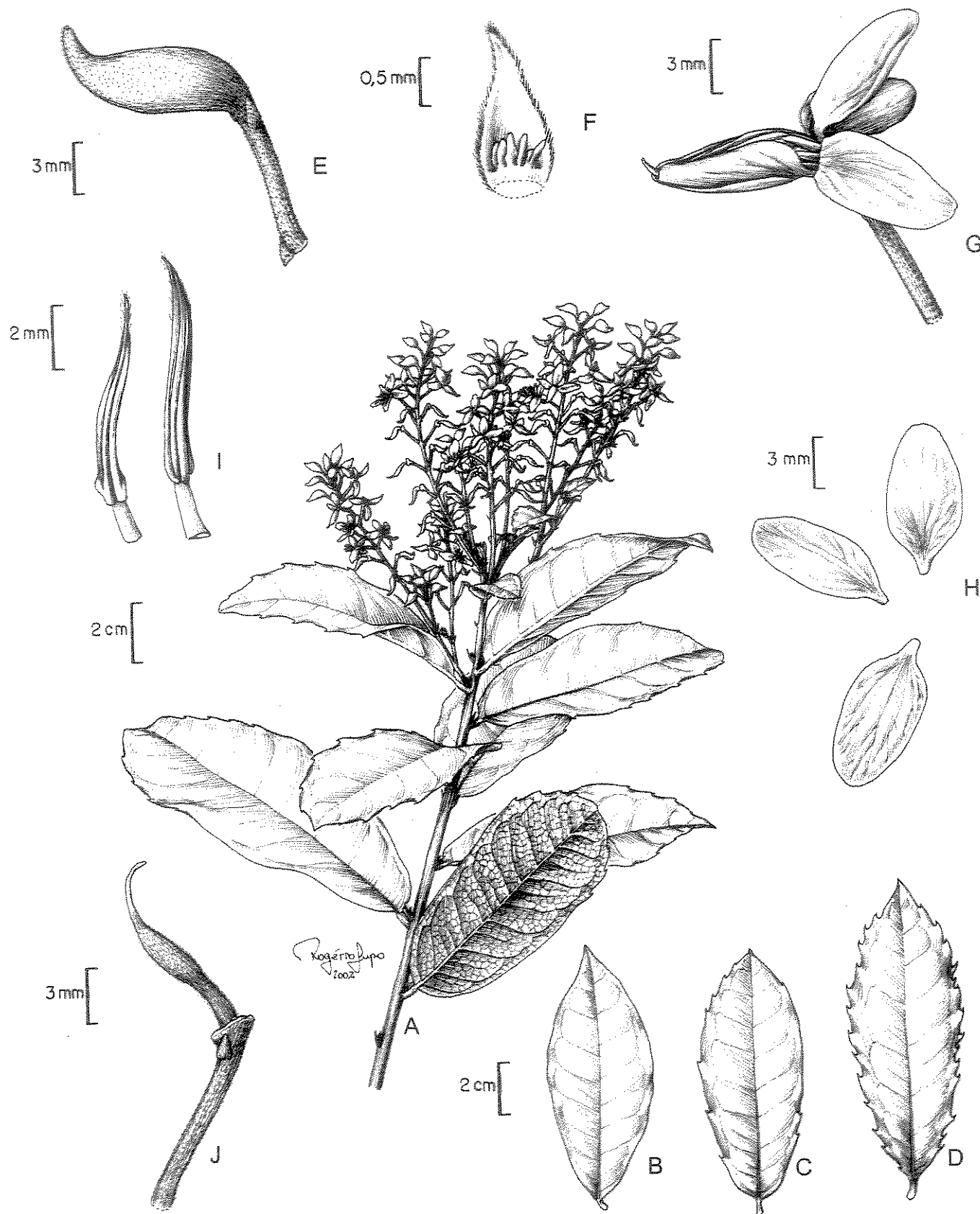


Figura 7. *Zollernia ilicifolia* (Brongn.) Vogel: A. Hábito, B-D. Folhas (B de Zappi & Kameyama 27, UEC; C. de Feddersen Jr. 40, HRCB; D. W. Hoehne 13828, UEC), E. Botão Floral, F. Bractéola com coléteres, G. Flor, H. Pétalas, I. Estames, J. Gineceu (de V.F. Mansano 17, UEC).

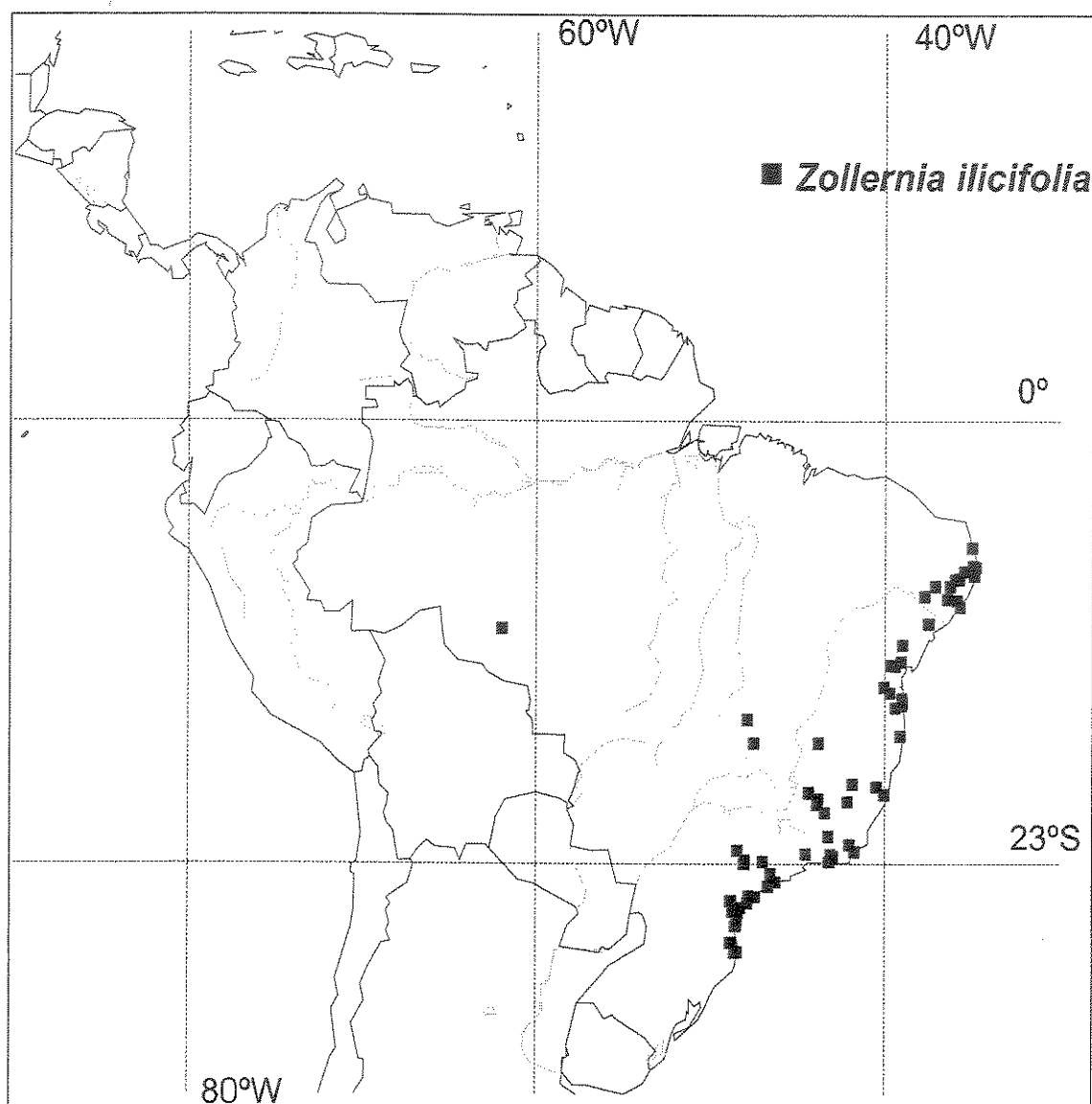


Figura 8. Distribuição geográfica de *Zollernia ilicifolia*.

MATERIAL SELECIONADO. BRASIL: Alagoas: Mun. Quebrangulo, Reserva Biológica de Pedra Talhada, 09°15'S, 36°25'W, 03/I/1994 (fl), *A. Cervi et al.* 7335 (G); Bahia: Mun. Bezerros, Parque Ecológico Serra Negra, 27/XII/1995 (fr), *M. Tscha & M.J. Hora* 444 (NY); Mun. Castro Alves, Fazenda Marimbondo, 13/IV/1995 (fl), *L. Queiroz & C.A. Vidal* 4316 (HUEFS); Mun. Tanquinho, caatinga, 12°42'S, 39°42'W, 30/I/1980, *L.R. Noblick* 1655 (CEPEC 10192, HUEFS, BAH); Mun. Uruçuca, 7,3km N. de Serra Grande, estrada para Itacaré, Fazenda Santa Cruz, 14°25'S, 39°01'W, 12/VII/1991, *W.W. Thomas et al.* 8741 (CEPEC 53731, NY); Distrito Federal: Mun. Brasília, Parque do Guará,

10/X/1963 (fl), *E.P. Heringer* 9327 (UB); 15°31'S, 47°57', Perto do Rio Salinas, 8/XI/1980 (fl), *J.H. Kirkbride Jr.* 3650 (CEPEC 63502, UB); Espírito Santo: Mun. Linhares, estrada da Gávea, km21,8, 19/I/1994, *D.A. Folli* 2177 (CVRD); Goiás: Mun. Cristalina, estrada que liga Palmital-MG, BR251, 23/X/1994 (fl), *D. Alvarenga & C. Costa* 904 (IBGE); margem do rio Preto, junto à ponte que dá acesso a Palmital, 20/I/1992, *B.A.S. Pereira* 2040 (IBGE); Minas Gerais: Estação Florestal, 19°17'S, 44°24'W, 15/IX/1975 (fl), *E.P. Heringer & G. Eiten* 14997 (UB, MO); Paraíba: Mun. João Pessoa, sd. (fl), *M.F. da Silva* sn. (RB 90073); Mun. Mataraca, X/1990 (fl), *A.T. Oliveira Filho* 492 (ESAL, E); Paraná: Mun. Morretes, Estrada da Graciosa, próx. a Ferradura, 19/X/1989 (fl), *G. Hatschbach & O.S. Ribas* 53540 (MBM, CEPEC, NY, K, MO); Mun. Paranaguá, Ilha do Mel, Morro Bento Alves, 01/XI/1986, *R.M. Britez* 1033 (MBM); Pernambuco: Mun. Caruarú, Morro da Televisão, 30/I/1992 (fr), *M. Ataíde* s.n. (IPA 13738, UEC 114546); Rio de Janeiro: Mun. Nova Friburgo, Macaé de Cima, Estrada de Macaé de Cima, 500m, após o sítio Fazenda Velha junto à ponte, 22°00'S, 42°03'W, 13/IX/1989 (fl), *H.C. de Lima et al.* 3700 (NY, CEPEC, K); Mun. Rio de Janeiro, caminho para o Corcovado, 28/I/1868 (fl), *A. Glaziou* 2557 (K, P); Rondônia: Mun. Ji-Paraná, Gleba G, Km 18, 08/IV/1983 (fl), *M.G. Silva* 6121 (MG); Santa Catarina: Mun. Florianópolis, Caieira do Saco dos Limões, 18/IX/1997, *W. Pagliarini* 147 (UPCB); São Paulo: Mun. Bertioga, X/1992 (fl), *M. Kirizawa et al.* 2772 (UEC); Pariquera-Açu, Propriedade de Antônio Povinsk, 24°40'33''S, 47°52'37''W, 20/IX/1996, *N.M. Ivanauskas* 885 (MBM); Mun. Santos, Morro de São Bento, 25/VI/1940 (fl), *A. Gehrt* s.n. (US 2579650); Mun. São Miguel do Arcanjo, 30/III/1990, *P.L.R. Moraes* 36 (UEC); Sergipe: Mun. Frei Paulo, Fazenda Serra Preta, 27/XI/1981 (fl), *G. Viana* 450 (UEC).

Zollernia ilicifolia apresenta uma ampla distribuição geográfica e com isto apresenta também uma grande variação morfológica ao longo de sua área de ocorrência. Tais variações apresentam uma continuidade ao longo da distribuição geográfica, impossibilitando qualquer separação formal tanto em categorias infra-específicas ou específicas. Nota-se uma tendência dos indivíduos que ocorrem em regiões de domínio de matas semidecíduas, cerrado ou caatinga, apresentarem folhas elípticas com margem serreadas. Os indivíduos que ocorrem sobre o domínio da Mata Atlântica, podem ser divididos em 2 grupos: um que é encontrado mais ao sul em latitudes inferiores a 23°S e

apresentam em comum as folhas verde-claras, os ramos avermelhados e as flores amareladas no material herborizado; o outro grupo é encontrado entre as latitudes 10° e 23°S e as folhas e ramos castanho-escuros e flores alaranjadas no material herborizado. É principalmente entre as latitudes 20° e 25°S que encontramos uma sobreposição entre os três grupos e esta continuidade se mostra muito forte, levando-nos a concluir que *Zollernia ilicifolia* é uma espécie amplamente distribuída e com grande variação morfológica.

Esta espécie apresenta folha geralmente com margem serreada. As estípulas acerosas ou (raro) falcadas, porém rígidas, e a inflorescência axilar e terminal servem para diferenciá-la da espécie mais próxima, *Z. glabra*, que possui inflorescência exclusivamente terminal e estípulas largo-falcadas e flexíveis.

Zollernia ilicifolia e *Z. glabra* são confundidas principalmente pela plasticidade dos indivíduos destas espécies que apresentam uma grande variação morfológica principalmente nas folhas. *Zollernia ilicifolia* está distribuída pelo interior dos estados de Pernambuco, Rondônia até Santa Catarina e as plantas são desde árvores de pequeno porte até 20 m de altura, enquanto que *Z. glabra* está restrita a uma faixa próxima ao litoral do sul da Bahia até o norte de São Paulo e são exclusivamente árvores de pequeno porte com cerca de 2 a 6 m de altura.

Tulasne (1844) reconheceu duas variedades para *Zollernia ilicifolia*: a var. *clauseniana* e a var. *erostris*, apesar de não apresentar uma diagnose muito comparativa. A variedade típica, segundo Tulasne (1844), foi baseada no material de D' Urville s.n. (P). Após a análise do material tipo destes três táxons infra-específicos propostos por Tulasne (1844), constatamos que não há características morfológicas que possam dar sustentação aos três táxons como entidades diferentes. Concordamos com a posição de Bentham (1870) que considerou *Z. vogelii*, descrita por Tulasne (1844), como sinônimo de *Z. ilicifolia*.

Carvalho & Barneby (1993) consideraram *Zollernia latifolia* distinta de *Z. ilicifolia* baseados no tamanho da lâmina foliar e no indumento das anteras. Tais características não se mostraram eficazes para distinguir estas duas espécies, encorajando-nos a sinonimizá-las.

Zollernia kanukuensis R.S. Cowan, Brittonia 7(5): 400. 1952. Tipo: Guiana, Montanhas de Kanuku, A.C. Smith 3144 (US holótipo; IAN !, LE !, G!, P!, K!, F!, MO!, isótipos).

Árvore 20m. Folha com estípulas 4,2x1,3mm, falcadas, pilosas externamente; pecíolo 3-3,7x1,4-2mm glabro, com "lenticelas brancas"; lâmina 5-7x3,2-5cm, elíptica a oblonga, coriácea, base inequilateral, ápice retuso e mucronado ou arredondado, glabra na face superior e esparso-pubescente na face inferior, nervuras proeminentes na face inferior, central abruptamente mais estreita na região apical e às vezes ramificada e indistinguível. Racemos em fascículos 6,1-11,7cm, axilares, mais de 20 flores por racemo, eixo ca. 1,9mm diâm., fulvo-seríceo; brácteas 1,9x0,7mm, lanceoladas, esparso-seríceas externamente com pêlos concentrados na margem ou ciliadas; bractéolas ca. 1,3x0,5mm, lanceoladas, esparso-seríceas com pêlos concentrados na margem, inseridas acima da metade do pedicelo; pedicelo 3,6x1,1mm diâm., seríceo; botões 7,5-8,1x3,6mm, lanceolados, fulvo-seríceos. Flor com cálice 1-lobado, cartáceo, irregular, internamente glabro na base e piloso no ápice; pétalas brancas com a base rosa, unha 0,9-1,6x0,4-0,7mm, lâmina 3,9-5,7x4,2-5,9mm, estames 10, filetes 0,9-1,8x0,3-0,4mm, glabros, brancos, anteras 6,1-7x0,4-0,6mm, apículo 0,2mm, glabras; gineceu com estipe 1,3x0,7mm, serícea, ovário 3,7x1,5mm, elíptico, seríceo, 7-ovulado, estilete 3,4mm, reto, glabro na maior parte e seríceo na base. Legume nucóide, globoso, ca. 3x1,5cm, 1-3 sementes. Fig. 9.

DISTRIBUIÇÃO E HABITAT. *Zollernia kanukuensis* era citada apenas para a Guiana mas foi encontrado um novo registro para Brasil, no estado de Roraima, bem próximo a divisa dos dois países, tendo uma distribuição muito restrita. É encontrada na faixa de 150 a 400m de altitude, em Floresta Estacional, numa área da Amazônia onde se tem um inverno seco (Figura 6).

FENOLOGIA. Coletada com flor de setembro a abril e com fruto de março a abril.

MATERIAL SELECIONADO. BRASIL. Roraima: Dormida, arredores da Serra da Lua, 25/I/1969 (fl), G.T. Prance et al. 9493 (INPA, F, NY, K). GUIANA. Distrito de Rupununi,

Montanhas Kusad, 27/IX/1992 (fl), *M.J. Jansen-Jacobs et al.* 2650 (K, MO, P, U); Savana
Rupununi, Montanhas Shiriri, 02°54'N, 59°43'W, 02/II/1985 (fr), *M.J. Jansen-Jacobs et*
al. 532 (K, P, MO, NY).

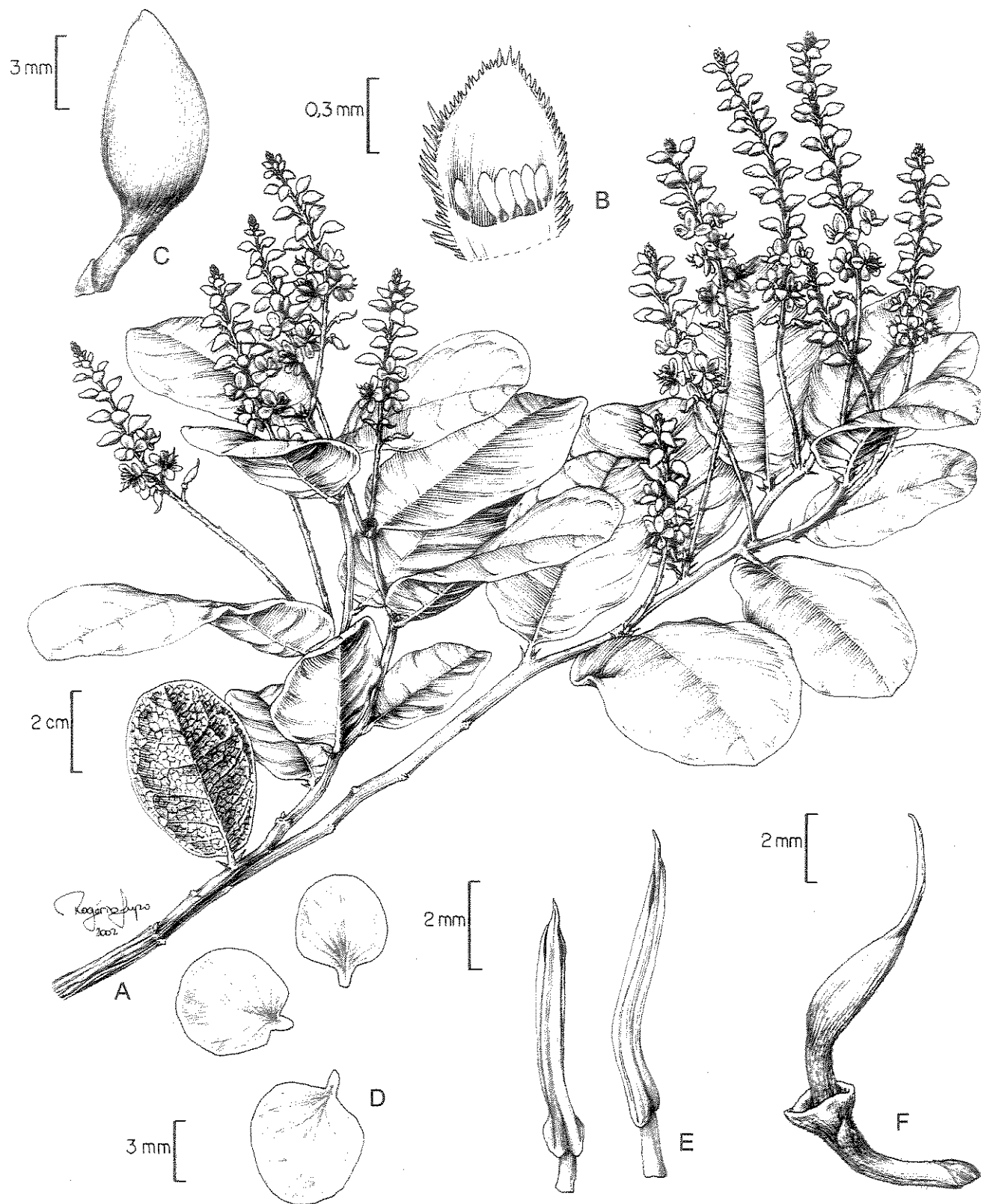


Figura 9: *Zollernia kanukuensis* R.S. Cowan: A. Hábito, B. Bractéola com coléteres, C. Botão Floral, D. Flor, E. Pétalas, F. Estames (todos de A.C. Smith 3144, MG), G. Gineceu (de G.T. Prance et al. 9493, INPA).

Segundo Cowan (1952), *Zollernia kanukuensis* distingue das demais espécies de *Zollernia* por apresentar anteras glabras, exceto de *Z. ulei* (= *Z. paraensis*) e *Z. securidacifolia* (= *Z. ilicifolia*), das quais difere pelas folhas grandes, ovais ou orbiculares. Estas características, no entanto, não se mostraram consistentes em amplitude maior de análise, pois *Z. ilicifolia* tem anteras pilosas e as folhas são extremamente variáveis intra-especificamente. *Zollernia kanukuensis* apresenta pétalas com lâmina mais larga que longa, sendo esta proporção um bom caráter diagnóstico.

Zollernia magnifica A.M. de Carvalho & Barneby, Brittonia 45(3): 210. 1993. Tipo: Brasil, Bahia, Itacaré, A. Amorim et al. 448 (CEPEC! holótipo; MBM! isótipo)

Árvore 25m; tronco 15m, achatado, escamoso. **Folha** com estípulas 15,6x7,6mm, assimetricamente elípticas, glabras; pecíolo 7,8mm, glabro; lâmina 10,8-13,9x4,7-5,1cm, elíptico-oblonga, coriácea, glabra, base cuneada a obtusa, ápice agudo a retuso, nervuras bastante proeminentes na face abaxial, as secundárias pouco ascendentes, encurvadas. **Racemo** solitário, 5,6-20cm, axilar, reto, ca. 10-25 flores, eixo 2-2,5mm, fulvo pubérulo-tomentoso; brácteas ca. 2,9x2,7mm, largo-ovais, pubérulo-tomentosas; bractéolas ca. 3,1x2mm, ovais, pubérulo-tomentosas, inseridas na base do botão; pedicelo ca. 2,3x2mm, fulvo pubérulo-tomentoso; botões 13x5mm, ovóide-assimétricos, ápice acuminado, pubérulo-tomentosos. **Cálice** com 2 lobos, reflexos, nitidamente coriáceo, face interna glabra na base e serícea no ápice; pétalas desiguais no tamanho, róseas, unha verde 0,1-0,3mm, lâmina 14,2x8,6mm (pétala maior) e 7,1x4,3mm (pétala menor); estames 10, filetes 2,8x0,8mm, glabros, anteras 9,2x1,7mm, subulado-lanceoladas, glabras a pilosas; estipe 2mm, castanho-velutino; ovário 8,1x2,8mm, castanho-velutino, ca. 9 óvulos; estilete 5,3mm compr., reto, glabro. **Legume** nucóide, cilíndrico, 8-15,5x4,5-5,5cm, 4-7 sementes. Fig. 10.

DISTRIBUIÇÃO E HABITAT. Ocorre no sul da Bahia e norte do Espírito Santo, na Floresta Pluvial Tropical Atlântica (Figura 6).

Zollernia magnifica tem uma distribuição geográfica muito semelhante a de *Z. modesta*, ambas são endêmicas de um trecho compreendido entre o sul da Bahia e o norte do Espírito Santo, sendo que *Zollernia modesta* é mais freqüente na Mata de Tabuleiros.

FENOLOGIA. Coletada com flores de novembro a janeiro e com frutos em março.

NOMES COMUNS. Murinha-de-estípula.

MATERIAL SELECIONADO. BRASIL. Bahia: Mun. Itacaré, Itacaré a Ilhéus ca. 6km a partir do município, assentamento Marambaia, 14/XII/1992 (fl), A.M.A. Amorim et al. 891 (NY, K); 02/XI/1999, V.F. Mansano et al. 78 (UEC); Mun. Prado, km 21 da estrada de Itamaraju a Prado, ca. 17°10'S, 39°24'W, 09/II/1993, J.A. Kallunki & J.R. Pirani 472 (NY); Espírito Santo: Mun. Pinheiros, Córrego Santa Rita, Fazenda Joventino Altoé, 8/I/1991, D.A. Folli 1256 (UEC, K, CVRD).

Z. magnifica é, indubitavelmente, a mais distinta morfologicamente dentre as espécies deste gênero. Apresenta folhas e estípulas de forma e tamanho semelhantes às de *Z. glabra*, porém de uma textura muito mais espessa. Os racemos sempre axilares contrastam com as panículas terminais de *Z. glabra*. O botão floral é oval, com base arredondada e o cálice nitidamente coriáceo, rompendo-se em dois lobos ao contrário dos botões florais elíptico-assimétricos ou oblongos, e do cálice membranáceo ou cartáceo, rompendo-se em apenas um lobo nas demais espécies de *Zollernia*.

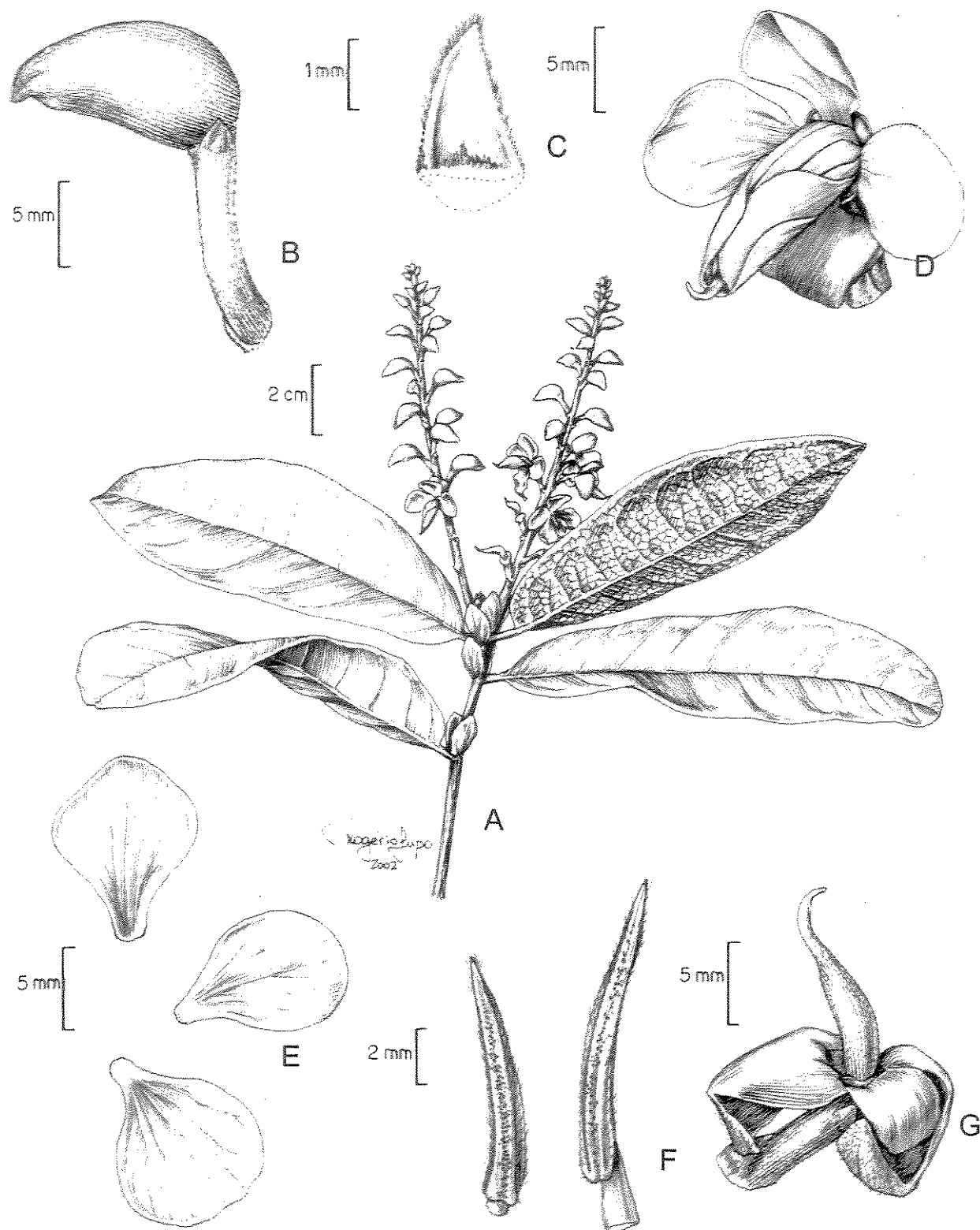


Figura 10: *Zollernia magnifica* A.M de Carvalho & Barneby: A. Hábito (de D.A. Folli 1256, UEC), B. Botão Floral, C. Bractéola com coléteres, D. Flor, E. Pétalas, F. Estames, G. Gineceu (de V.F. Mansano 77, UEC)

Zollernia modesta A.M. de Carvalho & Barneby, Brittonia 45(3): 211. 1993. Tipo: Brasil, Bahia, Porto Seguro, *A. Eupunino 210* (CEPEC! holótipo; K! isótipo).

Árvore 18-20m; tronco rugoso, ca. 15cm DAP. **Folha** com estípulas 1,5-2x0,6-0,8mm, subuladas, glabras, caducas; pecíolo 1,8-2,4mm, glabro; lâmina 2,8-4,4x0,9-1,5cm, obovado-elíptica, cartácea, glabra, base cuneada, ápice agudo a retuso, nervura central sulcada a plana na face adaxial e proeminente na face abaxial lustrosa, nervuras secundárias bastante ascendentes, retas, o segundo par alcançando acima da metade do comprimento da folha. **Racemos** em fascículos 2-5cm, terminais, ca. 6-17 flores por racemo, eixo 0,8mm, fulvo a rufo-tomentoso; brácteas 1,3-1,7x0,8mm, deltóides, tomentosas; bractéolas 1-1,3x0,4mm, subuladas, tomentosas, inseridas acima da metade do pedicelo; pedicelo 8-10mm, cilíndrico, fulvo a rufo-tomentoso; botões 11,5-13x4,9-6,5mm, elíptico-assimétricos, ápice acuminado, tomentosos. **Flor** com cálice 1-lobado, cartáceo, glabro internamente; pétalas rosa ou rosa-purpúrea, unha 1,5-2mm, lâmina 5,8-9,6x2,7-5,7mm, elíptico-oblonga; estames 10, filetes ca. 1,8x0,5mm, glabros, anteras ca. 7,6x0,6mm, subuladas, glabras; gineceu com estipe ca. 1,8mm, rufo-seríceo, ovário 5,4x1,5mm, estreito-elíptico, rufo-seríceo, 9-11 óvulos, estilete 3,2mm, encurvado, glabro. **Legume** nucóide, globoso, ca. 3x2,5cm, 1-3 sementes. Fig. 11.

DISTRIBUIÇÃO E HABITAT. Distribui-se da Bahia até a região norte do Espírito Santo, onde é facilmente encontrada na Floresta Pluvial Tropical Atlântica (Figura 2).

FENOLOGIA. Coletada com flores entre fevereiro e março e com frutos em agosto.

NOMES COMUNS. Mucitaíba-preta-de-folha-miúda, orelha-de-onça.

MATERIAL SELECIONADO. BRASIL. Bahia: Mun. Alcobaça, entrada da cidade, perto do asfalto, 08/VII/1993, *D.A. Folli 1947* (CVRD) ; Mun. Ilhéus, 3km norte da rodoviária, 14°46'S, 39°04'W, 16/III/1996 (fl), *W.W. Thomas et al. 11053* (MBM, CEPEC, F, NY, K, MO); Mun. Prado, Reserva Florestal da Brasil de Holanda Indústrias S.A., 17°11'S, 39°20'W, 22/X/1993 (fr), *W.W. Thomas et al. 10152* (MBM, CEPEC, NY, MO); Espírito Santo: Mun. Linhares, Reserva da CVRD, 22/VIII/1996, *V.F. Mansano et al. 15* (UEC).

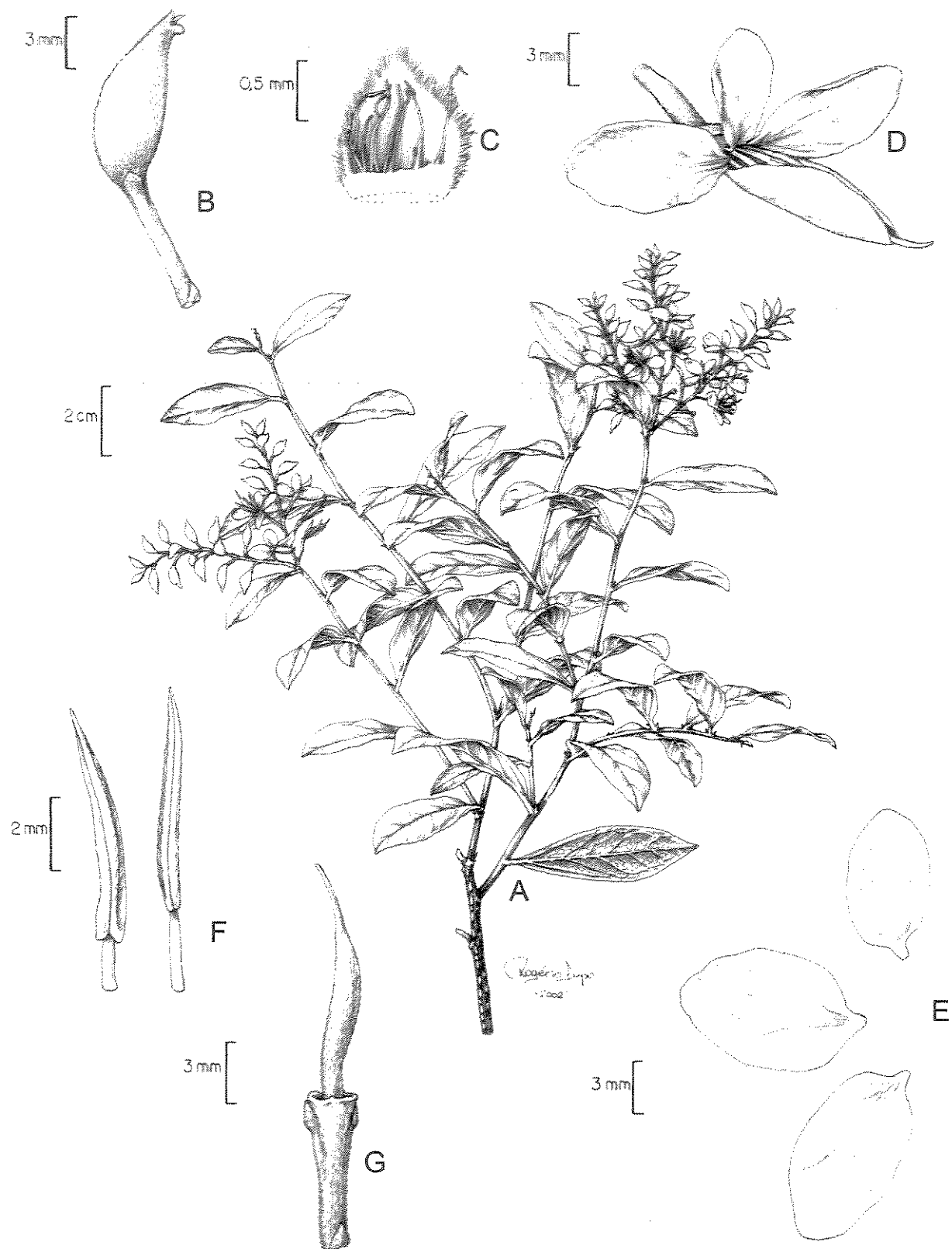


Figura 11: *Zollernia modesta* A.M. de Carvalho & Barneby: A. Hábito, B. Botão Floral, C. Bractéola com coléteres, D. Flor, E. Pétalas, F. Estames, G. Gineceu (todos de T.A. Santos 1513, CEPEC).

Esta espécie assemelha-se a *Z. glaziovii* Yakovlev pelo tamanho das folhas e da inflorescência, porém, difere desta pela venação ascendente e reta das folhas, formando um ângulo de divergência de ca. 30° com a nervura central e pelas folhas que são obovado-elípticas com ápice obtuso em contraste com as nervuras não muito ascendentes, formando um ângulo de divergência de 50 a 60° com a nervura central e as folhas oblongo-elípticas com ápice agudo de *Z. glaziovii*.

Zollernia paraensis Huber, Bol. Mus. Goeldi 6: 81. 1910. Tipo: Brasil, Pará, Via férrea entre Belém e Bragança, *R.S. Rodrigues s.n.* (MG 8804 ! holótipo; K!, G!, F!, BM! isótipos).

Zollernia ulei Harms, Notizbl. Bot. Gart. Berlin 6: 309. 1915. Tipo: Brasil, Ceará, Serra de Baturité, *Ule 9046* (B, holótipo; K!, isótipo).

Árvore ca. 30m. **Folha** com estípulas caducas, não vistas; pecíolo 6,5-8,5mm, glabro; lâmina 8-10,5x2,7-3,6cm, elíptica a ovada, cartácea, glabra, base cuneada, ápice mucronado, nervuras proeminentes na face abaxial. **Racemos** geralmente solitários 5,2-7,5cm (26cm, *P. Lisboa et al.* 349), axilares, retos, eixo dos racemos ca. 1mm diâm., esparsamente fulvo-tomentoso, pêlos castanhos, ca. 16-20 flores por racemo; brácteas ca. 0,7-1,1x0,4-0,6mm, deltóides, esparsamente fulvo-tomentosas; bractéolas 0,7x0,4mm, deltóides, esparsamente fulvo-tomentosas, inseridas acima da metade do pedicelo ou na base da flor; pedicelo 3,9-5mm, densamente fulvo-tomentoso; botões 8,7-9x2-3,4mm, oval-assimétricos, ápice acuminado, base aguda, densamente fulvo-tomentosos. **Flor** com cálice 1-lobado, cartáceo, face interna glabra na base e pilosa no ápice; pétalas róseas, 5, unha 0,8-1,2x0,4-0,7mm, lâmina 4,7-5,2x2,7-3,4mm, elíptica; estames 10, filetes ca. 1,9x0,2mm, glabros, anteras 5,3x0,4mm, subuladas, glabras; gineceu com estipe ca. 2mm, serícea, ovário 3,2-3,4x1,2-1,5mm, estreito-elíptico, seríceo, ca. 8 óvulos, estilete 2,8-4,4mm, encurvado, glabro. **Legume** nucóide, globoso, 3,4x2,1cm, 1-3 sementes. Fig. 12.

DISTRIBUIÇÃO E HABITAT. *Zollernia paraensis* é uma espécie de ampla distribuição sendo mais freqüente na região amazônica na mata de terra firme, ocorrendo também em mata densa nos estados do Ceará e Maranhão. É uma espécie típica da Floresta

Pluvial Tropical de Terra Firme, especialmente em regiões sempre úmidas ou com uma curta estação seca (Figura 6). A grande disjunção geográfica deve-se a uma coleta atribuída a Glaziou 15923 (apresentada no anexo 1), onde muito provavelmente ocorreu um erro na atribuição da localidade, fato já ocorrido em algumas coletas de Glaziou.

FENOLOGIA. Coletada com flor de abril a setembro e com fruto de novembro a fevereiro.

NOMES COMUNS. Pau-santo (Pará) e orelha-de-negro (Mato Grosso).

MATERIAL SELECIONADO. BRASIL. Acre: Seringal de Montevideu, VI/1972 (fl), *J.M. Pires & N.A. Rosa 13761* (IAN); Amapá: Rio Jari, 25/VII/1961 (fl), *W.A. Egler & H.S. Irwin 45997* (UB, K, G, RB); Ceará: Mun. Pacatuba, Serra da Aratanha, Sítio Pitaguari, 01/X/1979 (fl), *P. Martins & A.J. Castro 7000* (UB); Distrito Federal: Brasília, s.d.. (fl), *B. & C.K. Maguier 56061* (F 1713937); Maranhão: Mun. Buriticupu, Grupo Cacique pt. 01, 30/IV/1982 (fl), *M. Barbosa 1682* (MG); Fazenda Bacaba, Doutor Haroldo, 5km S de MA119, 3km NW do Lago Junco, 04°26'S, 44°58'W, 05/X/1980 (fl), *D.C. Daly 489* (MG, K); Mato Grosso: Mun. Aripuanã, ao redor do Centro Científico, 05/IX/1976 (fl), *J.B. de Batista 3317* (MG, UEC); Pará: Mun. Belém, Museu Goeldi, cultivado e introduzido de Peixe-boi, 22/VIII/1949 (fl), *A. Ducke 2254* (MG, UEC, RB); 17/II/2000 (est), *V.F. Mansano et al. 110* (UEC); Mun. Fordlandia, região do Rio Tapajós, IX/1931 (fl), *B.A. Krukoff 1022* (K, MO, P, U, UC, BM, G); Rondônia: Mun. Alvorada, linha do centro da cidade, 23/VI/1983 (fl), *M.G.*

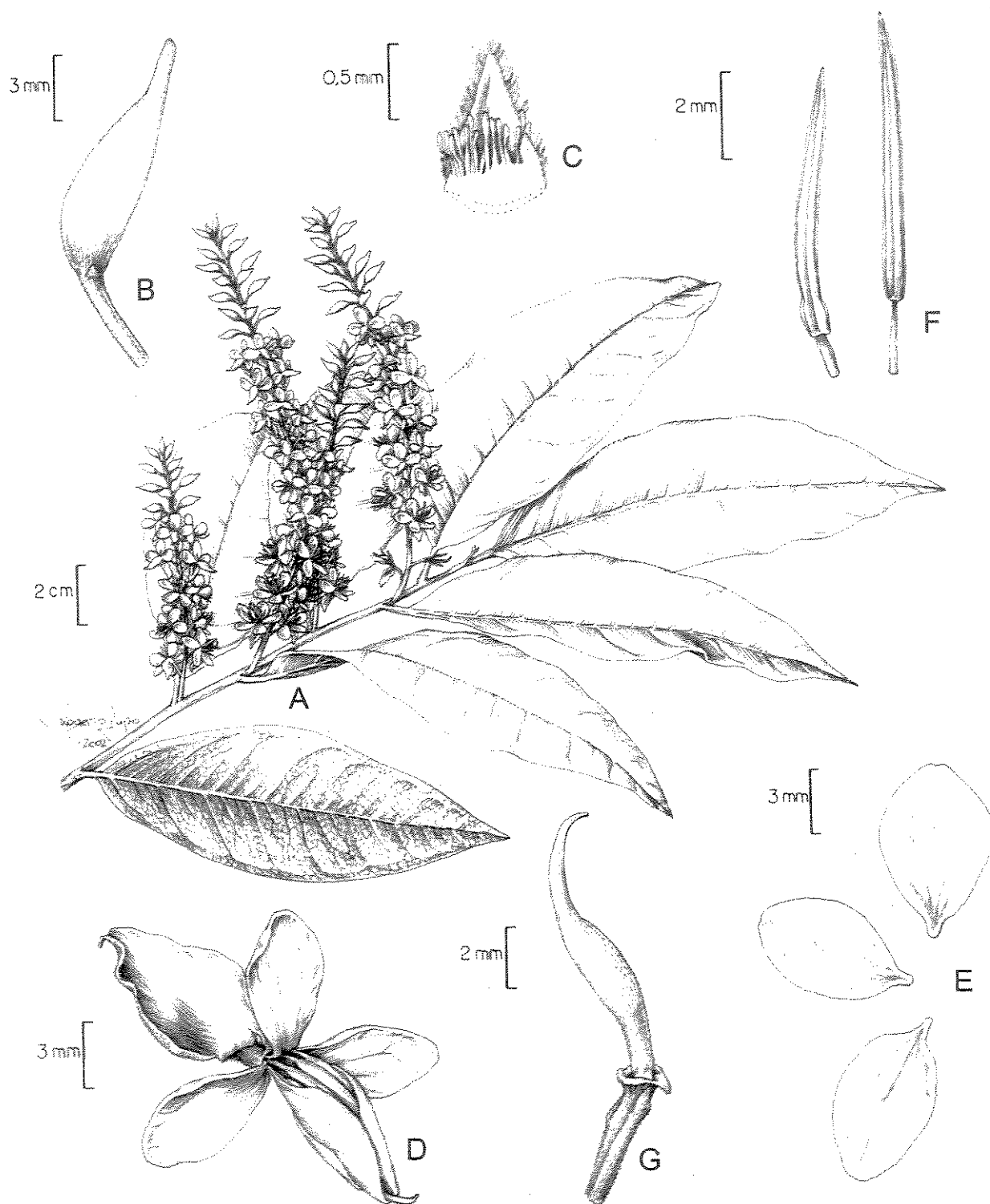


Figura 12: *Zollernia paraensis* Huber: A. Hábito, B. Botão Floral, C. Bractéola com coléteres, D. Flor, E. Pétalas, F. Estames, G. Gineceu (todos de P. Cavalcante 268, UB).

Foi observada uma característica diagnóstica muito importante para *Zollernia paraensis* que não foi apresentada em nenhum trabalho científico e que a distingue de todas as demais espécies do gênero, que é a diferença na coloração e no tipo do indumento entre o eixo da inflorescência e o pedicelo, sendo que o eixo da inflorescência apresenta indumento esparso-tomentoso e castanho enquanto que o pedicelo é denso fulvo-tomentoso. *Z. paraensis* também difere das demais espécies do gênero por ter estípulas caducas. Concordamos com a sinonimização de *Zollernia ulei*, descrita por Harms (1915), proposta por Yakovlev (1976). Quando Harms (1915) descreveu *Z. ulei*, ele mencionou que esta última se distingue das demais espécies de *Zollernia* pela inflorescência acinzentada ou amarelo-acinzentada e pelo cálice muito curto e pontudo. As estípulas não foram vistas por ele. Harms (1915) mencionou que a espécie não poderia ser sinônimo de *Z. paraensis* (apesar dele mencionar claramente não conhecê-la), por apresentar o cálice menos pontudo que o de *Z. ulei*.

Zollernia surinamensis Mansano, A.M.G. Azevedo & G.P. Lewis, **sp. nov.** Tipo: Suriname, distrito **Brokopondo**, Natuurpark Brownsberg, 13/X/1972 (fl), *L.B.B. 14654* (NY, holótipo; U 18203, isótipo).

Árvore 10-15m. Folhas com estípulas 1,8-3,8 x 0,7-1,2mm, linear a triangular, glabras, ciliadas a pilosas, pecíolo 6,2-11,2mm, glabro; lâmina 10,7-17,5 x 5,2-7,1cm, cartácea, elíptica, base inequilateral-cuneada, ápice agudo a acuminado, glabra, nervuras proeminentes na face abaxial, margem serreada. **Panícula**, ca. 14,3cm, terminais, eixo ca. 1,8mm de diâm., geralmente fulvo-tomentoso; brácteas 1,3-1,9 x 0,5-1mm, triangulares, ciliadas; bractéolas ca. 1 x 0,3-0,6mm, triangulares, ciliadas, inseridas na metade do pedicelo; pedicelo 6,2-10,2 x 0,9mm, fulvo tomentoso; botões 7,8-9,7 x 2,5-3mm, lanceolado-assimétricos, base aguda e ápice acuminado, tomentosos. **Flor** com cálice 1-lobado, face interna glabra na base e pilosa no ápice; pétalas 5, unha 1,6-2,2 x 0,8-1,3mm, lâmina 6,1-7,5 x 3,2-6,1mm, elípticas; estames 10, filetes 2,5-3,1 x 0,2-0,4mm, glabros, anteras 5,9-6,2 x 0,9mm, pilosas, linear-lanceoladas, pilosas; gineceu com estipe ca. 1,3-1,8mm, esparso-

serícea, ovário 4,2-4,9 x 1,5-1,8mm, esparso-seríceo, 8 óvulos, estilete 4,1-4,8mm, pouco encurvado ou reto, glabro. Fruto não visto. Fig. 13.

DISTRIBUIÇÃO E HABITAT. Ocorre na Floresta Estacional no Suriname e na Guiana Francesa, onde é registrada uma estação seca curta (Figura 6). A coleta de *J.M. Pires 12419*, depositada no Herbário NY, deve ter tido a etiqueta trocada, pois esta coleta segundo os registro do herbário IAN refere-se a um *Pilocarpus carajaensis*, Rutaceae e não a *Zollernia*. Além do mais, a considerável disjunção geográfica, entre o material do Suriname e do Pará no Brasil e a extrema semelhança entre o material depositado em NY e o tipo de *Z. surinamensis* nos faz suspeitar de que o referido material seja uma duplicata da coleta de LBB 14654.

FENOLOGIA. Coletada com flores em outubro.

MATERIAL EXAMINADO. GUIANA FRANCESA. Estrada de Cayenne, no km 7,7, ao lado direito e a 150 m ao sul da Pepinière, 15/XI/1956 (est), s.col. (U 18199). SURINAME. district **Brokopondo**, Natuurpark Brownsberg, 13/X/1972 (fl), *L.B.B. 14654* (U 18203; NY).

MATERIAL EXAMINADO COM PROBLEMAS DE ETIQUETAGEM. BRASIL. Pará: Mun. Marabá, Buritirama entre B2 e B3, mata de Igapó, 09/VII/1970 (fl), *J.M. Pires 12419* (NY).

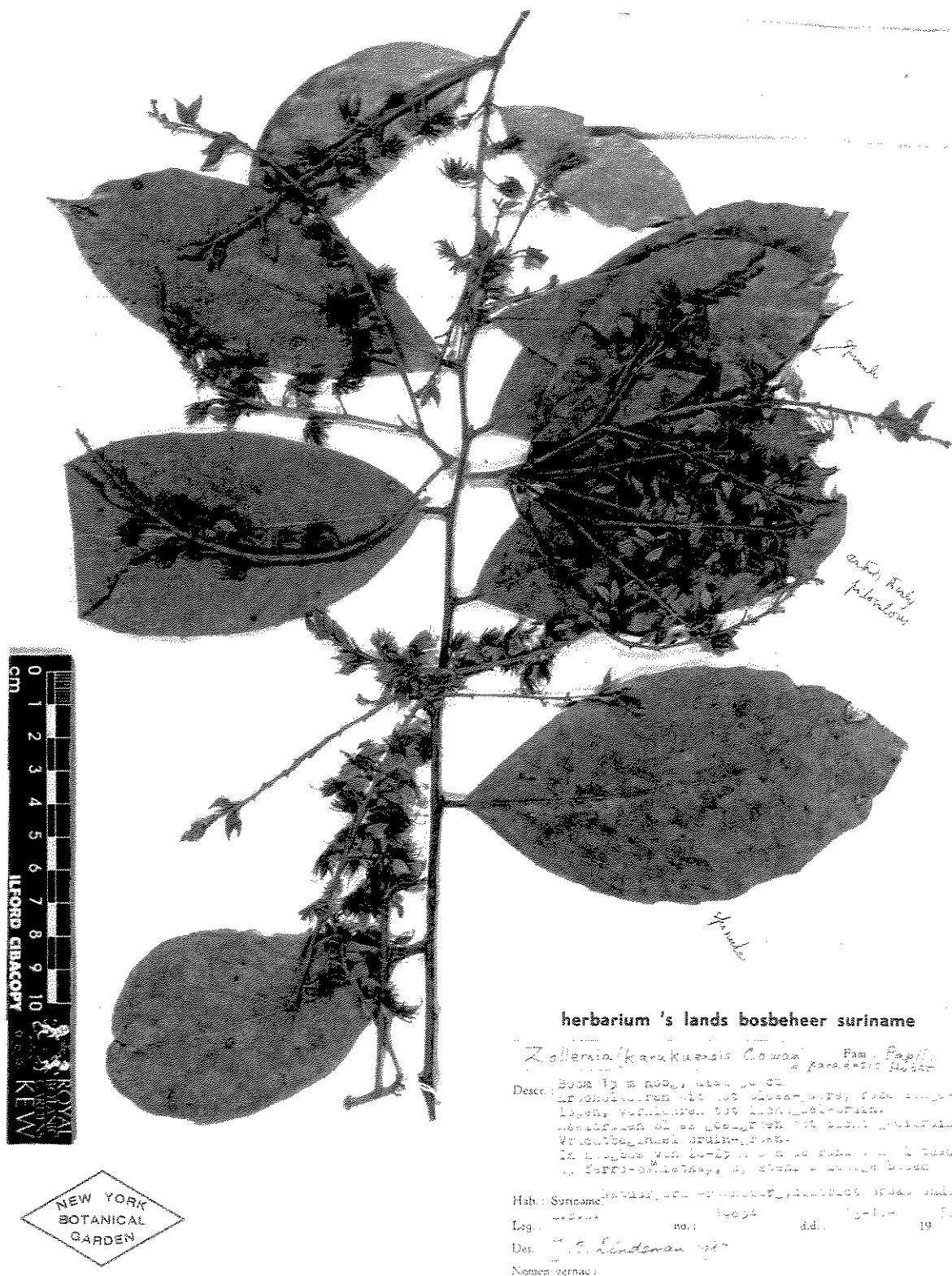


Figura 13: Fotografia do tipo de *Zollernia surinamensis*.

É muito semelhante vegetativamente com *Z. grandifolia* (a única espécie de *Zollernia* com gineceu glabro), mas difere por apresentar gineceu revestido de indumento. Difere de *Zollernia paraensis* principalmente por apresentar estípula persistente e de *Z. kanukuensis* por apresentar pétalas com lâmina mais longa do que larga.

2. Floração e frutificação

Há poucas coletas de material em fruto de *Zollernia* nos herbários, isto pode ser atribuído à coloração esverdeada dos frutos tornando-os pouco visíveis aos coletores.

De uma maneira geral as espécies não amazônicas de *Zollernia* parecem florescer na época chuvosa, pois nas áreas de domínio da Mata Atlântica e dos cerrados, onde ocorrem estas espécies de *Zollernia*, observamos um pico de floração entre os meses de dezembro a março (figura 14). Por outro lado não observamos floração entre os meses de agosto e setembro (figura 14), compreendendo um período onde há diminuição das chuvas nestas áreas segundo Nimer (1977).

As espécies amazônicas parecem apresentar floração mais bem distribuída ao longo do ano, não sendo observados meses em que não haja alguma destas espécies em flor. Visto que, segundo Nimer (1977), as chuvas estão bem distribuídas ao longo do ano na região amazônica, podemos supor que há espécies de *Zollernia* em floração durante todos os meses do ano nesta região, em consequência dos fatores climáticos favoráveis.

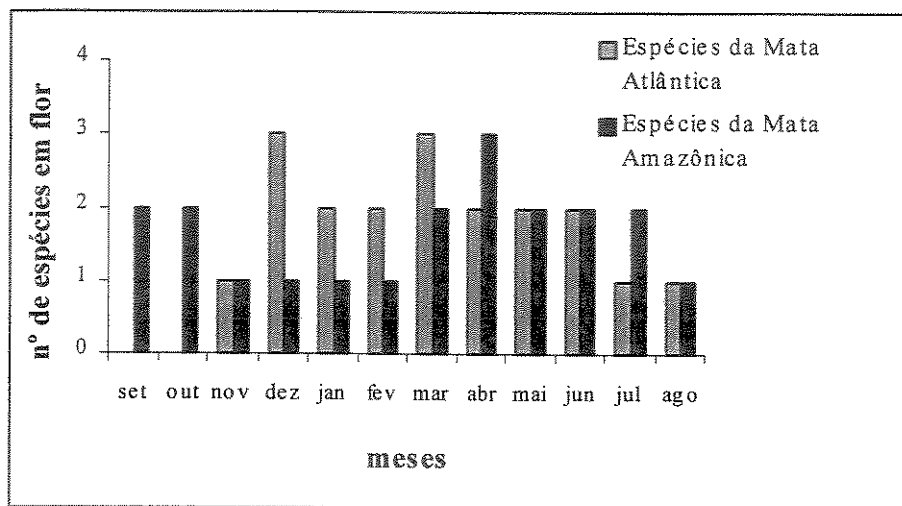


Figura 14. Floração das espécies de *Zollernia* ao longo do ano.

3. Distribuição geográfica

Embora a composição da tribo Swartzieae tenha sido objeto de muitos estudos e diversas alterações estejam sendo propostas, resultando em nova definição, nos tratamentos formais ela consiste no gênero tipo (com cerca de 150 espécies) e de outros 15 gêneros (com um total de aproximadamente 50 espécies), todos de regiões tropicais da África e do Novo Mundo (Cowan 1981, Polhill 1994). O centro de diversidade da tribo Swartzieae situa-se na Amazônia e sua distribuição estende-se para a América Central e sudeste do Brasil, com aproximadamente nove espécies ocorrendo na África e Madagascar (Polhill 1981). Sabidamente polifilética (Herendeen 1995; Doyle *et al.* 1997; Ireland *et al.* 2000; Pennington *et al.* 2000, 2001) a tribo pode ser desmembrada num grupo que contém o gênero tipo, juntamente com *Ateleia*, *Bocoa*, *Bobgunnia* e *Cyathostegia*. Outro grupo nitidamente claro dentro desta tribo é o ramo *Lecointea* como mostram os trabalhos de Herendeen (1995) e Mansano (Parte III). Como mencionado, neste ramo está incluído o gênero *Zollernia* juntamente com *Exostyles*, *Harleyodendron*, *Holocalyx*, *Lecointea* e *Uribea*. *Exostyles* está composto com espécies exclusivamente brasileiras, sendo uma delas do leste amazônico e duas outras características da Mata Atlântica, *Harleyodendron* é monotípico e característico da Mata Atlântica da Bahia, região nordeste do Brasil, *Holocalyx* possui duas espécies ocorrentes principalmente no Paraguai, Uruguai e Brasil,

Lecointea tem cinco espécies distribuídas desde o México até a Bolívia e uma disjunta e ocorrente no estado do Paraná, sul do Brasil e *Uribea* também é monotípico e ocorrente na Costa Rica.

O gênero *Zollernia* é exclusivamente sulamericano (Figura 15), sendo que nove das dez espécies do gênero ocorrem no Brasil. Podemos associar a distribuição de *Zollernia* a áreas de domínio de floresta úmida que, segundo os trabalhos de Prance (1989) e Mori et al. (1981), na América do Sul engloba Colômbia, Peru, Venezuela, Guianas até parte do Mato Grosso do Sul no Brasil e uma área disjunta que se estende do Rio Grande do Norte até norte do Rio Grande do Sul. A região compreendida entre estas duas áreas de floresta úmida é composta em grande extensão de cerrado e caatinga. Nesta região verifica-se a ocorrência de um menor número de espécies de *Zollernia* e é onde se encontram espécies da Mata Atlântica, como *Zollernia ilicifolia*, e da Mata Amazônica, como *Zollernia paraensis*. A ocorrência de espécies de floresta úmida nestas regiões já havia sido mencionada por Prance (1989). Acredita-se que tais espécies encontrem condições favoráveis para se distribuírem nestas áreas de cerrado e caatinga pelas florestas de galeria.

As espécies de *Zollernia* encontram-se listadas na tabela 1 de acordo com o habitat preferencial. *Zollernia grandifolia*, *Z. kanukuensis*, *Z. paraensis* e *Z. surinamensis* são características da região amazônica do Brasil, do Suriname, da Guiana e da Guiana Francesa. *Z. grandifolia* está distribuída entre o lado oeste de Roraima e região nordeste da Venezuela, uma região dominada pela Floresta Equatorial latifoliada com predominância de terra firme. O lado leste de Roraima e a porção sul da Guiana são caracterizados por áreas de Campos e Cerrados e é nesta área que *Z. kanukuensis* está distribuída. Mais ao sul encontra-se *Z. paraensis* sendo mais freqüente nas áreas de Floresta Equatorial latifoliada com predominância de terra firme. Esta espécie distribui-se por diferentes áreas ocorrendo também nos Cerrados de Rondônia, Mato Grosso e Distrito Federal.

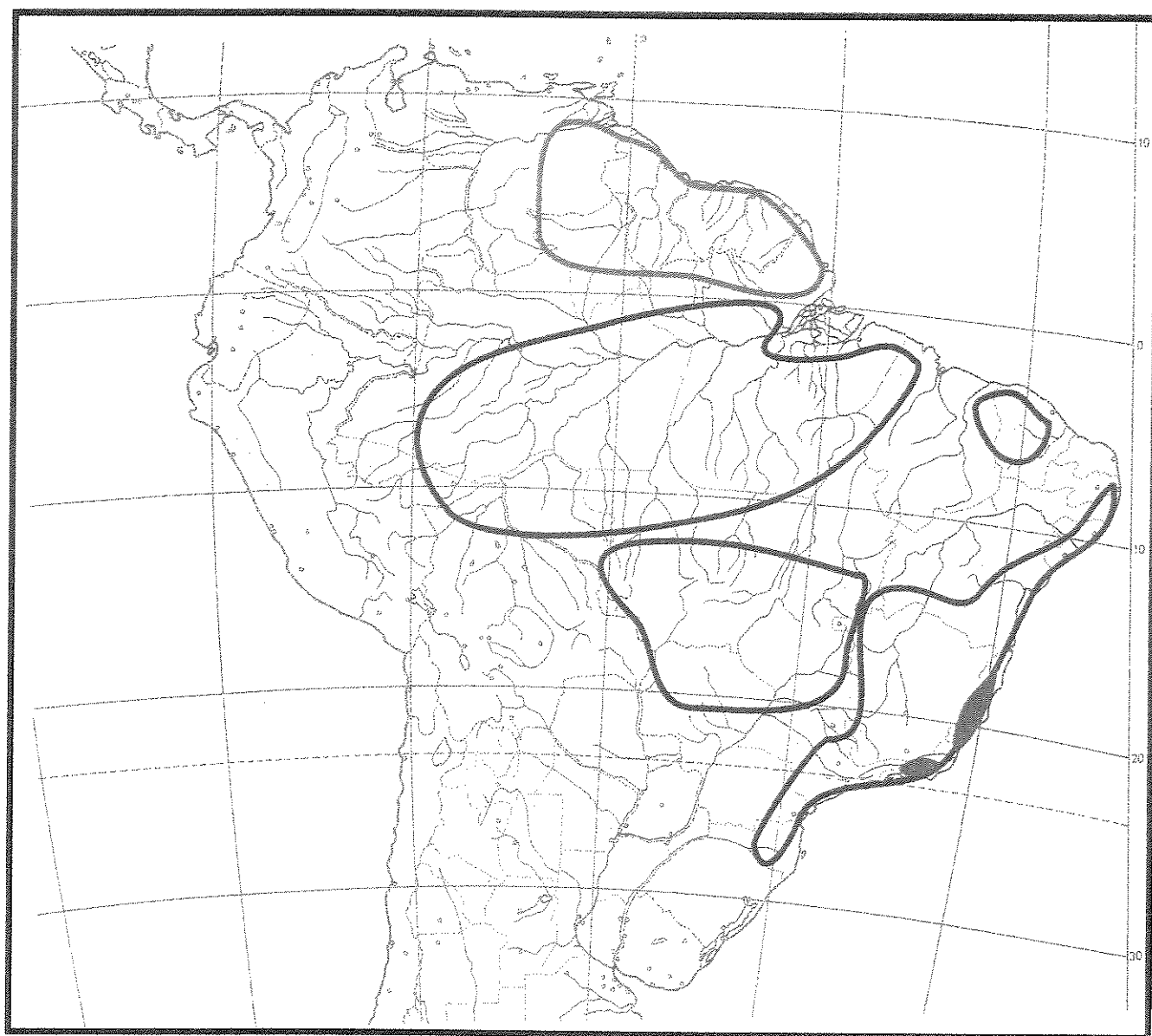


Figura 15. Distribuição do gênero *Zollernia*.

- Área de alto endemismo
- Áreas com espécies de ampla distribuição, com algumas espécies endêmicas nos centros de diversidade
- Centros de diversidade

Região de ocorrência predominante	Táxon	Habitat
Mata Amazônica	<i>Zollernia grandifolia</i>	Floresta Equatorial latifoliada
	<i>Zollernia kanukuensis</i>	Campos e Cerrados
	<i>Zollernia paraensis</i> *	Floresta Equatorial latifoliada e Cerrados
	<i>Zollernia surinamensis</i>	Floresta Equatorial latifoliada
Mata Atlântica	<i>Zollernia glabra</i>	Floresta Tropical de caráter higrófilo
	<i>Zollernia glaziovii</i>	Floresta Tropical de caráter higrófilo
	<i>Zollernia ilicifolia</i> *	Caatinga, Cerrado, Floresta Tropical e Floresta Tropical com caráter higrófilo
	<i>Zollernia magnifica</i>	Floresta Tropical e Floresta Tropical de caráter higrófilo
	<i>Zollernia modesta</i>	Floresta Tropical de caráter higrófilo
Mata do interior	<i>Zollernia cowanii</i>	Floresta Tropical

* espécies de floresta úmida com ocorrência em florestas do interior.

Tabela 1: Distribuição e habitat das espécies de *Zollernia*.

Das espécies amazônicas de *Zollernia*, três têm distribuição geográfica restrita, enquanto *Zollernia paraensis* apresenta ampla distribuição.

As outras seis espécies do gênero ocorrem principalmente na Mata Atlântica com uma distribuição que segue a costa brasileira, sendo que *Zollernia ilicifolia* é a única espécie não amazônica do gênero cuja distribuição se estende em direção ao oeste do Brasil, ocupando áreas de domínio de Caatinga, Cerrado, Floresta Tropical e Floresta Tropical com caráter higrófilo. Rizzini (1979) considerou *Z. ilicifolia* um elemento atlântico em florestas pluviais interiores. *Zollernia ilicifolia* ocorre aproximadamente de 8° até 28° S e de 35° a 70° W, sendo a espécie de distribuição latitudinal mais ampla dentre as espécies do gênero, sendo também a espécie com maior variação morfológica no gênero.

Zollernia magnifica e *Z. modesta* apresentam distribuição geográfica restrita e são simpátricas, ocorrendo numa área de domínio da Floresta tropical de caráter higrófilo situada entre o norte do Espírito Santo e o sul da Bahia. *Zollernia glabra* apresenta uma distribuição mais ampla que as duas anteriores ocorrendo desde o norte de São Paulo até o sul da Bahia, em áreas de restinga. A formação vegetacional dentro da área de abrangência de *Z. glabra* é classificada como Floresta Tropical de caráter higrófilo pelo IBGE (1960).

Zollernia glaziovii ocorre desde locais próximos do nível do mar e também em locais mais altos com cerca de 1000 m de altitude em áreas de domínio da Floresta Tropical de caráter higrofilo, porém próximas à faixa litorânea. *Zollernia cowanii* é encontrada na região do Vale do Rio Doce, em Minas Gerais, uma região mais distante da faixa litorânea sendo dominada pela Floresta Tropical.

Podemos notar que todas as espécies não amazônicas de *Zollernia* apresentam uma forte associação com a Mata Atlântica, sendo que *Z. cowanii* não ocorre muito próximo à faixa litorânea e *Z. ilicifolia* também ocorre em áreas distantes da faixa litorânea brasileira. Mansano (1997) e Mansano & Tozzi (1999b) já haviam verificado esta associação deste gênero com a Mata Atlântica. A região situada entre a parte central do Rio de Janeiro até sul da Bahia figura como importante centro de diversidade do gênero, sendo a porção compreendida entre o norte do Espírito Santo e o sul da Bahia o centro de diversidade específica de *Zollernia*. Há uma nítida diminuição da diversidade deste gênero na região compreendida entre os estados de São Paulo até Santa Catarina, limite sul de distribuição deste gênero. A região entre o sul da Bahia e o Rio de Janeiro (centros de diversidade de *Zollernia*) coincide com os locais de alto endemismo apresentados por Prance (1989), da mesma forma que as Guianas, região que também apresenta grande diversidade de espécies de *Zollernia*.

Com base em dados de paleoecologia podemos notar que a distribuição geográfica das espécies de *Zollernia* coincide com os refúgios pleistocênicos sugeridos por Prance (1982). Dentre estas áreas destacam-se as regiões Rio de Janeiro – Bahia e uma grande área ao redor do rio Amazonas. Whitmore (1998) encontrou evidências paleoecológicas e de riqueza específica fornecendo mais evidências para acreditarmos que estas áreas são refúgios.

As espécies de *Zollernia* apresentam uma distribuição semelhante à ocorrência das formações Pré-Cambrianas que ocupam uma considerável porção do norte e leste da América do Sul. Estas formações estão concentradas basicamente nas três seguintes áreas denominadas de escudos: Escudo da Guiana situado ao norte do Rio Amazonas; Escudo Guaporé imediatamente ao sul do Rio Amazonas e Escudo São Francisco que fica ao leste do Escudo Guaporé, mas separado por uma complexa área ao norte e oeste de Brasília. O Escudo São Francisco estende-se do Ceará até Santa Catarina (Derry 1908).

Zollernia grandifolia, *Z. kanukuensis* e *Z. surinamensis* estão localizadas na região que coincide com o Escudo da Guiana e, curiosamente, as outras espécies de *Zollernia* com diferentes distribuições destas três também apresentam uma associação com os escudos pré-cambrianos. *Zollernia paraensis* está distribuída numa área coincidente com o Escudo Guaporé localizado ao sul do rio Amazonas, área onde foi registrada a maior frequência desta espécie. As outras seis espécies de *Zollernia* encontram-se distribuídas ao longo do Escudo São Francisco, que se estende da costa do Ceará até Santa Catarina, o limite sul de distribuição das espécies de *Zollernia*. *Zollernia ilicifolia* é a única destas espécies que também ocorre em áreas que não são constituídas por este tipo de formação geológica, apesar de ser encontrada com maior frequência em áreas próximas ao litoral, região de domínio destas rochas pré-cambrianas.

Pelo que se pode notar a distribuição da maioria das espécies de *Zollernia* acompanha a faixa litorânea. Por outro lado, a distribuição de *Zollernia paraensis* parece estender-se no sentido Pará – Acre. No ramo *Lecointea*, pode-se notar um padrão de distribuição semelhante ao de *Zollernia* em *Exostyles*, onde há uma espécie amazônica ocorrente no estado do Pará e duas outras que se distribuem até o estado do Rio de Janeiro acompanhando a faixa litorânea. Uma espécie disjunta e ainda não descrita de *Exostyles* foi encontrada no interior do estado do Paraná Soares-Silva & Barroso (1992), fornecendo um interessante objeto para estudos biogeográficos.

Outro gênero deste ramo que também oferece interessantes padrões de distribuição geográfica é *Lecointea*, um gênero tipicamente amazônico, tendo sua distribuição estendida até a América Central, com uma espécie disjunta encontrada no estado do Paraná (Barneby 1992), limite sul de distribuição do gênero. No caso de *Lecointea*, encontramos espécies desde o México até a Bolívia, sugerindo uma provável rota migratória pelo oeste, ao contrário da verificada para *Zollernia*, que se distribui da região norte da América do Sul (Guianas e leste amazônico) para o sul, predominantemente via litoral com algumas espécies ocorrentes em áreas de interior dominadas por cerrado. Os resultados obtidos por Mansano (Parte III, Figura 3) mostram que os gêneros basais deste ramo, como *Holocalyx* e *Lecointea*, apresentam padrão de distribuição semelhante, distribuindo-se pelo lado oeste da América do Sul.

Além de *Lecointea*, dos gêneros próximos a *Zollernia*, somente *Uribea* é encontrado na América Central, mas não ocorre na América do Sul. A distribuição constatada para alguns gêneros desde a América Central até a América do Sul pode ser explicada pela formação Istmo do Panamá durante o Plioceno, por onde as espécies de animais e plantas passaram a ter uma ponte ligando América Central e do Sul. Burnham & Graham (1999) mencionaram que houve uma grande migração de floras tanto no sentido América do Sul – América Central quanto no sentido contrário. No entanto, estes autores mencionam que o fluxo de mamíferos no sentido América Central – América do Sul foi maior do que o fluxo no sentido oposto. Muito provavelmente isto tenha causado forte efeito sobre a vegetação, uma vez que os mamíferos podem atuar tanto como polinizadores tanto como dispersores e conseqüentemente afetando o fluxo de plantas, tornando-o muito mais forte no sentido América Central → América do Sul. Esta diferença no fluxo de migração pode ser mais um fator que se alia às evidências paleoecológicas para explicar a alta diversidade na região amazônica próxima dos Andes, a mais alta diversidade registrada de plantas e animais para florestas úmidas no mundo (Whitmore 1998). Com isto muitas espécies da América Central migraram para a América do Sul via Istmo do Panamá.

O gênero *Lecointea* está distribuído desde a América Central até o sudoeste da América do Sul. Este padrão de distribuição geográfica pode ser reflexo do principal fluxo de mamíferos em direção ao sul da América do Sul mencionado por Burnham & Graham (1999). Estudos biogeográficos com base em análises cladísticas incluindo *Zollernia* e demais gêneros do ramo *Lecointea* podem trazer respostas muito interessantes sobre os padrões de distribuição destes gêneros de Leguminosae.

CONCLUSÕES

Zollernia caracteriza-se por apresentar folhas simples, flores zigomorfas, sem hipanto, cálice com 5 pequenos lobos de tamanho desigual no ápice do botão, 1-2 lobado após a antese, pétalas geralmente 5, sendo que duas ficam eretas verticalmente envolvendo o androceu e o gineceu e três são de reflexas a patentes e dispostas perpendicularmente em relação ao androceu e gineceu, cerca de 10 estames, uniformes, livres e fruto geralmente globoso.

Foram confirmadas 10 espécies para o gênero *Zollernia*, sendo uma delas, *Z. surinamensis*, nova para a literatura.

Zollernia splendens foi considerada sinônimo de *Z. glabra* e *Z. latifolia* sinônimo de *Z. ilicifolia*.

Das 10 espécies compreendidas no gênero *Zollernia*, *Z. grandifolia*, *Z. kanukuensis* e *Z. surinamensis* são exclusivas da Floresta Amazônica. Uma quarta espécie, *Z. paraensis*, além de ocorrer na Floresta Amazônica também ocorre nos cerrados do Centro-oeste brasileiro e no Ceará.

As outras seis espécies, *Zollernia cowanii*, *Z. glabra*, *Z. glaziovii*, *Z. ilicifolia*, *Z. magnifica* e *Z. modesta*, ocorrem na Mata Atlântica, que definitivamente é a formação vegetacional onde se encontra o maior número de espécies deste gênero. Destas 6 espécies, somente *Z. ilicifolia* distribui-se também no Cerrado e na Caatinga.

Das 10 espécies que compõem o gênero *Zollernia*, 9 ocorrem no Brasil, das quais *Z. grandifolia* e *Z. kanukuensis* ocorrem também na Venezuela e na Guiana, respectivamente. *Zollernia surinamensis* é a única espécie que não foi registrada para o Brasil. O Espírito Santo e a Bahia foram os estados que apresentaram o maior número de espécies, totalizando 4, o Rio de Janeiro 3, São Paulo, Minas Gerais e Roraima 2 e Acre, Alagoas, Amapá, Ceará, Goiás, Maranhão, Mato Grosso, Pará, Paraná e Santa Catarina contam com apenas uma espécie.

Nota-se nitidamente que *Zollernia* apresenta uma diminuição da diversidade específica em latitudes inferiores a 23°S, sendo o limite sul e oeste de distribuição deste gênero no Brasil, nos estados de Santa Catarina e Acre, respectivamente, e norte na Venezuela.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BARNEBY, R.C. 1989. A review of *Lecointea* (Fabaceae: Swartzieae) in South America. *Brittonia* 41(4): 351-355.
- BARNEBY, R.C. 1992. Centennial beans: a miscellany of American Fabales. *Brittonia* 44(2): 224-239.
- BARROSO, G.M.; PIRES, M.P.; PEIXOTO, A.L. & ICHASO, C.L.F. 1999. Frutos e sementes: morfologia aplicada à sistemática de dicotiledôneas. UFV, Impr. Univ., Viçosa.
- BARROSO, G.M.; PEIXOTO, A.L.; COSTA, C.G.; ICHASO, C.L.F.; GUIMARÃES, E.F.; LIMA, H.C. 1984. Sistemática de Angiospermas do Brasil, vol. 2. UFV, Impr. Univ., Viçosa.
- BENTHAM, G. 1839. De leguminosarum generibus commentationes. *Ann. Wiener Mus. Naturgesch.* 2: 61-142.
- BENTHAM, G. 1865. Ordo LVII. Leguminosae. In G. BENTHAM & J.D. HOOKER (eds.). *Genera plantarum*, vol. 1, 47. Lovell Reeves, London.
- BENTHAM, G. 1870. Leguminosae: Swartzieae. In C.F.P. von MARTIUS; A EICHLER & I. URBAN (eds.) *Flora brasiliensis*, vol 15, 7-40. Frid. Fleischer, Lipsiae.
- BRUMMITT, R.K. & POWELL, C.E. 1992. Authors of plant names. Royal Botanic Gardens, Kew.
- BURKART, A. 1943. Las Leguminosas Argentinas Silvestres y Cultivadas. Acme Editora, Buenos Aires.
- BURNHAM, R.J. & GRAHAM, A. 1999. The history of Neotropical vegetation: new developments and status. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 86: 546-589.
- CARVALHO, A.M & BARNEBY, R.C. 1993. The genus *Zollernia* (Fabaceae: Swartzieae) in Brazil. *Brittonia* 45: 208-212.

- CHAPPILL, J.A. 1995. Cladistic analysis of the Leguminosae: the development of an explicit phylogenetic hypothesis. *In*: M.D. Crisp & J.J. Doyle (editors). *Advances in Legume Systematics*, part. 7. Phylogeny, 1-9. Royal Botanic Gardens, Kew.
- CORNER, E.J.H. 1976. *The seeds of Dicotyledons*, vol. 1. Cambridge University Press, Cambridge.
- COWAN, R.S. & cols. 1952. Plant explorations of G. Wilson-Browne, S. J., in British Guiana. I Kanuku Mountains. *Brittonia* 7: 389-414.
- COWAN, R.S. 1959. Leguminosae of the Western Hemisphere: Notes on choices of lectotypes. *Taxon* 8: 58-60.
- COWAN, R.S. 1967. *Flora Neotropica Monograph*. n° 1. *Swartzia* (Leguminosae- Caesalpinioideae, Swartzieae). Hafner, New York.
- COWAN, R.S. 1979. *Harleyodendron*, a new genus of Leguminosae (Swartzieae). *Brittonia* 31: 72-78.
- COWAN, R.S. 1981. Swartzieae. *In*: R.M POLHILL & P.H. RAVEN eds. *Advances in legume systematics*, Part 1, 209-212. Royal Botanical Garden, Kew.
- CRONQUIST, A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia University Press, New York.
- CRONQUIST, A. 1988. *The evolution and classification of flowering plants*. The New York Botanical Garden, New York.
- DE CANDOLLE, A.P. de. 1825. Leguminosae. *In*: A.P. de Candolle (ed.). *Prodomus*, vol.2, 422-424. Treuttel & Wurtz.
- DOYLE, J.J.; DOYLE, J.L.; BALLENGER, J.A.; DICKSON, E.D.; KAJITA, T. & OHASHI, H. 1997. A phylogeny of the chloroplast gene *rbcL* in the Leguminosae: Taxonomic correlations and insights into the evolution of nodulation. *Amer. J. Bot.* 84: 541-554.
- DOYLE, J.J.; DOYLE, J.L.; BALLENGER, J.A. & PALMER, J.D. 1996. The distribution and phylogenetic significance of a 50kb chloroplast DNA inversion in the flowering plant family Leguminosae. *Mol. Phylogenet. Evol.* 5: 429-438.
- DERRY, D.R. 1980. *World atlas of geology and mineral deposits*. Loxley Bros., Sheffield.
- FENAME. 1983. *Atlas Geográfico*. FENAME, Rio de Janeiro.

- FERGUSON, I.K. & SCHRIRE, B.D. 1994. A cladistic analysis of the pollen morphology of the tribe Swartzieae (Leguminosae). *Acta bot. Gallica* 141:207-215.
- FERGUSON, I.K. & SKVARLA, J.J. 1988. Pollen morphology of the tribe Swartzieae (subfamily Papilionoideae: Leguminosae): 1. Introduction and all genera excluding *Aldina* and *Swartzia*. *Amer. J. Bot.* 75: 1884-1897.
- FERGUSON, I.K. & SKVARLA, J.J. 1991. Pollen morphology of the tribe Swartzieae (subfamily Papilionoideae: Leguminosae): 2. The genera *Aldina* Endlicher and *Swartzia* Schreber and systematic conclusions. *Rev. Paleobot. Palynol.* 67: 153-178.
- GASSON, P. & WEBLEY, P. 1999. Wood anatomy of *Exostyles venusta* (Swartzieae, Papilionoideae, Leguminosae). *IAWA Journal* 20: 59-66.
- GLAZIOU, A.F.M. 1906. *Plantae Brasiliae centralis a Glaziou lectae*. Liste des plantes du Brésil central recueillies em 1861-1895. *Bull. Soc. Bot. France* 53 (Mém. 3): 154.
- HARMS, H.I. 1915. Leguminosae-Caesalpinioideae. *Notizbl. Bot. Gart. Berlin* 6: 309.
- HARRIS, J.G. & HARRIS, M.W. 1994. *Plant identification terminology: an illustrated glossary*. Spring Lake Publishing, Utah.
- HERENDEEN, P. 1995. Phylogenetic relationships of the tribe Swartzieae. In M.D. Crisp & J.J. Doyle (editors). *Advances in Legume Systematics*, part. 7. Phylogeny, 123-132. Royal Botanic Gardens, Kew.
- HEYWOOD, V.H. 1971. The Leguminosae - a systematic preview. In: J.B. HARBORNE; D. BOULTER & B.L. TURNER (eds.). *Chemotaxonomy of the Leguminosae*. Academic Press, London.
- HEYWOOD, V.H. 1979. *Flowering plants of the world*. Oxford University Press, Oxford.
- HOLMGREN, P.K.; HOLMGREN, N.H. & BARNETT, Z.C. (eds.). 1990. *Index Herbariorum*, part 1: the herbaria of the world. 8 ed. New York Botanical Garden, New York.
- HOLMGREN, P.K. & HOLMGREN, N.H. (eds.). 2002. *Index Herbariorum*, part I: the herbaria of the world. 8 ed. Retrieved March 22, 2002, from <http://www.nybg.org/bsci/ih/>
- HUBER, J. 1910. *Novitates Florae Amazonicae* (I). *Bol. Mus. Paraense Hist. Nat.* 6: 60-90.
- HUTCHINSON, J. 1964. *The genera of flowering plants*, vol. 1. Oxford University Press, Oxford.
- IBGE. 1960. *Atlas do Brasil: geral e regional*. IBGE, Rio de Janeiro.

- IRELAND, H., R. T. PENNINGTON, AND J. PRESTON. 2000. Molecular systematics of the Swartzieae. In P. S. Herendeen and A. Bruneau [eds.], *Advances in legume systematics, part 9*, 217-231. Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey.
- KIRKBRIDE, J.H. Jr. & WIERSEMA, J.H. 1997. *Bobgunnia*, a new African genus of the tribe Swartzieae (Fabaceae, Faboideae). *Brittonia* 49: 1-23.
- LAWRENCE, G.H.M. 1951. *Taxonomy of vascular plants*. McMillan Co, New York.
- LEWIS, G.P. 1987. *Legumes of Bahia*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- LEWIS, G.P. & OWEN, P.E. 1989. *Legumes of the Ilha de Maracá*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- LEWIS, G.P. & POLHILL, R.M. 1994. In: N. Bacigalupo & R. Fortunato (eds.), *Monographs in Systematic Botany from Missouri Botanical Garden*, vol. 68, 113-145. *Proceedings of the VI Congreso latinoamericano de Botánica*, Mar del Plata, Argentina.
- MANSANO, V.F. 1997. Estudos taxonômicos da tribo Swartzieae (DC.) Benth. (Leguminosae-Papilionoideae) no Sudeste do Brasil. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biologia, UNICAMP, Campinas.
- MANSANO, V.F. & TOZZI, A.M.G.A. 1999a. The taxonomy of some Swartzieae (Leguminosae, subfam. Papilionoideae) from southeastern Brazil. *Brittonia* 51(2): 149-158.
- MANSANO, V.F. & TOZZI, A.M.G.A. 1999b. Distribuição geográfica, ambiente preferencial e centros de diversidade dos membros da tribo Swartzieae na região sudeste do Brasil. *Revta brasil. Bot.* 22(2): 249-257.
- MELLO-FILHO, L.E. & ANDRADE, A.G. 1967. Espécies amazônicas do gênero *Zollernia* (Caesalp.). *Atas do Simpósio sobre a biota amazônica 4 (Botânica)*: 153-166.
- MORI, S.A.; BOOM, B.M. & PRANCE, G.T. 1981. Distribution patterns and conservation of Eastern Brazilian coastal forest tree species. *Brittonia* 33: 233-245.
- NIMER, E. 1977. Clima. In: IBGE. *Geografia do Brasil: Região Sudeste*, vol. 3, 51-89. Centro de Serviços Gráficos, Rio de Janeiro.
- PENNINGTON, R. T.; KLITGAARD, B.B.; IRELAND, H. & LAVIN, M.. 2000. New insights into floral evolution of basal papilionoids from molecular phylogenies. In: P. S. Herendeen and A. Bruneau [eds.], *Advances in legume systematics, part 9*, 233-248. Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey.

- PENNINGTON, R. T.; LAVIN, M.; IRELAND, H.; KLITGAARD, B.B.; PRESTON, J.; HU, J.M. 2001 (In press). Phylogenetic relationships of basal papilionoid legumes based upon sequences of the chloroplast *trnL* intron. *Syst. Bot.* 26: 537-556.
- PETTIGREW, C.J. & WATSON, L. 1977. On the classification of Caesalpinioideae. *Taxon* 26: 57-64.
- POLHILL, R.M. 1981. Papilionioideae. *In*: POLHILL, R.M. & RAVEN, P.H. (eds.). *Advances in Legume Systematics*, part. 1, 191-208. Royal Botanic Gardens, Kew.
- POLHILL, R.M. 1994. Classification of the Leguminosae. *In*: F.A. BISBY, J. BUCKINGHAM & HARBORNE, J.B. (eds.). *Phytochemical dictionary of the Leguminosae*, 35-57. Chapman and Hall, New York.
- POLHILL, R.M. & RAVEN, P.H. (eds.). 1981. *Advances in legume systematics*, part. 1. Royal Botanic Gardens, Kew.
- PRANCE, G.T. 1982. Forest refuges: evidences from woody angiosperms. *In*: G.T. Prance (ed.). *Biological diversification in the Tropics*. Columbia University Press, New York.
- PRANCE, G.T. 1989. American Tropical forests. *In*: H. Lieth & M.J.A. Werger (eds.). *Tropical rain forest ecosystems. Biogeographical and ecological studies. Ecosystems of the world*, vol. 14B, 99-132. Elsevier, Amsterdam.
- RADFORD, A.E.; DICKINSON, W.C.; MASSEY, J.R. & BELL, C.R. 1974. *Vascular plant systematics*. Harper & Row, New York.
- RAVEN, P.H. & POLHILL, R.M. 1981. Biogeography of the Leguminosae. *In*: R.M. POLHILL. & P.H. RAVEN (eds.). *Advances in legume systematics*, part. 1, 27-34. Royal Botanic Gardens, Kew.
- RIZZINI, C.T. 1979. *Tratado de fitogeografia do Brasil: aspectos sociológicos e florísticos*. Hucitec, São Paulo.
- SCHERY, R.W. 1952. Leguminosae. *In* STEYERMARK, J.A. (ed.). *Contributions to the Flora of Venezuela. Botanical Exploration in Venezuela II. Fieldiana, Bot.* 28(2): 256-270.
- SOARES-SILVA, L.H. & BARROSO, G.M. 1992. Fitossociologia do estrato arbóreo da floresta na porção norte do Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina-PR, Brasil. *Anais do 8º Congresso da Sociedade de Botânica de São Paulo, Santos*, pp. 101-102.
- SPRENGEL, K. 1821. *Neue Entdeckungen im ganzen Umfang der Pflanzenkunde*, vol. 2, 157. Friedrich Fleischer, Leipzig.

- TULASNE, L.R. 1844. Légumineuses arborescentes de l'Amérique du Sud. Arch. Mus. Hist. Nat. 4(2): 190.
- VEZEY, E.L.; FERGUSON, I.K. & SKVARLA, J.J. 1991. Computer-generated key to pollen of tribe Swartzieae (Leguminosae). Rev. Paleobot. Palynol. 68: 289-302.
- VIVIANI, T.; CONTE, L.; CRISTOFOLINI, G. & SPERANZA, M. 1991. Sero-systematic and taxonomic studies on the Phaseoleae (Fabaceae) and the related tribes. Bot. J. Linn. Soc. 105: 113-136.
- VOGEL, T.H. 1837. De Swartzieae observationes. Linnaea 11: 165-416.
- WIED-NEUWIED, M.P. & NEES, C.G.E. 1827. *Zollernia*, novum plantarum genus. Nov. Act. Phys. med. Acad. Leop.-Carol. nat. Cur. 13: 13-18.
- WHITMORE, T.C. 1998. Tropical rain forests through time. In: T.C. Whitmore. An introduction to Tropical Rain Forests, 89-108. Oxford University Press, Oxford.
- YAKOVLEV, G.P. 1976. Survey of genera *Zollernia* Wied-Neuw. & Nees and *Lecointea* Ducke. Bot. Zhurn. 61: 1304-1308.

Anexo 1: Lista das exsiccatas examinadas.

Zollernia glabra: *Alston & Lutz* 166 (BM); *Araújo, D.* 404 (RB); *Araújo, D.* 1203 (GUA); *Araújo, D.S.D.* 2163 (GUA); *Araújo, D.* 4543 (GUA); *Araújo, D.* 5048 (GUA); *Araújo, D.* 5718 (GUA); *Araújo, D. & Carauta, J.P.* 2266 (GUA); *Araújo, D. & Carauta, J.P.* 3048 (GUA); *Araújo, D. & Peixoto, A.L.* 220 (K); *Araújo, D. & Souza, S.R.* 8219 (GUA); *Bowie & Cunningham* s.n. (NY, BM, MO 1612870); *Brocca* s.n.. (RB 40596, UEC); *Cardoso*, 452 (R); *Constantino, B.* sn (RB 1251; *Costa, B.* s.n. (MBM 152682); *Debeaux, G.* s.n.. (P); *Descartes, R.* 6 (R); *Duarte, A.P.* 5514 (K); *Duarte, A.P.* 5863 (RB); *Duarte, A.P. & Pereira, E.* 4732 (RB); *Ducke, A.* 23333 (US 1517630, K); *Folli, D.A.* 1455 (CVRD, K); *Folli, D.A.* 3526 (CVRD, UEC); *Folli, D.A.* 3690 (CVRD, UEC); *Furlan*, 1215 (HRCB); *Galvão, R.* 140 (P); *Garcia, F.C.P. et al.* 115 (HRCB); *Glaziou, A.F.M.* 3944 (R, P); *Glaziou, A.* 12605 (K, F, G, LE, P, BR); *Gomes, J.M.L.* 1349 (VIES); *Herbarium Regium Monascence*, s.col. (M 32032; M 32031, M 32030); *Hoehne, W.* 5752 (NY); *Humboldt* s.n.. (K, P); *Jesus, J.A.* 1998 (RB); *Jesus, J.A.* 2099 (RB); *Jorge, A.* s.n. (R 174178); *Juillet* s.n.. (P); *Krieger, P.L.* 10489 (R); *Kuhlmann, J.G.* 506 (K); *Lima, H.C. de* 2862 (K); *Lima, H.C. de* 2871 (NY, K); *Lutz, B.* 556 (F 670740); *Machado, O.* s.n. (RB 71334); *Martius* s.n. (M 32023); *Martius* s.n.. (K); *Mattos Filho, A. & Rizzini, C.T.* 550 (RB); *Mikan* s.n.. (K); *Ormino, P.* s.n. (GUA 37311); *Pereira, O.J.* 1819 (VIES); *Pereira, E. et al.* 3679 (RB); *Pessoal do Horto Florestal* s.n.. (K); *Pirani, J.R. & Silva, R. M.* 2880 (MO, NY); *Romero, R. et al.* 167 (HRCB); *Saint-Hilaire, A.* 270 (P); *Saldanha, C.* s.n.. (P); *Saldanha et Franklin* s.n. (R 68433 holótipo *Z. mocytayba*); *Schott* 4300 (F, NY); *Schwacke, C.A.W.* 3070 (R); *Sellow* 652 (F 588372); *Sellow* s.n. (BM); *Sellow, s.n.* (LE isótipo de *Z. discolor*); *Sellow, s.n.* (LE neótipo de *Z. glabra*); *Sonkin, L.* 334 (NY); *Souza, V.* 224 (K, UEC); *Souza, V.* 395 (UEC); *Sucre, D. et al.* 5316 (MO); *Sucre, D. et al.* 5238 (K, F, NY, MO 2703097); *Trinta, Z.A. & Fromm, E.* 886 (R); *Wied-Neuwied* s.n. (INPA fotografia do holótipo, F 621394; pedaço do tipo; MO 1674772 fotografia do tipo; NY, fotografia do tipo de *Z. falcata* de B); *Wied-Neuwied* s.n., (INPA, fotografia do tipo, herbário B; K, fotografia do tipo do Herbário BR?, MO 1674773, fotografia do tipo de *Z. splendens*); *Zambom, O.* 140 (VIES); s.col.. (MO 2301763); s.col. (BM).

***Z. grandifolia*:** *Milliken, W. et al.* 471 (K); *Ratter, J.A. et al.* 5896 (E, K); *Ratter, J.A. & Milliken, W.* 5512 (K);

Z. ilicifolia: Abrantes, D.D. s.n.. (P); Almeida, J. & Sentis, T.S. 163 (CEPEC 4887, K); Andrade, P.M. & Lopes, M.A. 431 (CEPEC, MBM, K); Assumpção, C.T. & Mariano, L. s.n. (UEC 79526, E); Barbosa, E. & Abe, L.M. 136 (MBM); Barreto, M. 7284 (UB); Barros, F. 942 (SPF); Barros, F. 1539 (SPF); Britez, R.M. 1788 (MBM); Barros, W.D. de s.n. (NY); Britez, R.M. s.n. (MBM 219526); Carvalho, A.M. de et al. 6170 (CEPEC 6170); Claussen, P. 114 (P, holótipo de *Z. ilicifolia* var. *clausseniana* Tul., K, G, isótipos); Claussen, P. 347 (BR); Claussen s.n.. (P, holótipo de *Z. ilicifolia* var. *erostris* Tul.; BM, isótipo); Claussen, P. s.n. (G); Cordeiro, J. 1483 (MBM); Costa, A.L. s.n.. (ALCB 19181); Davis, P.H. et al. 60711 (E); Degrande, D.A. & Lopes, E.A. 159 (MBM, NY); Degrande, D.A. & Lopes, E.A. 174 (F, SP, G); Delessert ? 16123 (G); Duarte A.P., 3346 (K); Ducke, A. 2284 (SP 64122); Ducke, A. & Lima, A. 60 (SP); D'Urville s.n.. (P, holótipo de *Coquebertia ilicifolia*); Folli, D.A. 300 (UEC, CVRD); Forero, E. et al. 8508 (RB); Forero, E. et al. 8799 (RB); Gallindo, F. & Brito, Z. s.n. (IPA 43662, UEC 114548); Gardner 1408 (K holótipo; BM isótipo); Gehrt, A. 4559 (BM); Glaziou, A. 2986 (K, P, BR); Glaziou 7583 (R, G); Glaziou, A. 12604 (K, BR, P, G, LE); Glaziou, A. 13730 (K, P); Glaziou, A. 14616 (K); Glaziou 18204 (F, P, NY); Glaziou 18205 (BM, G, LE); Glaziou, A. 18905 (K); Guedes, C. et al. s.n. (CEPEC 32919, HRB, ALCB); Guillemín, M. s.n. (K, P); Guillemín, M. & Houliet 106 (P, holótipo de *Z. houlietiana*; K, G, F 937783 e 979842, isótipos); Hage, J.L. & Santos, E.B. 1442 (CEPEC 25030, K); Handro, O. s.n., (K); Hatschbach, G. 9267 (MBM); Hatschbach, G. 11738 (MBM, NY, U); Hatschbach, G. 16498 (MBM); Hatschbach, G. 16700 (MBM, NY, K, P, M); Hatschbach, G. 17172 (MBM, F, NY); Hatschbach, G. 19614 (MBM, MO, BR); Hatschbach, G. 19735 (MBM, NY); Hatschbach, G. 30555 (MBM, K); Hatschbach, G. 31767 (MBM); Hatschbach, G. 34893 (MBM, MO); Herb. Martii 12466 (BR 843744); Heringer, E.P. 3694 (UB); Heringer, E.P. 5732 (UB); Heringer, E.P. s.n. (NY); Humboldt s.n.. (P); Klein, R. 73 (MBM, NY); Klein, R. 85 (MBM, NY); Kuhlmann, J.G. 222 (K); Kuhlmann, J.G. 327 (CEPEC); Lima, A. 36 (IPA 14505, UEC 114547); Lima, A. 2612 (IPA, UEC); Lima, A. 3410 (IPA, UEC); Lima, A. 4371 (IPA); Lima, A. 6542 (F, IPA, UEC); Lima, A. 6741 (IPA, UEC); Lima, A. 2505 (IPA); Lima, A. 7801 (IPA, UEC); Lima, D.A. 52984 (SP 57963); Lobb 64 (K, holótipo de *Z. securidacifolia*); Lopes, E.A. et al. 8685 (RB); Lordelo, R.P. 56-53 (ALCB); Martinelli, G. et al. 10209 (RB); Mattos, J. 9269 (MBM); Mello, M.R.F. et al. 606 (SPF); Mori, S.A. et al. 11197 (CEPEC 15295, NY, K); Mossen, H. 2827 (LE); Mueller, F. 223 (K); Nadeaud s.n..

(P); Nicollini, E.M. s.n. (HRCB); Oliveira, I.A. et al. s.n. (BHCB 3200); Paulino Filho, H.F. & Silva, M.G. 92 (MG); Peron, M. et al. 885 (CEPEC 56528, K); Pinheiro, R.S. 1644 (CEPEC, NY); Pinheiro, R.S. 2022 (CEPEC, K); Pirani, J.R. et al. 2023 (SP); Reitz 3678, P.R. (MBM, NY); Reitz, P.R. & Klein 3805 (BR, NY, K, U, G); Ridley et al. s.n.. (BM); Rossi, L. et al. 715 (SP); Sakuragui, C. M. & Souza, V.C. de 9 (UEC); Santos, F.S. 573 (CEPEC 50809); Santos, T.S. 1904 (CEPEC 7131); Santos, T.S. 1264 (CEPEC 6276, K); s.c. (UEC 79525); Sellow s.n. (K, G); Sellow s.n. (K, F 940259, isótipos de *Z. vogelii*, NY, neg, 976); Sellow s.n. (E); Sellow s.n. (F 1540066; M 32026, M 32029); Silva, F.A. 23 (MBM); Silva, I.A. 228 (CVRD); Silva, L.A. M. & Hage, J.H. 317 (CEPEC 16000); Silva, S.J.G. da & Piacentin, E.P. 374 (SPF); Sonkin, L. 334 (CEPEC, MBM, K); Souza, H.M. de s.n. (UEC 68432); Souza, H.M. de s.n.. (UEC 70098, IAC 20748); Souza, W.S. & Britez, R.M. 1039 (MBM); Stelfeld, C. s.n. (MBM 219528); Xavier, R.D.C. et al. 21 (SPF); Zappi, D.C. & Kamiyame, L. 27 (UEC); s.c. (UEC 79524) s.c. (P).

***Z. kanukuensis*:** Smith A.C., 3144 (IAN, K, G, F, MO, P, LE isótipos); Smith A.C., 3203 (F, P, MO, NY, G, LE); Smith A.C., 3465 (K, F, MO, P, G, LE); Jansen-Jacobs, M.J. et al. 83 (K, MO, NY, P, U); Jansen-Jacobs, M. et al. 157 (F, MO, NY); Jansen-Jacobs, M.J. et al. 466 (K, MO, NY, P); Browie, F.G.W. 347 (K).

***Z. magnifica*:** Amorim, A. et al. 448 (CEPEC holótipo; MBM isótipo); Amorim, A.M. et al. 2653 (CEPEC); Carvalho, A.M. et al. 4116 (NY, K); Mansano, V.F. et al 12 (UEC); Mansano, V.F. et al. 69 (UEC); Mansano, V.F. et al. 77 (UEC); Silva, L.A. M & Lage, J.L. 317 (MO); Thomas, W.W. et al. 8052 (NY); Thomas, W.W. et al. 8056 (NY); Thomas, W.W. et al. 8058 (NY);

***Z. modesta*:** Eupunino, A. 210 (CEPEC holótipo; K isótipo); Folli, D.A. 215 (CVRD); Folli, D.A. 366 (UEC); Folli, D.A. 1998 (CVRD); Farias, G.L. 180 (K); Jardim, J.G. et al. 293 (MBM, NY, MO); Peixoto, A.L. et al. 3166 (MO); Santos, T.S. dos 1513 (K); Silva, I.A. 159 (CVRD).

***Z. paraensis*:** Bastos, M.N. s.n. (IAN); C.Ford Industrial 364 (RB); Cavalcante, P. 268 (MG, UB, UEC); Ducke, A. 1579 (MG); Ducke, A. et al. 2254 (IAN, MG); Eugênio, J. 1179 (RB 44704); Froes, R. 1769 (K, F, BM, P, G, LE); Glaziou 15923 (BR, G, LE); Goulding, M. 210

(IAN); *Kuhlmann, M. & Jimbo, S.* 260 (IAN, MG, NY, UB, M); *Lima, J. et al.* 783 (INPA, SP); *Lisboa, P. et al.* 349 (INPA); *Maciel, U.N. et al.* 402 (IAN, MG); *Maciel, U.N. et al.* 1419 (MG); *Maguire, B. et al.* 56061 (SP, K, F, U, MO); *Maguire, B. et al.* 56771 (P); *Oliveira, E.* 191 (IAN, UB); *Pires, J.M.* 56771, (UB); *Pires, J.M. & Belém, R.P.* 12296 (IAN); *Prance, G.T. & Silva, N.T.* 58935 (UB); *Ribeiro, B.G.S.* 1454 (IAN); *Ribeiro, B.G.S.* 1862 (IAN); *Rodrigues, R.S.* s.n. (MG 8804, holótipo de *Z. paraensis*; K, isótipo; G, isótipo; F, istótipo, BM, isótipo); *Rosa, N.A. et al.* 4640 (MG); *Silva, A.L. et al.* 1619 (MG); *Silva, M.G.* 6121 (INPA, MG); *Ulei, E.* 9046 (K, isótipo; F, isótipo; MO 1674771, fotografia do tipo; G, isótipo de *Z. ulei*).

**Parte II – FLORAL ONTOGENY OF LECOINTEA, ZOLLERNIA, EXOSTYLES, AND
HARLEYODENDRON (LEGUMINOSAE: PAPILIONOIDEAE: SWARTZIEAE S. L.)**

By Vidal de Freitas Mansano², Shirley C. Tucker^{3,4} and Ana Maria

Goulart de Azevedo Tozzi²

² Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia, Departamento de Botânica, Caixa Postal 6109, CEP 13083-970, Campinas, SP, Brazil; ³ and Department of Biology (Ecology, Evolution and Marine Biology), University of California, Santa Barbara, California 93106, USA

The authors thank Jo Anna Bass and David Pierce for technical assistance with the scanning electron microscope and photography; Samanta Mello for helping to mount the plates; and Gehrt Hatschbach, André Maurício de Carvalho, and Renato de Jesus for collecting permission and facilities; and the University of California, Santa Barbara for use of the scanning electron microscope (Geology Department) and laboratory facilities (Biology Department: Ecology, Evolution, and Marine Biology). The first author acknowledges financial support from Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo, FAPESP (processo 98/07780-0), the Timothy Plowman Award from the Field Museum of Natural History, and the Fundação Botânica Margaret Mee Fellowship Program from The Royal Botanic Gardens, Kew. The second author acknowledges financial support by National Science Foundation Grant DEB-9420158 (DEB-9596281) and Boyd Professor funds at Louisiana State University, Baton Rouge, Louisiana. We appreciate the helpful

comments by Gwilym Lewis and Helen Ireland on an early version of this manuscript. We also thank Peter Endress and Bente Klitgaard for helpful reviews.

⁴ Author for reprint requests (e-mail: tucker@lifesci.ucsb.edu).

Floral initiation and development were examined using scanning electron microscopy in Exostyles venusta, Harleyodendron unifoliolatum, Lecointea hatschbachii, and Zollernia ilicifolia. Common features include (1) unidirectional sepal initiation, (2) simultaneous petal initiation, (3) unidirectional initiation of each stamen whorl (except in the antesealous whorl in Lecointea and Exostyles), (4) overlap in time of initiation of the two stamen whorls, and (5) initiation of the carpel concurrently with petals. Significant developmental features include (1) the first sepal median abaxial in all except Lecointea where it is non-median abaxial; (2) intraspecific variation in petal aestivation in Exostyles, Harleyodendron and Lecointea; (3) initiation of antepetalous stamens before the antesealous ones in Zollernia, Exostyles and Lecointea; and (4) ovule initiation before the carpel margins are fused in Exostyles. The stamen sequence has not been found in any other legumes. The following late developmental events distinguish the four genera from each other: copious hairs hold the anthers together as a domelike structure at anthesis in Harleyodendron; zygomorphy in Zollernia results from differing petal reflexion; late hypanthium in Exostyles, Lecointea, and Holocalyx (no hypanthium in Harleyodendron or Zollernia); and reflexed sepal lobes in Exostyles, Harleyodendron, and Zollernia but not in Holocalyx and Lecointea. The genera studied here are ontogenetically more similar to taxa of Sophoreae than to other Swartzieae that have been investigated. None of the taxa studied here has a ring meristem, the structure that characterizes the remaining swartzioid taxa studied elsewhere.

Key words: Exostyles; flower; Harleyodendron, Lecointea, Leguminosae; ontogeny; Papilionoideae, Zollernia.

Recent works (Polhill, 1994; Herendeen, 1995; Doyle, 1995; Doyle et al., 1997, 2000; Ireland, Pennington, and Preston, 2000; Pennington et al. 2000, 2001) suggest that the tribe Swartzieae is polyphyletic and that some genera of this tribe are more closely related to Sophoreae pro parte than to other Swartzieae. These studies also support the basal position of tribes Swartzieae and Sophoreae pro parte in subfamily Papilionoideae. One group of Swartzieae s. l. (sensu lato) was designated as the Lecointea group by Polhill (1994), and it was resolved as a monophyletic clade by Herendeen (1995). Recently however, Ireland, Pennington, and Preston (2000) suggested that the Lecointea clade sensu Herendeen (1995) is paraphyletic. The Lecointea clade ("lecointeoid" sensu Ireland, Pennington, and Preston, 2000) retains Holocalyx, Lecointea, Zollernia with sophoroid Uribea, while a "vataireoid" clade combines Exostyles and Harleyodendron with sophoroid genera Sweetia, Luetzelburgia, and Vataireopsis.

The radially symmetrical flowers in some Dalbergieae, Sophoreae, and Swartzieae have been thought to be primitive among Papilionoideae, but Pennington et al. (2000) suggested that they should be considered independent reversals, and that at least nine such reversals from the papilionoid state have occurred.

Herendeen (1995), studying the phylogeny of the tribe Swartzieae (sensu Polhill, 1981) verified two distinct groups of Swartzieae: the Swartzia clade including Swartzia, Aldina, Bocoa, Candolleodendron, Baphiopsis, Mildbraediodendron, and Cordyla plus the Sophoroid genera Baphia, Baphiastrum, Leucomphalos, Airyantha, Bowringia, and Dalhousiea, and the Lecointea clade including Exostyles, Harleyodendron, Holocalyx, Lecointea, and Zollernia. Herendeen asserted that these latter five taxa are more closely

related to certain genera of Sophoreae s. l. such as Ateleia, Castanospermum, Luetzelburgia, and Myroxylon, than to the other genera of Swartzieae.

Floral ontogeny has been studied in other Swartzieae sensu Polhill (1994) (on Ateleia, Tucker [1990]; on Swartzia, Tucker [1987]; Tucker [unpublished data] on Swartzia, Cyathostegia, Baphiopsis, Mildbraediodendron) and Sophoreae sensu Polhill (1994) (Tucker, 1993, 1994, 2002). None of the Lecointea clade sensu Herendeen (1995) has been available for floral ontogenetic study until now. Ontogenetic features such as presence of a ring meristem have proved significant systematically, so it is important to study taxa of the Lecointea clade to provide additional significant evidence bearing on its evolutionary relationships to other groups of Swartzieae and Sophoreae.

The first and third authors have studied the taxonomy of Exostyles (unpublished data), and Zollernia (Mansano and Tozzi, 1999a, b) and are currently carrying out molecular studies on the group.

The taxa of the Lecointea clade sensu Herendeen (1995) have a nonpapilionoid flower with five petals and ten stamens, but the flowers show considerable variation in other respects: radial symmetry in most taxa but zygomorphy in Zollernia; a hypanthium present in Exostyles, Holocalyx, and Lecointea but missing in the other two; a persistent, entire calyx tube in Lecointea, compared to irregular splitting and reflexing of calyx lobes in the other taxa. To determine the basis for morphological variation, this study will compare flower development among taxa of the Lecointea clade sensu Herendeen (1995). Four genera will be studied: Exostyles, Harleyodendron, Lecointea, and Zollernia. The material of Holocalyx is not sufficient for a complete ontogenetic series; more work is planned on it when material can be obtained. Major aims will include determining whether

morphological and developmental evidence support monophyly of this group of taxa, or whether their separation into distinct clades is warranted.

MATERIALS AND METHODS

Inflorescences and flower buds of all sizes and ages available were collected and immediately fixed in FAA (formalin-acetic acid-ethanol) and stored in 70% ethanol plus a few drops of glycerine. The buds were dissected in 95% ethanol or in absolute ethanol under a Wild dissecting microscope. The resultant pieces were further dehydrated through an acetone-ethanol series, critical-point dried with CO₂ in a Tousimis "Samdri-780" drier (Tousimas Research Corporation, Rockville, Maryland, USA), and mounted on aluminum stubs with carbon conductive adhesive tabs (Ted Pella Co., Redding, California, USA). They were coated with gold-palladium in a PS-2 coating unit (International Scientific Instruments, Azusa, California, USA), and micrographs were taken at 25 kV with a JEOL JSM-6300V scanning electron microscope (JEOL Co., Tokyo, Japan) in the Department of Geology at the University of California, Santa Barbara, California, USA.

The four species studied include: Exostyles venusta Schott: Mansano 55, Brazil, Espírito Santo, Linhares, Reserva Florestal da Companhia Vale do Rio Doce; Harleyodendron unifoliolatum R.S Cowan: Mansano 63, Brazil, Bahia, Una, Reserva Biológica de Una; Lecointea hatschbachii Barneby: Mansano 167, Brazil, Paraná, Adrianópolis, km. 15 da Estrada Turnas do Paraná – Adrianópolis; and Zollernia ilicifolia (Brongn.) Vogel: Mansano 50, Brazil, São Paulo, Campinas, Campus da UNICAMP. One species of each was considered representative because floral development in a genus usually does not vary significantly among species (see Tucker [1994] which compares

development of several species of *Sophora*). Identifications were made by the first author. Vouchers have been deposited in herbaria at CEPEC, CVRD, MBM, and UEC (Holmgren, Holmgren, and Barnet, 1990). Liquid-preserved collections are held by the first author.

RESULTS

1. *Zollernia ilicifolia* (Brongn.) Vogel -- *Organography* -- *Zollernia* is a small genus of 11 species of trees and shrubs native to Brazil (Carvalho & Barneby, 1993), Venezuela and the Guianas. *Zollernia ilicifolia* Maximil. & Nees and *Z. magnifica* A. M. de Carvalho & R. C. Barneby were studied, but only *Z. ilicifolia* is described (Fig. 1A) since they are essentially alike in development. The paniculate racemes are positioned at the tips of the branches and have small, acutely tipped bracts (Fig. 2) subtending the flowers. Paired bracteoles persist at the base of each flower at the distal end of the short pedicel. Additional flower buds are initiated in the axils of the bracteoles below individual flowers, and order of opening of flowers is not strictly acropetal. Each flower (Fig. 1A) is 20-25 mm long, and its longitudinal axis is perpendicular to the pedicel. It has a short, zygomorphic calyx tube, which is tubular and encloses the bud as a sheath, with the tip is arched adaxially. At anthesis the calyx splits irregularly and the tips reflex and then abscise, leaving a circular scar. Of the five petals, the vexillum is broader and outside the others. The petals are imbricate in bud. At anthesis the median adaxial and two lateral petals reflex, while the two keel petals enclose the stamens and gynoecium (Fig. 1A). The flower has 9-13 free stamens, varying in number on an individual inflorescence. The anthers are uniform, linear, basifixed with longitudinal dehiscence and with very short filaments. The gynoecium has

an elongate stipe and an elongate cylindrical ovary. The style is short and subulate with a small, obliquely terminal stigma (Hutchinson, 1964).

Organogeny in Zollernia ilicifolia – In the raceme, the bracts are arranged in a helical order. Each bract subtends a floral bud (Figs. 2 and 3) that is wider than high. Two bracteoles are initiated in succession (Figs. 3-5). The floral apex at this stage is a convex dome (Fig. 5). The first sepal initiates abaxially and medianly, followed closely by two lateral sepals (Figs. 6 and 7). The fourth sepal initiates adaxially and nonmedianly (Fig. 7). The fifth sepal initiates soon thereafter (Figs. 8 and 9). The calyx cup starts to form at this stage (Figs. 8 and 9). Hair formation begins in the oldest sepal first and then follows on the other sepals (Fig. 10).

Before petal initiation the floral apex is convex and pentagonal (Figs. 8 and 11). The petal initiation is simultaneous (Fig. 12), and the carpel primordium is initiated at the same time (Figs. 12 and 13) as a central mound (in contrast to the low-convex apex in Fig. 11).

The two whorls of stamens overlap in time of initiation almost completely. In Fig. 13 two antepetalous and two antesepalous stamen primordia have initiated. In Figs. 15 and 16 one can see that, despite the antepetalous stamens beginning initiation first, they are the last whorl to be completed. The antesepalous stamen primordia are larger than the antepetalous ones. The abaxial stamens initiate first in each whorl (Figs. 13-15). After all stamens have initiated the antesepalous ones are larger and well defined while the antepetalous ones are smaller and still show a size difference between the abaxial and adaxial primordia.

Organ development in Zollernia ilicifolia— At mid-stage of development all of the organs have initiated and organs within each whorl are equal in size (Figs. 17 and 18). Bracteoles become trichome-covered but do not surround the flower bud (Fig. 10). The sepal lobes become subequal, acute-tipped, and valvate at midstage (Fig. 10), when they close over the summit of the flower. The lobes remain free in 1-2-mm buds, but later the tips are lightly coherent, perhaps by interlocking hairs. The calyx tube, the continuous region below the level of the sepal lobes, elongates by intercalary growth; it is 0.5 mm long in a 1-mm-long bud, 2.5 mm long in a 3-mm-long bud, and 5.5 mm long in a 6-mm-long bud. The calyx becomes zygomorphic in the 6-mm bud as the tip curves to one side (not shown).

Petals remain small and widely separated, while stamens and carpel enlarge (Figs. 20-23). The petal margins approach one another and start to overlap (stage not shown) when the petals are 1 mm long, in a bud about 4 mm long. Overlapping imbricate petals are seen in Fig. 29.

The carpel is at first a convex dome (Figs. 17 and 18). The carpel cleft begins adaxially (Figs. 19 and 20) and deepens gradually (Fig. 21). The carpel margins are appressed early (Figs. 21-23) and become fused. In many flowers one margin grows more than the other so that the cleft is not exactly in the median plane (not shown). In shape the carpel becomes tapered slightly at the base (Figs. 26 and 27). Trichomes start to form after carpel fusion (Figs. 22 and 23) and later become abundant (Figs. 26 and 27). At maturity the gynoecium (Fig. 31) is about 12-14 mm long, has an elongate stipe, a long cylindrical ovary, an elongate style that is upturned distally, and a punctiform stigma (Figs. 31 and 32).

Stamen primordia are uniform in size in each whorl (Figs. 19 and 20). Most flowers have five stamens in each whorl, but some flowers have as many as 13, with eight in the

outer stamen whorl (not shown). The antesealous stamen primordia heighten first, before the others (Figs. 21 and 24). Anther differentiation begins by a height of about 340 μm , when the bases become narrowed to form the filaments. The microsporangia begin to differentiate at the same time (Fig. 22). Median and lateral grooves become visible in the anthers at a height of about 800 μm (Fig. 26) at the same time that hair formation begins on the anthers.

The antepetalous stamen primordia start to enlarge (Fig. 22) at the same time that anther formation is beginning in the antesealous whorl. Anthers and filaments start to differentiate in the antepetalous stamen primordia, and they develop marginal trichomes (Figs. 25 and 28) by a height of about 460 μm . At anthesis, the stamens are uniform, with the anthers far exceeding the filaments in length (Figs. 30 and 31).

2. *Harleyodendron unifoliolatum* R. S. Cowan -- *Organography* -- *Harleyodendron* is a monotypic genus; *H. unifoliolatum* R. S. Cowan is a small tree of Bahia, Brazil (Cowan, 1979, 1981; Lewis, 1987). The racemose inflorescences contain about 20 flowers in a helical arrangement but clustered toward the inflorescence tip. Individual flower buds are globose, radially symmetrical, and about 20 mm high on a short pedicel before anthesis. Bracteoles are represented by two small wart-like protuberances near the base of the pedicel. The calyx tube is tubular in bud; at anthesis the lobes split into four or five segments and reflex (Fig. 1B). The five petals are broadly ovate and tapered basally, imbricate in bud and flared outward at anthesis (Fig. 1B). The perianth is about 22-30 mm wide at anthesis. The ten uniform stamens have elongate basifixed anthers held together in a domelike structure by interlocking hairs on the sides of the anthers (Fig. 1B). The stamen filaments are very short and are free. The gynoecium has a short broad stipe, a short

cylindrical ovary, an elongate style that often is slightly angled, and a punctiform stigma. There is no hypanthium.

Organogeny in Harleyodendron – The flower buds are initiated singly in axils of bracts produced in helical order in the raceme (not shown). The floral apex is broader transversally than sagittally (Fig. 33). Two bracteoles are initiated on the floral apex in succession (Figs. 34 and 35). The first sepal primordium is initiated abaxially and medianly (Fig. 35). These figures also show an adaxial ridge (Figs. 35 and 36) that is not a primordium but rather a compression mark. Two lateral sepal primordia and one adaxial sepal primordium are initiated next (Figs. 36 and 37). The fifth sepal initiates soon thereafter (not shown). A shallow ridge in Fig. 37 suggests the inception of a calyx tube, although later stages do not show it.

The floral apex is almost pentagonal after sepal initiation (Fig. 38). Petal initiation appears to be simultaneous (Figs. 38 and 39). During petal initiation, the floral apex is built up in height (Fig. 39). The carpel primordium is initiated centrally on the floral apex directly after the petals (Figs. 40 and 41). It starts to flatten adaxially (Fig. 48). The cleft develops when the carpel is 840 μm high (Figs. 49-51). The time of cleft formation varies somewhat in this species; in some flowers the cleft precedes separation of petal and antepetalous stamen (not shown), and in other flowers the cleft is beginning to form after petal and antepetalous stamen are separate and distinct primordia (Figs. 49 and 50).

Stamen initiation can be interpreted in two different ways. One is that petal and stamen primordia arise individually. The time of stamen initiation overlaps between the two whorls. The order is unidirectional in each whorl. The antesepalous stamen primordia initiate first starting on the abaxial side of the flower (Figs. 42-44). The first antepetalous

stamen primordia initiate on the abaxial side (Figs. 45 and 46). In Fig. 47, neither stamen whorl is complete adaxially as yet. In Figs. 48 and 49, all stamen primordia of both whorls have been initiated including those on the adaxial side.

Another way of describing development would be that there are five petal-stamen common primordia. The primordia in Figs. 39-41 are relatively broad and each may later subdivide into a petal and an antepetalous stamen (Figs. 42, 45, and 46). In support of this interpretation, the petal primordia in Fig. 49 appear as shoulders on the antepetalous stamen primordia and are not distinct. In some flowers all petals and stamens are raised on a common base (Figs. 47 and 49), but this common base is not visible in all flowers or in later stages. The petal primordia later become distinct mounds (Fig. 50).

Organ development in Harleyodendron – Bracts and bracteoles remain minute as the flower buds enlarge. The bracteoles are sessile in a 4-mm-high bud, and appear later as wart-like protuberances on the pedicel below the bud (Fig. 1B). The five sepal primordia converge over the rest of the flower, but thereafter most growth consists of the calyx cup growing by intercalary growth as an enlarging, closed cylinder. The sepal lobe tips are not visible in buds 4 mm high or larger. The flower buds reach a height of about 13 mm with a pedicel approximately equal in length, before the bud opens.

Petal primordia start to grow marginally at a height of about 220 μm (Fig. 52). They arch upward and inward over the other organs of the flower (Fig. 53). When the petals are about 1.3 mm high they become erect and gradually overtop the other organs. The petals are nearly in contact but do not overlap at this time. The petals begin to overlap at the

margins when they are about 1.3 mm high (Figs. 53-56), and the bud is about 4 mm high. The overlap increases to produce an imbricate corolla.

By midstage the antesealous stamens are larger than the antepetalous ones (Figs. 50 and 52). All the stamens in a whorl are the same size. The antesealous stamen primordia start to differentiate by distal enlargement (Fig. 52). The stages of microsporangial formation are not included, but the median adaxial grooves are visible in Fig. 54 (at arrow). The anthers elongate greatly and become falcate, but the filaments remain short with a flared base (Figs. 59 and 60). Trichomes become abundant on the sides of the anthers (Fig. 58), causing them to adhere as a dome-shaped cap at anthesis (Fig. 1B).

The carpel primordium heightens and develops a style and stigma (Figs. 55 and 57). The ovary becomes covered by dense trichomes while the style remains glabrous (Fig. 60). Neither hypanthium nor stipe forms. The ovary contains more than 20 ovules in two rows (Fig. 61). The stigma is punctiform and the suture remains open at the tip (Fig. 62). Some functionally male flowers were seen with a highly reduced gynoecium.

3. *Exostyles venusta* Schott ex Spreng. -- *Organography* -- *Exostyles* includes four species (one of which is undescribed) of small trees native to Brazil (Mansano, 1997). *Exostyles venusta* has short, lax, axillary racemes of rose, magenta, or purple flowers. Each flower is pedicellate and up to 3 cm long; two tiny bracteoles persist on the pedicel near the flower base. The calyx tube is elongate-turbinate (Fig. 1C); (Hutchinson, 1964) and encloses the bud as a sheath. At anthesis the calyx splits into two or three segments which reflex and curl revolutely (Fig. 1C).

The five petals remain erect and imbricate; each has a claw and an ovate limb (Fig. 87). Although Herendeen (1995) reports that the uppermost (vexillary) petal is innermost, we found petal aestivation to vary considerably. Of ten flowers examined, seven had the vexillary petal innermost, in two it was outermost, and in one the vexillary petal overlapped a lateral petal on one side, and was itself overlapped on the other side. Altogether, we found six different aestivation patterns among the ten flowers examined.

The ten equal stamens have elongate but not exerted filaments and linear basifixed anthers dehiscing longitudinally (Figs. 88 and 89). The ovary is stipitate with an elongate long-exserted style and a small punctiform stigma (Fig. 90). It is attached centrally in the elongate hypanthium (Fig. 89).

Organogeny in Exostyles – The racemes have helical order of bracts and flowers. The floral apex first initiates a pair of bracteoles laterally and approximately at the same time (Figs. 63 and 64). Sepal initiation is unidirectional, beginning with the first sepal primordium initiating medianly on the abaxial side (Fig. 65). The next two sepal primordia are initiated laterally, closely adjacent to the first sepal (Fig. 66), and the last two sepals are initiated adaxially, one slightly ahead of the other in time (Fig. 67). The post-sepal floral apex is pentagonal with five radiating ridges (Fig. 68) from sepals appressing it.

Petal initiation appears to be simultaneous (Figs. 68 and 69) at points alternating with the sepals. The floral apex increases in height at this time. The vexillary petal remains slowest to develop and is clearly smaller than the others in subsequent stages (Figs. 70 and 71).

Antepetalous stamen primordia are the next organs to be initiated, centripetal to each of the petal primordia (Fig. 70, at arrowheads). They start on the abaxial side and

initiate in unidirectional order (Fig. 70). The carpel primordium next is initiated centrally on the floral apex (Figs. 71 and 72) while the antepetalous stamen primordia become more evident. In side view (Fig. 72) the antepetalous stamen primordia are clearly visible, while there is only a suggestion of an antesealous primordium (at arrowhead, Fig. 72).

The antesealous stamen primordia overlap in time of initiation with the antepetalous stamen primordia. In Figs. 73 and 74, all of the antepetalous stamen primordia have initiated and are larger than any of the antesealous ones. The antesealous stamen primordia initiate in bidirectional order (Figs. 73, 74, and 76): the two laterals appear to initiate first, followed by the median abaxial one and the adaxial pair (Figs. 74 and 75).

The carpel is at first a convex dome (Figs. 71-74), and gradually becomes flattened on the adaxial side (Fig. 76). An adaxial cleft is first visible in Fig. 77, concurrently with initiation of the last antesealous stamen primordia.

Organ development in Exostyles – Bracts and bracteoles become narrowly linear and stiff, with spiny margins. The sepal lobes enlarge and converge over the rest of the flower by midstage. Thereafter, most of calyx enlargement takes place in the calyx tube, the cylindrical region of intercalary growth below the lobes that raises the lobes upward. The lobes grow but little, from a length of about 400 μm in a 1-mm-long bud to about 500 μm in a 5-mm-long bud (not illustrated).

Petal primordia remain short and undifferentiated when about 100 μm high (Figs. 79 and 81) while the stamens and carpel are enlarging and starting to differentiate. The petals start to grow marginally at a height of about 350 μm and elongate to a length of about 1-1.2 mm, still not touching one another, in a bud 5 mm high. They are still widely separated from each other at a height of 1-1.2 mm long. The margins start to approach one

another at a petal height of 2.2-3.0 mm (Figs. 82 and 86) in a bud 7 mm high. By a height of 2.7 mm (Figs. 87 and 88) the petals overlap one another at their margins, and taper basally as a short claw. The overlap increases as the petals enlarge.

Although the antepetalous stamens initiate before the antesepalous ones, all are approximately equal in size by midstage (Figs. 77-79). As they start to elongate, the antepetalous stamens are higher than the antesepalous ones (Fig. 81). Microsporangial development appears to occur concurrently in stamens of both whorls (Figs. 82, 84, and 85). The stamen primordia arch inward in both, and sporangium formation is not easily seen from the outside (Fig. 82). The stamens of the two whorls differ somewhat in shape at least at some stages; the antepetalous ones are truncate terminally while the antesepalous ones are acutely tipped (Fig. 86). Median dorsal and lateral grooves are present in stamens of both whorls at about the same time (Figs. 82, 84, and 85). In the mature flowers the anthers are very long and the filaments are relatively short (Fig. 86). The tips of the anther connectives become acutely tapered (Figs. 87 and 89). The anthers are glabrous and flare outward as the bud begins to open (Fig. 88).

As the carpel primordium enlarges, one margin may grow more than the other (Fig. 80) so that the cleft becomes slightly obliquely oriented. The carpel margins in some flower buds remain open while ovule initiation begins (Figs. 82 and 83). The carpel at this time is about 575 μm in height. By a height of about 800 μm , the carpellary margins become appressed and then fused (Fig. 85). The gynoecium enlarges as a straight, narrow cylinder (Figs. 89), with a stipe (Fig. 89) and a punctiform stigma (Fig. 90). The gynoecium is attached centrally at the base of a short hypanthium (Fig. 89).

4. *Lecointea hatschbachii* R. C. Barneby-- *Organography* -- *Lecointea* includes six species of trees native to South America (Barneby, 1992). We studied material of *Lecointea hatschbachii*. The inflorescences are small racemes of 9-15 flowers. A raceme may produce a flower-bearing branch near its base, or several racemes may be clustered at adjacent nodes. Each flower (Fig. 1D) is about 8 mm long, with the campanulate calyx tube to 4 mm long. In bud the calyx tube encloses the rest of the flower. In a mature flower there are 4 to 5 calyx lobes. The five petals (Fig. 1D) are erect, imbricate in bud, clawed, inconspicuous, and early deciduous. One, the vexillary or uppermost petal, is broader than the others and overlaps the lateral petals. The 9-10 stamens are uniform, free, long-exserted, with small, longitudinally dehiscing, basifixed anthers (Fig. 1D). The ovary is stipitate, with a straight or slightly curved stout style exerted in bud and a small obliquely terminal stigma (personal observ.).

Organogeny in Lecointea -- The floral apex is wide transversally and narrow sagittally before bracteole initiation (Fig. 91). Two bracteoles are initiated on the apex (Fig. 92). The first sepal primordium is initiated abaxially but not medianly (Figs. 93, 94). The second sepal primordium is initiated beside the first (Fig. 94). In some flowers there appear to be two sepal primordia rather than three on the abaxial side (Fig. 95). The other three sepal primordia are then initiated laterally and on the adaxial side (Figs. 95 and 96). The flower of *Lecointea* in Fig. 95 has six sepals; the abaxial sepal is replaced by two sepals that initiate successively. Six sepals (instead of five) were occasionally found in *Lecointea*. Of twelve flowers examined, eight had five sepals, three had four and just one had six sepals. So, we can consider the 6-sepaled condition rare in *Lecointea*. Altogether, we found three different numbers of sepals among the twelve flowers examined, in spite of five

sepals being the most common number. Sepal positions are atypical for a papilionoid in that the adaxial sepal in a 5-sepalate flower is not median (Fig. 96).

The floral apex is pentagonal after sepal initiation (Figs. 95-97). The five petals are initiated simultaneously (Figs. 97 and 98). The flower increases in diameter and in height as the carpel initiates (Figs. 99-101). The carpel primordium becomes a hemispherical dome (Fig. 102) and then starts to flatten on the adaxial side (Fig. 103-105). The cleft develops after all stamens have been initiated (Figs. 107 and 108).

The antepetalous stamen primordia are initiated before the antesepalous ones (Figs. 102 and 103). In Figs. 102 and 103, four antepetalous stamen primordia have initiated, but only one (Fig. 103) or two (Fig. 104) antesepalous ones. The fact that only one is visible in Fig. 101 suggests that they initiate unidirectionally, but they probably initiate in rapid succession since all are present in Fig. 102. Further support for unidirectionality is that the more abaxial stamen primordia are larger than the more adaxial ones in each whorl (Figs. 103 and 104). The antepetalous stamen on the adaxial side is not present yet. Antepetalous stamen primordia on the adaxial side may have the petal as a shoulder. Two stamens may initiate in one site (Fig. 107).

The antesepalous stamens overlap in time of initiation with the antepetalous stamens. The first antesepalous stamen primordia are lateral (one in Fig. 102, two in Figs. 103 and five in 104). Organ initiation is bidirectional with the median abaxial and two adaxial antesepalous stamens initiating last (Fig. 105). The stamen primordia differ in size immediately after all are initiated (Figs. 106 and 107). Total stamen number at anthesis varies (7-13) from flower to flower (not shown).

Organ development in Lecointea -- Sepal lobes elongate and converge over the rest of the flower by midstage. The calyx tube, the cylindrical region below the sepal lobes, starts to elongate by intercalary growth and encloses the bud as a sheath by the time it is 1.5 mm high. The lobes remain about 500 μ m high from this stage onward while the calyx tube enlarges greatly in the pre-anthetic bud (Fig. 117) to about 5.5 mm high. At anthesis the calyx cup is flaring with short broad lobes and is tomentose externally (Fig. 118).

The petals remain short and undifferentiated (Figs. 108-112) while the other organs heighten and begin differentiation. The petals start marginal growth at a height of about 275 μ m (Fig. 113 and 114). The petals increase further in height to about 1 mm high in a bud 3.7 mm high (Fig. 115), but still do not overlap. The petal margins meet and overlap at a height of 2 mm, when the bud is 5.5 mm high.

The antesealous stamen primordia start to elongate first (Figs. 111 and 112). Dorsal grooves become visible (Figs. 111 and 112). Anthers and filaments are distinguishable at a height of about 600 μ m (Fig. 113). Trichome formation begins near the anther tips at the same time in both antesealous and antepetalous anthers. Anthers are basifixed, although the microsporangia extend down below the point of the filament attachment (Fig. 115). In an open flower the filaments have elongated greatly (Fig. 1D).

The antepetalous stamens start to elongate later (Fig. 112) than the antesealous stamens but become equal in length and degree of differentiation by a high of about 500 μ m (Fig. 113). Hair formation begins concurrently in both stamen whorls and increases in both to the same degree (Figs. 114-116).

The carpel cleft closes at the same time that hair formation starts on the carpel primordium (Fig. 112). A gynoecium covered with trichomes is seen in Fig. 117. The gynoecium at maturity has a stipe, a trichome-covered ovary, an elongate style, and a

punctiform stigma (Figs. 119 and 120). The gynoecium is central in the short hypanthium in the mature flower (Fig. 119).

DISCUSSION

Characters in common- The taxa of the Lecointea group share many developmental features (Table 1), such as paired bracteole formation below each flower, unidirectional initiation of five sepals, the simultaneous initiation of petals, the overlap in the time of initiation of the stamen whorls, and unidirectional initiation of each stamen whorl (except in Lecointea and Exostyles). The carpel initiates concurrently with the petals in most of the taxa, or just after the petal/inner-stamen common primordia in Harleyodendron.

Differences among taxa- Lecointea differs from the others in sepal initiation (Table 1). The first sepal is abaxial and nonmedian (while median in the other taxa), followed by a second sepal beside the first. The third and fourth are lateral, and the fifth is median adaxial. This results in a flower with two equally large sepals abaxially, and a single one opposite and adaxial. In the other taxa of Lecointea clade sensu Herendeen (1995) the first sepal is abaxial, followed by two laterals and lastly two adaxial sepals (as in all papilionoids investigated so far). The flower then has a single median abaxial sepal and two on the adaxial side.

It is possible that Harleyodendron unifoliolatum and Lecointea hatschbachii have common primordia on which petals and antepetalous stamens are initiated. In the other lecointeoid taxa (as in most papilionoids studied) petal primordia are initiated separately from the antepetalous stamen primordia.

Also unusual is the pattern of stamen initiation. In Zollernia ilicifolia, Exostyles venusta and Lecointea hatschbachii, the antepetalous stamen primordia start to initiate

earlier than the antesealous ones. In Harleyodendron unifoliolatum members of the antesealous stamen whorl start to initiate before the antepetalous whorl.

Petal aestivation is unstable among several taxa of the Lecointea group (Table 1). Most papilionoid flowers have descending cochlear aestivation, in sharp contrast to most caesalpinjioids that have ascending cochlear aestivation. Systematists have occasionally noted exceptions to these generalizations: Cadia (Sophoreae; van der Maesen 1970) and Exostyles (Swartzieae s. l.; Pennington et al., 2000). Both genera have petal aestivation varying from flower to flower. In our studies, we have also found variable petal aestivation in Exostyles venusta, Harleyodendron unifoliolatum, and Lecointea hatschbachii.

The carpel margins in some flower buds remain open while ovule initiation begins. The latter sequence is uncommon in legumes (Tucker and Kantz 2001).

Unusual developmental features-- The flowers of the Lecointea clade sensu Herendeen (1995) are relatively unspecialized, with a calyx undivided in bud, the full complement of floral organs (about 21), and little or no fusion among parts (except by interlocking anther hairs as in Harleyodendron). We have examined scanning electron micrographs of Exostyles venusta, Harleyodendron unifoliolatum, Holocalyx glaziovii, Lecointea hatschbachii, and Zollernia ilicifolia. Most have radial symmetry except Zollernia, in which zygomorphy is achieved by changes late in development: two petals remain erect horizontally and cradle the stamens and gynoecium, while the other three petals are reflexed. The flowers are also laterally inclined. Zygomorphy among most Papilionoideae is expressed earlier than this during floral development, as soon as all organs have been initiated (in Sophoreae [Tucker, 1993, 1994]; Viciae [Tucker, 1989], and Psoraleae [Tucker and Stirton, 1991]).

Stamen initiation is unidirectional in each stamen whorl (except bidirectional in the antesepalous whorl in Exostyles and Lecointea) and starts on the abaxial side of the bud in all. The stamens of both whorls later become equalized in size and intercalated into a single whorl at anthesis. This is the first report of antepetalous stamens initiating before the antesepalous ones in legumes, so it may provide synapomorphies to substantiate the close affinity among the taxa of the Lecointea clade.

Late-stage developmental changes - In late floral development, several changes occur to distinguish the lecointeoid taxa (Table 1). Sepal lobes reflex in Exostyles, Harleyodendron, and Zollernia, but remain erect in the other taxa (Table 1). Shifts in relative growth of the receptacle produce a hypanthium in Exostyles venusta, Holocalyx glaziovii, and Lecointea hatschbachii, but this shift does not occur in the other taxa. The carpel base elongates as a stipe in all except Harleyodendron; the gynoecium is centrally attached on the receptacle in all (in contrast to adaxial attachment in many Caesalpinioideae). Trichomes form along the sides of the anthers in Harleyodendron, holding the anthers together as a domelike cylinder quite unlike most legume flowers. Trichomes also form laterally on anthers in Lecointea and Zollernia but do not hold them together at anthesis. In Lecointea they are concentrated at the anther tips. Stamen trichomes in most other papilionoid legumes are rare on anthers and tend to be located around the base of the filaments. Trichomes on the anther tips are also found on many species of Indigofera (Gwilym Lewis, pers. comm.) and on anthers of species of Bauhinia and Senna (Tucker, 1996).

Comparisons among the Lecointeoid group, Sophoreae, and Swartzieae-- As the relationships in Swartzieae and Sophoreae are currently in a state of flux, it is worthwhile to review developmental similarities and differences that might help to understand the alignment of the Lecointea clade sensu Herendeen (1995) with other subgroups of these two tribes. Floral ontogenies are available for several taxa of Sophoreae (Castanospermum and Myroxylon, Tucker [1993]; Sophora, Tucker [1994]), Cadia, Tucker (2002) and several taxa of Swartzieae (Ateleia herbert-smithii, Tucker [1990]; Baphiopsis, Bobgunnia, Cyathostegia, Mildbraediodendron, and Swartzia, Tucker [unpublished data]).

The presence of a ring meristem is an important character state among certain Swartzieae s. l. (in Ateleia, Swartzia, Cyathostegia, and Mildbraediodendron). This structure functions in stamen initiation, and is usually associated with proliferation in stamen number (although most Ateleia have only ten stamens). No sign of a ring meristem was found among the Lecointea group taxa.

Presence of common petal-stamen primordia in some of the Lecointea group is unique so far among legumes (although not uncommon in some other plant families). Initiation of stamens and petals in Pisum sativum (Tucker, 1989) included common primordia. There are strong supports in morphology and in DNA data to consider this shared feature as a convergence.

The Lecointea group of Herendeen (1995) shares with Sophoreae s. l. the 21 floral organs per flower, little or no cellular fusion among organs, uniform petal and stamen morphology within each whorl, and largely unidirectional order of initiation in floral whorls. Molecular data (Ireland, Pennington, and Preston, 2000) have shown that the earlier concept of the Lecointea clade (Herendeen, 1995) needs to be redefined. The phylogeny of basal Papilionoideae is still unclear in many clades, but with more and more genes being sequenced

relationships are becoming more stable. Floral ontogeny can provide valuable information to complement molecular data in cladistic analysis.

Cowan (1981) placed Exostyles, Harleyodendron, Lecointea, and Zollernia in Swartzieae, one of the most basal papilionoid tribes (Polhill, 1994; Doyle et al. 1997; Pennington et al., 2001), and placed Holocalyx in tribe Sophoreae, also near the base among papilionoids (Pennington et al., 2000). The Lecointea group of papilionoid genera as proposed by Herendeen (1995) was based on morphological evidence and was considered monophyletic at that time. It includes Exostyles, Harleyodendron, Holocalyx, Lecointea, and Zollernia and is sister to a clade including several genera of woody Sophoreae. More recent phylogenetic analyses based on molecular data (Ireland, Pennington, and Preston, 2000; Pennington et al., 2001) placed Harleyodendron and Exostyles (with several taxa of Sophoreae) in the Vataireoid clade, and Holocalyx, Lecointea, and Zollernia in a clade with Uribea of the Sophoreae). According to Pennington et al. the Lecointea clade sensu Herendeen (1995) is not a natural group, but we have used this name for convenience and because we have found that the four taxa share a significant assemblage of ontogenetic features.

Despite the work of Pennington et al. (2001), relationships among the taxa of basal Papilionoideae (such as Zollernia and Lecointea) with the other genera are still unclear. Harleyodendron, Exostyles, Sweetia, Luetzelburgia, Vatairea, and Vataireopsis are resolved together in the vataireoid clade with a high bootstrap value, but Zollernia and Lecointea are not included in this clade in spite of ontogenetic and other similarities. Our ontogenetic data give us good evidence for thinking that more molecular analyses may support the close phylogenetic relationships of Zollernia and Lecointea with the vataireoid clade of Pennington et al. (2001).

The four taxa studied here have many character states in common, including some unique ones such as antepetalous stamens initiating first in Exostyles and Lecointea, yet they are placed in two different clades in Pennington's analysis. This conflict suggests that more basal Papilionoideae genera have to be studied to help us to understand the origin and evolutionary relationships of the five genera of the Lecointea clade and the significance of the unusual ontogenetic character states that they share.

LITERATURE CITED

- BARNEBY, R. C. 1992. Centennial beans: a miscellany of American Fabales. Brittonia 44(2): 224-239.
- CARVALHO, A. M & BARNEBY, R. C. 1993. The genus Zollernia (Fabaceae: Swartzieae) in Brazil. Brittonia 45: 208-212.
- COWAN, R. S. 1979. Harleyodendron, a new genus of Leguminosae (Swartzieae). Brittonia 31: 72-78.
- COWAN, R. S. 1981. Swartzieae. In R.M. Polhill and P. H. Raven [eds.], Advances in legume systematics, Part 1, 209-212. Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey, UK.
- DOYLE, J. J. 1995. DNA data and legume phylogeny: a progress report. In M.D. Crisp and J. J. Doyle [eds.], Advances in legume systematics, Part 7, Phylogeny, 11-30. Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey, UK.
- DOYLE, J. J., J. A. CHAPPILL, C. D. BAILEY, AND T. KAJITA. 2000. Towards a comprehensive phylogeny of legumes: evidence from rbcL sequences and non-

- molecular data. In P. S. Herendeen, A. Bruneau [eds.], *Advances in legume systematics*, Part 9, 1-20. Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey, UK.
- DOYLE, J. J., J. L. DOYLE, J. A. BALLENGER, E. E. DICKSON, T. KAJITA, AND H. OHASHI. 1997. A phylogeny of the chloroplast gene *rbcL* in the Leguminosae: taxonomic correlations and insights into the evolution of nodulation. *American Journal of Botany* 84: 541-554.
- HERENDEEN, P. S. 1995. Phylogenetic relationships of the tribe Swartzieae. In M.D. Crisp and J. J. Doyle [eds.], *Advances in legume systematics*, Part 7, Phylogeny, 123-132. Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey, UK.
- HOLMGREN, P. K., N. H. HOLMGREN, AND L. C. BARNET (editors). 1990. *Index Herbariorum*, Part 1: the herbaria of the world. 8th ed. New York Botanical Garden, Bronx, New York, USA.
- HUTCHINSON, J. 1964. *The genera of flowering plants (Angiospermae)*, vol. 1, Dicotyledones. Oxford University Press, Oxford, UK.
- LEWIS, G. P. 1987. *Legumes of Bahia*. Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey, UK.
- IRELAND, H., R. T. PENNINGTON, AND J. PRESTON. 2000. Molecular systematics of the Swartzieae. In P. S. Herendeen and A. Bruneau [eds.], *Advances in legume systematics*, Part 9, 217-231. Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey, UK.
- MANSANO, V.F. 1997. Estudos taxonômicos da tribo Swartzieae (DC.) Benth. (Leguminosae-Papilionoideae) no Sudeste do Brasil. Master's Thesis, State University of Campinas, Brazil.

- MANSANO, V. F. AND A. M. G. A. TOZZI. 1999a. The taxonomy of some Swartzieae (Leguminosae, subfam. Papilionoideae) from southeastern Brazil. Brittonia 51: 149-158.
- MANSANO, V. F. AND A. M. G. A. TOZZI. 1999b. Distribuição geográfica, ambiente preferencial e centros de diversidade dos membros da tribo Swartzieae na região sudeste do Brasil. Revista Brasileira de Botânica 22:249-257.
- PENNINGTON, R. T., B. B. KLITGAARD, H. IRELAND, AND M. LAVIN. 2000. New insights into floral evolution of basal papilionoids from molecular phylogenies. In P. S. Herendeen and A. Bruneau [eds.], *Advances in legume systematics, Part 9*, 233-248. Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey, UK.
- PENNINGTON, R. T., M. LAVIN, H. IRELAND, B. KLITGAARD, J. PRESTON, J. HU. 2001. Phylogenetic relationships of basal papilionoid legumes based upon sequences of chloroplast trnL intron. *Systematic Botany* 26: 537-556.
- POLHILL, R. M. 1981. Papilionoideae. In R. M. Polhill and P. H. Raven [eds.], *Advances in legume systematics, Part 1*, 1-26. Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey, UK.
- POLHILL, R. M. 1994. Complete synopsis of legume genera. In F. A. Bisby, J. Buckingham, and J. B. Harborne [eds.], *Phytochemical dictionary of the Leguminosae* 1, xlix-liv. Chapman and Hall, New York, New York, USA.
- TUCKER, S. C. 1987. Stamen proliferation in Swartzia macrosema, a legume considered transitional between subfamilies Caesalpinioideae and Papilionoideae. American Journal of Botany 74: 627 (Abstract).

- TUCKER, S. C. 1989. Overlapping organ initiation and common primordia in flowers of Pisum sativum (Leguminosae: Papilionoideae). American Journal of Botany 76: 714-729.
- TUCKER, S. C. 1990. Loss of floral organs in Ateleia (Leguminosae: Papilionoideae: Sophoreae). American Journal of Botany 77: 750-761.
- TUCKER, S. C. 1993. Floral ontogeny in Sophoreae (Leguminosae: Papilionoideae). 1. Myroxylon (Myroxylon group) and Castanospermum (Angylocalyx group). American Journal of Botany 80: 65-75.
- TUCKER, S. C. 1994. Floral ontogeny in Sophoreae (Leguminosae: Papilionoideae). II. Sophora (Sophora group). American Journal of Botany 81: 368-380.
- TUCKER, S. C. 1996. Stamen structure and development in legumes, with emphasis on poricidal stamens of Caesalpinoid tribe Cassieae. In W. G. D'Arcy and R. C. Keating [eds.], The anther: form, function, and phylogeny, 236-254. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- TUCKER, S. C. 2002. Floral ontogeny in Sophoreae (Leguminosae: Papilionoideae). III. Cadia purpurea with radial symmetry and random petal aestivation. American Journal of Botany 89: 748-757.
- TUCKER, S. C., AND K. E. KANTZ. 2001. Open carpels with ovules in Fabaceae. International Journal of Plant Sciences 162: 1065-73.
- TUCKER, S. C., AND C. H. STIRTON. 1991. Development of the cymose inflorescence, cupulum, and flower of Psoralea pinnata (Leguminosae: Papilionoideae: Psoraleae). Botanical Journal of the Linnean Society of London 106: 208-227.

VAN DER MAESEN, L. J. G. 1970. Primitiae Africanae VIII. A revision of the genus Cadia Forsk. (Caes.) and some remarks regarding Dicraeopetalum Harms (Pap.) and Platycelyphium (Harms) (Pap.). Acta Botanica Neerlandica 19: 227-248.

TABLE 1

Table 1. Significant structures and developmental stages in the four taxa studied.

	<u>Zollernia</u>	<u>Harleyodendron</u>	<u>Exostyles</u>	<u>Lecointea</u>
Type of inflorescence	Panicate racemes	Short and lax racemes	Racemose	Racemose
Bracteoles	Present	Present	Present	Present
Sepal initiation	Unidirectional	Unidirectional	Unidirectional	Unidirectional
Corolla symmetry	Bilateral	Radial	Radial	Radial
Petal initiation	Simultaneous	Simultaneous	Simultaneous	Simultaneous
Number of sepals	5	5	5	Generally 5, sometimes 4 or 6
Calyx lobes at anthesis	Reflex	Reflex	Reflex	Erect
Number of petals	5	Generally 5	Generally 5	Generally 5
Number of stamens in each whorl	5 or 6, sometimes 7	5	5	5 to 7
Order of stamen initiation in each whorl	Unidirectional in both whorls	Unidirectional in both whorls	The antepetalous ones unidirectional and the antesepalous ones bidirectional	The antepetalous ones unidirectional and the antesepalous ones bidirectional
Order of stamen initiation among whorls	Antesepalous first	Antesepalous first	Antepetalous first	Antepetalous first
First sepal	Median	median	median	not median
Petal aestivation	Stable	Varying from flower to flower	Varying from flower to flower	Varying from flower to flower

Hypanthium	Lacking	Lacking	Present	Present
Stipe	Present	Absent	Present	Present
Carpel margin at ovule initiation	Closed	Closed	Opened	Closed
Hairs on the anther	Present	Present and holding anthers together	Absent	Present

FIGURE LEGENDS

Fig. 1. Photographs of flowers. A = Zollernia ilicifolia, B = Harleyodendron unifoliolatum, C = Exostyles venusta, D = Lecointea hatschbachii.

Figs. 2-16. Floral organogenesis in Zollernia ilicifolia (Scanning electron micrographs). Bracteoles and most or all sepals were removed in Figs. 11-16. The abaxial side is at the base in Figs. 3, 6, 8, 10-13, and 16; the adaxial side is at the base in Figs. 2, 4, and 7, and is labeled in others. Scale bar = 50 μm in Figs. 4 and 5; scale bar = 100 μm in Figs. 2, 3, and 6-15. 2. Floral apex and subtending bract. 3. Bare floral apex. 4-5. Floral apex with two bracteoles initiating. 6. Initiation of first sepal abaxially, with the next two sepal primordia at the sides (one labeled). 7. Four sepal primordia have been initiated in unidirectional order. The arrowhead indicates position where the fifth sepal will be initiated. 8-9. Polar and side views showing all five sepal primordia initiated and marginally confluent, initiating the calyx tube. 10. Polar view of flower at midstage with sepals enlarged and covering the rest of the flower. 11. Floral apex just before petal initiation. 12. Initiation of carpel at center and petals, nearly simultaneously (at arrowheads). 13. Initiation of antepetalous stamen primordia (at two arrowheads) internally from petal primordia. At the 5 o'clock and 7 o'clock positions are additional antepetalous stamen primordia. 14-15. Side views showing initiation of antesealous (A) as well as antepetalous (a) stamen primordia. 16. Polar view showing all petal and stamen primordia initiated, the vexillary antepetalous stamen primordium adaxial to the carpel primordium is the last to initiate.

Figure Abbreviations: A= antesepalous stamen, a= antepetalous stamen, Ab= abaxial side, Ad = adaxial side, B = bract, Bl = bracteole, C = carpel, Cc = calyx cup, F = floral apex, G = gynoecium, H = hypanthium, P = petal, R = ring meristem, S = sepal, S₁-S₅ = order of sepal initiation, Sy = style, St = stigma.

Figs. 17-32. Floral organogenesis and development in *Zollernia ilicifolia* (Scanning electron micrographs). All bracteoles and sepals have been removed. Some petals are removed in Figs. 26, 27, and 31. Abaxial side is at the base in Figs. 17, 19, 21, and 23; adaxial side is at the base in Figs. 20-23, 25, and 26. Scale bar = 100 μ m in Figs. 17-20, and 32, scale bar = 200 μ m in Figs. 21-24, scale bar = 400 μ m in Figs. 25-28, and scale bar = 2 mm in Figs. 29-31. 17-18. Polar and side views showing initiation of vexillary antepetalous stamen primordium (at arrowhead). 19-20. Oblique and adaxial views of flower with all organs initiated and carpel cleft beginning. 21. Antesepalous stamen primordia (A) are enlarging in height and arching inward. 22-24. Adaxial and polar views, with carpel margins sealed. In Fig. 22, the filaments of the antesepalous stamen primordia have begun to form. 25. Trichomes have formed laterally on stamen anthers of both whorls. 26. A dense coat of trichomes is forming on the carpel. Lateral grooves (at arrowheads) and median dorsal grooves (at arrows) are visible on the stamen anthers, and the petals are elongating. 27. Gynoecium, covered with trichomes, with stipe developing at base. Anthers have trichomes distally. 28. Petals are starting to elongate; the antesepalous stamens are slightly longer than the antepetalous ones; both have marginal trichomes. 29. Large bud with sepals removed, showing imbricate petals and trichomatous stamens. 30. Mature