
ANATOMÍA FOLIAR DE ALGUNAS ESPECIES ARBÓREAS DEL PARQUE CHAQUEÑO

PAOLA DAL Molin & A.M. Gonzalez

Instituto de Botánica del Nordeste, CC: 209, Corrientes, Argentina.

E-mail: ana@unne.edu.ar

RESUMEN: En el presente trabajo se presenta el estudio de la anatomía foliar de *Maclura tinctoria* (mora), *Astronium balansae* (urunday), *Gleditsia amorphoides* (espina corona) y *Patagonula americana* (guayaibi), especies arbóreas del Parque chaqueño. Las especies fueron coleccionadas en la Reserva Estricta de Colonia Benitez, Chaco, Argentina. En cada especie se analizaron la epidermis, el complemento tricomático, la presencia, tipo y densidad de estomas, el mesófilo, los tejidos vasculares y la presencia de estructuras cristalinas. El análisis de los resultados muestra que las especies presentan caracteres anatómicos distintivos. Este estudio representa una contribución original al conocimiento de la anatomía foliar de especies de la flora local.

SUMMARY: The objective of this work is to present the foliar anatomy of *Maclura tinctoria* (mora), *Astronium balansae* (urunday), *Gleditsia amorphoides* (espina corona) and *Patagonula americana* (guayaibi), trees of the "chaqueño" forest. The species were collected in Colonia Benitez Natural Reserve, Chaco, Argentina. In each species were analyzed the epidermis, stomata type and density, trichome complement, mesophyll, vascular bundles, and crystals. The analysis of the results shows that each species shows distinctive anatomical characters. This study represents an original contribution to the knowledge of the foliar anatomy of species of the local flora.

ANTECEDENTES

La Reserva Natural Estricta de Colonia Benítez dependiente de Parques Nacionales está situada en la Provincia del Chaco (Rep. Argentina). En dicha reserva se llevó a cabo un estudio sobre el ciclo de los nutrientes en suelos forestales, realizándose determinaciones de las propiedades físicas edáficas en relación con la distribución de las especies forestales. Prause & Gallardo Sancho (2000) establecieron dos grupos de suelos forestales, el primero presenta cobertura de *Gleditsia amorphoides* (espina corona) y *Maclura tinctoria* (mora) y el segundo de *Astronium balansae* (urunday) y *Patagonula americana* (guayaibí).

Desde el punto de vista anatómico, como integrantes arbóreos del Parque chaqueño, estas especies han recibido especial atención en el análisis de la anatomía de leño y corteza, Giménez & Moglia (2003) analizaron la corteza de varias Anacardiáceas, incluyendo *Astronium balansae*, también estudiaron la anatomía del leño de numerosas especies, entre las que se incluyen las que son objeto de este trabajo. Sin embargo, estas especies han recibido muy poca atención en lo que a su anatomía foliar respecta. En Metcalfe, C. & L. Chalk. (1957) se encuentran descripciones de las familias Moraceae, Boraginaceae y Leguminosae-Caesalpinoideae, en la descripción de la familia Anacardiaceae, no figura *Patagonula*. Algunos trabajos que analizan la presencia de cristales mencionan *Gleditsia* (Zindler-Frank, 1987). La descripción de *Maclura tinctoria* fue realizada por Vazquez Ávila (1985) quién utilizó caracteres de la anatomía foliar para diferenciar supespecies.

El presente trabajo tiene por objetivo contribuir y ampliar los datos sobre la anatomía foliar a fin de aportar al mejor conocimiento de estas especies.

MATERIAL Y MÉTODOS

- *Maclura tinctoria* (L.) Steud. ssp. *mora* (Griseb.) Vázquez Ávila, “mora”. Chaco, Dep. 1° de Mayo, Reserva INTA Colonia Benítez, 04-XI-2000, *Gonzalez A.M. 61, 62, 63 y 64* (CTES).
- *Astronium balansae* Engl. “urunday”. Chaco, Dep. 1° de Mayo, Reserva INTA Colonia Benítez, 04-XI-2000, *Gonzalez A.M. 71* (CTES).
- *Gleditsia amorphoides* (Griseb.) Taub. “espina corona”. Chaco, Dep. 1° de Mayo, Reserva INTA Colonia Benítez, 04-XI-2000, *Gonzalez A.M. 70* (CTES).
- *Patagonula americana* L. “guayaibí”. Chaco, Dep. 1° de Mayo, Reserva INTA Colonia Benítez, 04-XI-2000, *Gonzalez A.M. 65, 66 y 67* (CTES).

Los ejemplares testigo se encuentran depositados en el Herbario del Instituto de Botánica del Nordeste, IBONE (CTES).

Se realizaron cortes histológicos temporales y permanentes, para estos últimos las hojas fijadas en FAA (formol, alcohol 70% y ác. acético) se incluyeron en parafina (Gonzalez & Cristóbal, 1997) y se realizaron cortes transversales y paradermales con micrótopo rotativo, coloreándose con safranina – azul de Astra (Luque *et al.* 1996). Las observaciones se realizaron en un microscopio Olympus BMax 50, equipado con cámara clara. Se empleó luz polarizada y contraste de fases para la localización de los cristales.

Para la observación con microscopio electrónico de barrido, el material fijado fue deshidratado en una serie acetónica ascendente, secado por punto crítico en CO₂ y metalizado con oro-paladio. Las observaciones se realizaron en el Servicio de Microscopía Electrónica de la Universidad Nacional del Nordeste.

Abreviaturas usadas en las figuras: e: epidermis superior, i: epidermis inferior, pe: parénquima en empalizada, pl: parénquima lagunoso, li1: litocisto fungiforme, li2: litocisto papiloso, MEB: microscopio electrónico de barrido, vp: vaina del haz, est: estoma, hv: haz vascular, xil: xilema, fl: floema, can: canales, dr: drusas, pri: cristales prismáticos, ac: arena cristalina, fb: fibras.

RESULTADOS

Tabla I: Características morfológicas de las láminas foliares:

ESPECIES	hoja	lámina	simetría	forma	ápice	base	margen
<i>M. tinctoria</i>	simple	entera	simétrica	ovada	agudo	redondeada	aserrado
<i>A. balansae</i>	compuesta, imparipinada	entera	asimétrica	ovada	atenuado	aguda	aserrado
<i>G. amorphoides</i>	compuesta, paripinada	entera	asimétrica	ovada	redondeado	elíptica	crenado
<i>P. americana</i>	simple	entera	simétrica	obovada	obtusos	aguda	aserrado 1/3 apical, liso en 2/3 basales

Maclura tinctoria, “mora”

Corte transversal:

- **Epidermis superior** unistratificada, formada por células grandes, cuadrangulares en corte transversal con la pared tangencial interna convexa, sin estomas, cutícula

gruesa (Fig.1 A, e; C). Presenta cistolitos en la mayoría de las células epidérmicas; se encontraron dos tipos de litocistos: a) de igual tamaño y forma que las restantes células de la epidermis, con cistolitos fungiformes (Fig.1 A, li1; F); b) litocistos papilosos, son grandes células elipsoidales que penetran profundamente en el mesófilo, ocupan la mayor parte del espesor del parénquima en empalizada. Su pared externa presenta una protuberancia que varía desde una pequeña papila aguda formada principalmente por cutícula, hasta pequeños agujijones (Fig.1 A, li2; F). El cistolito es voluminoso, de contorno elíptico o más o menos circular. En ambos casos el cistolito es solitario y amorfo, está soportado por un pedúnculo grueso y celulósico.

- **Mesófilo:** de estructura dorsiventral, presenta dos capas de parénquima en empalizada hacia la cara superior (Fig.1 A, pe), numerosas células presentan drusas pequeñas. El parénquima lagunoso posee dos tipos de células: las que están en contacto con la epidermis inferior y con el parénquima en empalizada son rectangulares a irregulares, con espacios intercelulares pobremente desarrollados mientras que en la zona intermedia hay células lobuladas o con brazos cortos que delimitan espacios intercelulares conspicuos (Fig.1 A, pl).

- **Sistema vascular:** la vena media está formada por un haz voluminoso y varios haces pequeños hacia la epidermis abaxial, dispuestos desordenadamente; presenta colénquima bajo ambas epidermis, el parénquima que rodea los tejidos vasculares presenta abundantes cristales prismáticos. Los haces vasculares ubicados a lo largo de la lámina son colaterales, están rodeados por vainas constituidas por células parenquimáticas, sin cloroplastos, con algunos cristales prismáticos. En los haces mayores la vaina del haz presenta extensiones hacia ambas epidermis y sólo hacia la epidermis inferior en haces medianos, los haces menores carecen de extensiones de la vaina (Fig.1 A, hv, vp).

- **Epidermis inferior:** formada por una capa de células cuadrangulares a rectangulares en transcurso, de paredes delgadas; estomas de paredes engrosadas, ligeramente elevados sobre la superficie con cámaras subestomáticas grandes (Fig.1 A, i, est; D; I). Hay pequeñas drusas en las células epidérmicas ubicadas en dirección a los haces de mayor tamaño (Fig.1 A, dr).

Vista superficial:

- **Tricomas:** simples, unicelulares, de base ancha y pared levemente engrosada (Fig.1 E), en la epidermis superior son cortos y escasos, pueden presentar el extremo recurvado (Fig.1 H); en la epidermis inferior se localizan principalmente sobre las venas (Fig.1 G), son largos, muy abundantes y presentan una base rodeada por una corona de células epidérmicas. Sobre las venas en la epidermis abaxial se observan además tricomas glandulares formados por un pie y una cabezuela glandular ovoide formada por dos células (Fig. 1 I).

- **Epidermis superior** sin estomas, formada por células pequeñas, poligonales, de paredes rectas, algunas se organizan radialmente alrededor de los tricomas simples y de los litocistos papilosos. Cutícula lisa (Fig.1 C).

- **Epidermis inferior:** células epidérmicas pequeñas de paredes rectas, cutícula lisa. Estomas anomocíticos (Fig.1 D; I), densidad estomática: 1220 estomas/mm²

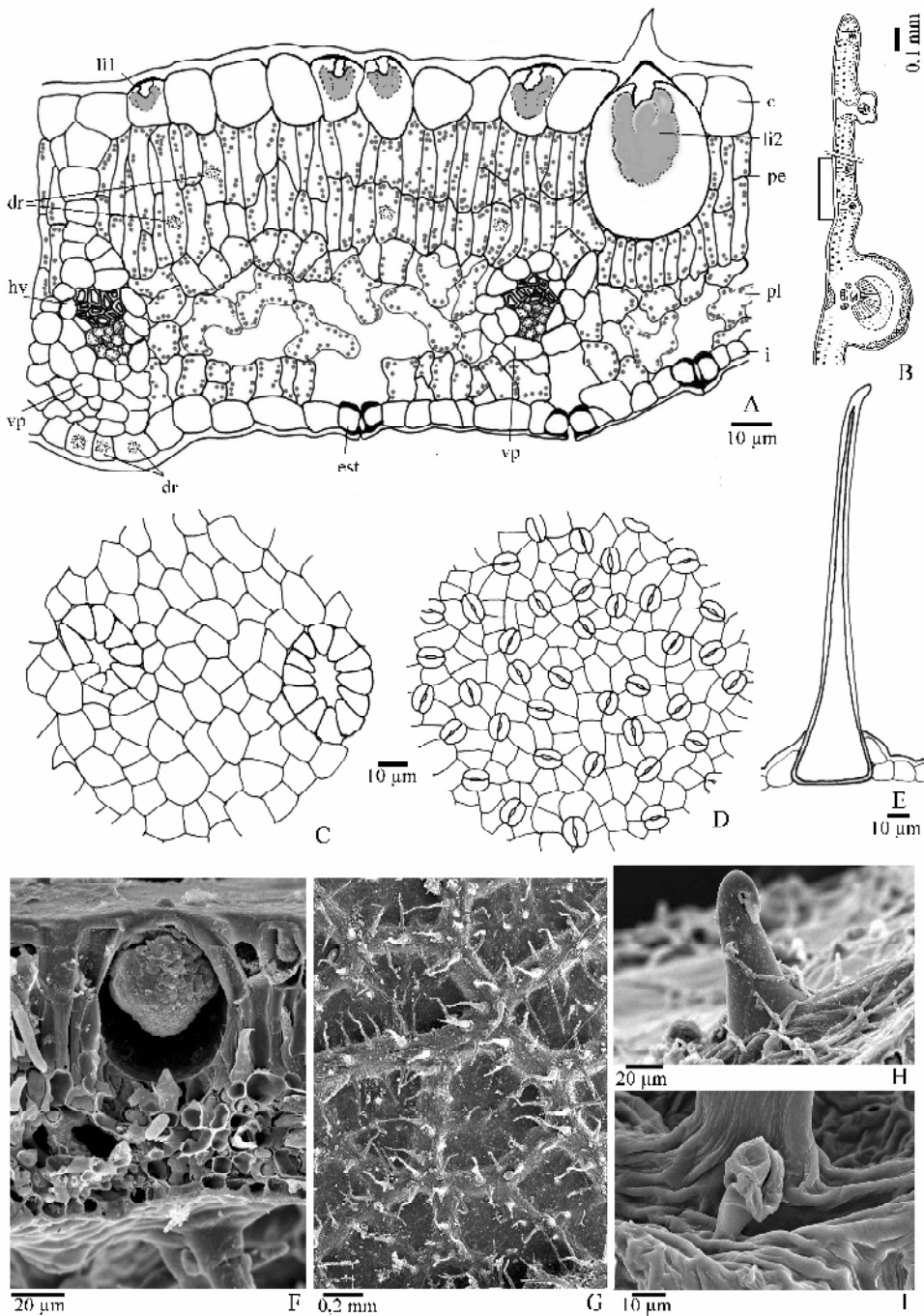


Fig. 1. *Maclura tinctoria*. **A**, corte transversal de lámina foliar de la región indicada en **B**. **B**, esquema de corte transversal. **C**, epidermis superior. **D**, epidermis inferior. **E**, tricoma simple en epidermis inferior. **F**, detalle de corte transversal de la lámina foliar. **G**, epidermis inferior. **H**, tricoma simple en epidermis superior. **I**, tricoma glandular en epidermis inferior. **F-I**: fotografías con MEB.

Astronium balansae* “urunday”Corte transversal:*

- **Epidermis superior** unistratificada, formada por células cuadrangulares a rectangulares, con pared externa engrosada, cubierta por una cutícula fina (Fig.2 A, e), de mayor espesor en la zona de la vena media.

- **Mesófilo:** dorsiventral, parénquima en empalizada formado por una sola capa de células muy largas, ocupa más de la mitad del espesor de la lámina (Fig.2 A, pe). El resto del mesófilo está formado por tres a cuatro capas de parénquima clorofiliano lagunoso con células rectangulares a poligonales cortas, con escasos espacios intercelulares. El parénquima lagunoso presenta abundantes drusas, de gran tamaño, en células aisladas o dispuestas en grupos (Fig.2 A pl, dr).

- **Sistema vascular:** haces vasculares colaterales, la vena media tiene un haz voluminoso y un par de hacecillos independientes e invertidos con respecto al haz principal (Fig.2 B). En el floema de todos los hacecillos se observan canales lisígenos (Fig.2 A fl, cav; H). Los haces menores son colaterales, las vainas del haz están formadas por células parenquimáticas, presentan extensiones sólo hacia la epidermis abaxial, con abundantes drusas y cristales prismáticos (Fig.2 A vp, dr, pri).

- **Epidermis inferior** uniestratificada, formada por células cuadrangulares a rectangulares de paredes ligeramente engrosadas, posee una delgada capa de cutícula, de mayor espesor en la zona de la vena media, los estomas están al mismo nivel de la epidermis y poseen cámaras subestomáticas muy reducidas (Fig.2 A i, est).

Vista superficial:

- **Tricomas:** se encontraron tricomas simples, pluricelulares, uniseriados formados por 5-6 células (Fig.2 E). Además hay tricomas glandulares, formados por un pie tricelular, la célula basal se ubica entre las células epidérmicas, la célula media tiene pared muy engrosada y la superior posee pared delgada, ésta última soporta una cabezuela alargada pluricelular muy prominente (Fig.2 F). Ambos tricomas se encuentran restringidos a la epidermis superior, sobre la vena media.

- **Epidermis superior** formada por células de paredes gruesas, de contorno ligeramente ondulado (Fig.2 C).

- **Epidermis inferior:** células epidérmicas propiamente dichas con paredes delgadas y rectas en vista superficial. Cutícula profundamente estriada, las estriás se orientan radialmente alrededor de los estomas de mayor tamaño (Fig.2 D; G). Estomas: anomocíticos, densidad estomática: 450 estomas/mm².

Gleditsia amorphoides* , “espina corona”Corte transversal:*

- **Epidermis superior** unistratificada, con células rectangulares a cuadrangulares, de paredes ligeramente engrosadas, cutícula muy gruesa (Fig.3 A e).

- **Mesófilo:** dorsiventral, parénquima en empalizada formado por una a dos capas de células rectangulares cortas, con abundantes drusas pequeñas (Fig.3 A pe, dr). Parénquima lagunoso constituido por células redondeadas irregulares a ligeramente

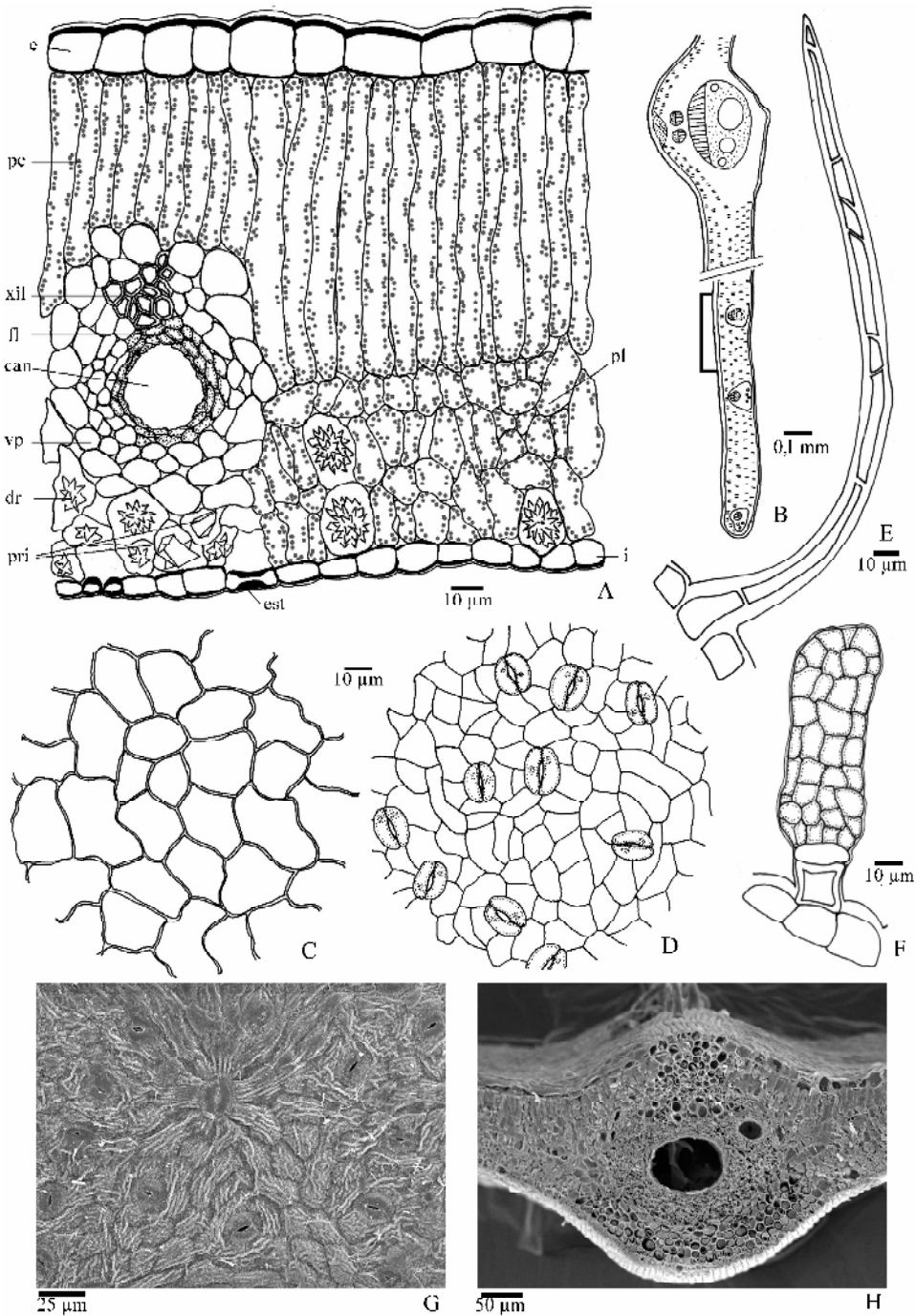


Fig. 2. *Astronium balansae*. A, corte transversal de lámina foliar de la región indicada en B. B, esquema de corte transversal. C, epidermis superior. D, epidermis inferior. E, tricoma simple. F, tricoma glandular. G, detalle de estomas en epidermis inferior. H, detalle de vena media en corte transversal de hoja. G, H: fotografías con MEB.

lobuladas con espacios intercelulares pequeños (Fig.3 A pl).

- **Sistema vascular:** haces colaterales, el haz de la vena media y los haces de mayor tamaño presentan un casquete de fibras perifloemáticas rodeadas por parénquima con cristales prismáticos (Fig.3 B). Los haces menores tienen sólo vaina del haz parenquimática, sin extensiones de la vaina (Fig.3 A, pri).

- **Epidermis inferior:** unistratificada, células alargadas tangencialmente, con cutícula gruesa. Las células anexas a los estomas presentan la pared externa prominente y cubren ligeramente a las oclusivas, ubicadas al mismo nivel de la epidermis (Fig.3 A i, est).

Vista superficial:

- **Tricomas:** ausentes
- **Epidermis superior** con células poligonales de paredes ligeramente engrosadas, rectas a ligeramente curvadas (Fig.3 C).
- **Epidermis inferior:** con células pequeñas de paredes ligeramente curvadas, cutícula lisa (Fig. 3 D). Estomas con 6-8 células anexas, pequeñas, poligonales y de paredes engrosadas, dispuestas lateralmente a las oclusivas y cubriéndolas parcialmente; las células que lindan con los extremos de las células oclusivas son epidérmicas propiamente dichas, no son anexas (Fig.3 D; E). Se propone el nombre de *pluribraquiparacítico* para denominar a este tipo de estoma, ya que no se encontró en la bibliografía ningún término aplicable: *pluri*, muchas y *braquiparacíticos* (Dilcher, 1974): estoma con células anexas dispuestas lateralmente a las oclusivas, no rodeándolas por completo. Densidad estomática: 300 estomas/mm²

***Patagonula americana* “guayaibí”**

Corte transversal:

- **Epidermis superior** con células cuadrangulares, con una capa de cutícula gruesa (Fig.4 A, e).

- **Mesófilo:** dorsiventral, parénquima en empalizada formado por dos capas de células cilíndricas, parénquima lagunoso con células irregulares, con grandes espacios intercelulares (Fig.4 A pe, pl). Células de ambos parénquimas presentan arena cristalina, estos cristales tienen formas prismáticas o piramidal, son muy pequeños entre 1 a 3,6 µm (Fig.4 A ac; F; G).

- **Sistema vascular:** vena media formada por un solo haz amplio rodeado de casquete formado por fibras de paredes gruesas, posee colénquima debajo de ambas epidermis. Los haces de la lámina también son colaterales, trabados, las vainas del haz están formadas por fibras de pared muy gruesa y lumen reducido, hacia ambas epidermis la vaina de fibras se conecta mediante una o dos capas de células parenquimáticas con cristales prismáticos y drusas (Fig.4 A fb, pri; E). Los haces de menor diámetro solo presentan extensiones de la vaina formados por parénquima hacia la epidermis superior.

- **Epidermis inferior** unistratificada, formada por células cuadrangulares a rectangulares, la cutícula es delgada (Fig.4 A i, est).

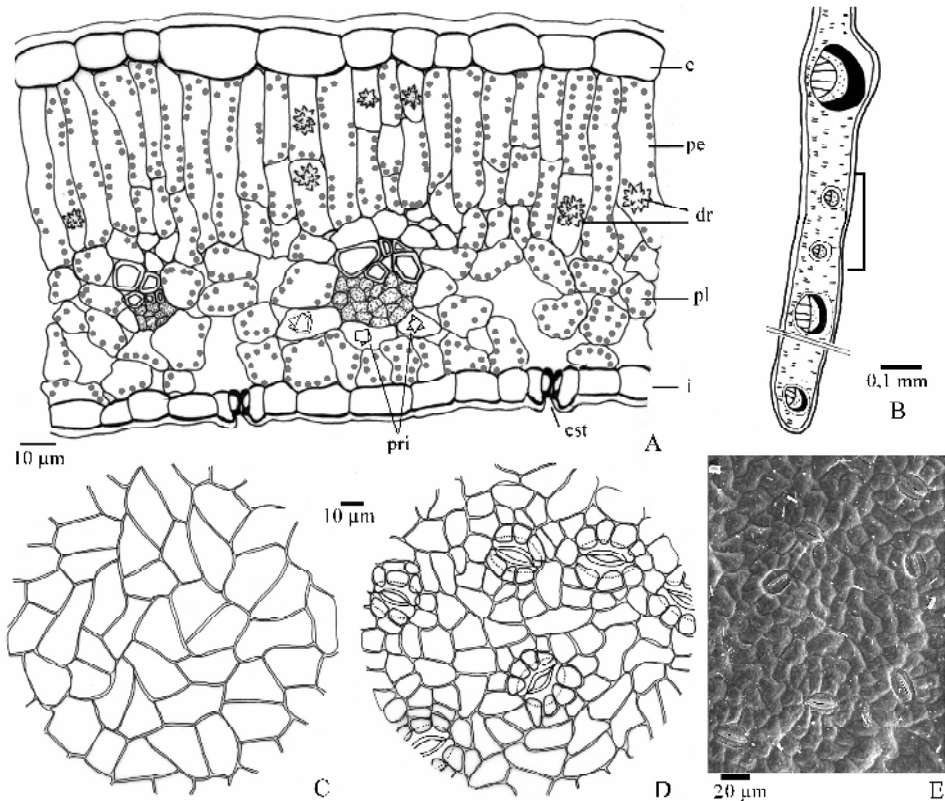


Fig. 3. *Gleditsia amorphoides*. **A**, corte transversal de lámina foliar de la región indicada en **B**. **B**, esquema de corte transversal. **C**, epidermis superior. **D**, epidermis inferior. **E**, detalle de estoma en epidermis inferior observado con MEB.

Vista superficial:

- **Tricomas:** ausentes
- **Epidermis superior** con células poligonales de paredes curvas, sin estomas (Fig.4 C).
- **Epidermis inferior** con células pequeñas, paredes onduladas, la cutícula es lisa. Estomas anomocíticos (Fig.4 D). Densidad estomática: 760 estomas/mm².

DISCUSIÓN

Entre las especies analizadas sólo dos presentan tricomas, *Maclura* y *Astronium*, son simples y unicelulares en la primera y pluricelulares en la segunda. Los tricomas glandulares en ambas especies se ubican en sobre las venas, en la epidermis inferior en *Maclura*, y restringidos a la epidermis superior en la vena media de *Astronium*.

Las cuatro especies poseen hojas hipostomáticas. Para los estomas de *Gleditsia* se usó la denominación **pluribraquiparacíticos**, debido a la particular disposición de sus células anexas; a pesar de que Metcalfé & Chalk (1957) describen el género con estomas

carentes de células anexas. Las restantes especies poseen estomas anomocíticos. *Maclura* es la que presenta densidad estomática más elevada: 1220 estomas por mm².

Las cuatro especies analizadas presentan hojas con mesófilo de estructura dorsiventral, constituida por parénquima en empalizada y lagunoso. *Maclura* se destaca por presentar clorénquima lagunoso con dos tipos celulares bien definidos: células muy compactas en contacto con la epidermis inferior y células de brazos largos que delimitan conspicuos espacios intercelulares en la zona central del parénquima lagunoso.

Los haces vasculares son colaterales en las cuatro especies. En *Astronium* son muy conspicuos los canales presentes en el floema de la vena media, Metcalfe (1957) cita la presencia de canales resiníferos como una característica de la familia Anacardiaceae, pero no menciona este género. Los haces presentan vaina del haz parenquimática, es común la presencia de cristales prismáticos y drusas en las células de la vaina de los haces trabados. *Patagonula* y *Gleditsia* presentan además de la vaina parenquimática, una vaina formada por fibras.

Las especies analizadas presentan distintos tipos de inclusiones cristalinas, *Maclura* tiene dos tipos de litocistos, pequeños con cistolitos fungiformes y grandes con proyecciones sobre la superficie foliar mediante una papila aguda, para éstos últimos se utilizó la denominación **litocistos papilosos**, usada por Priemer para litocistos de la familia Ulmaceae (en Metcalfe, 1983); esta especie presenta además drusas y cristales prismáticos. *Patagonula* presenta arena cristalina en células del mesófilo; en *Astronium* grandes drusas están restringidas al parénquima lagunoso mientras que en *Gleditsia* se encuentran en el parénquima en empalizada.

La descripción de la anatomía foliar de *Maclura pomifera* realizada por Hardin J.W.(1981) es coincidente con la de *M. tinctoria*. Vázquez Avila (1985) separó las dos subespecies de *M. tinctoria* de acuerdo a caracteres anatómicos, los caracteres foliares descriptos para la subsp. *mora* concuerdan con los descriptos en el presente estudio.

CONCLUSIONES

Prause & Gallardo Sancho (2000) analizando los caracteres edáficos encontraron dos tipos de suelos forestales en el sitio de estudio y atribuyeron las diferencias entre las propiedades físicas de los suelos a la diferente producción media anual de hojarasca, siendo mayor la aportada por espina corona y mora que el aporte de guayaibí y urunday. Los caracteres anatómicos confirman que las cuatro especies estudiadas presentan anatomía foliar característica de las plantas con fotosíntesis Carbone 3 o Ciclo de Calvin, con una estructura dorsiventral típica, no se encontraron diferencias anatómicas sustanciales que puedan relacionarse con la diferente producción de hojarasca.

Las cuatro especies analizadas presentan caracteres anatómicos foliares que permiten diferenciarlas perfectamente. Cada una presenta algún carácter que permite su identificación, la mora se reconoce por la presencia de dos tipos de cistolitos, el urunday por los canales lisígenos del floema, las hojas de espina corona se identifican por el tipo particular de estoma pluribraquiparacítico y el guayaibí por tener la vaina del haz esclerificada y arena cristalina en las células del clorénquima.

Con este estudio se actualiza y amplía la escasa información existente sobre la anatomía

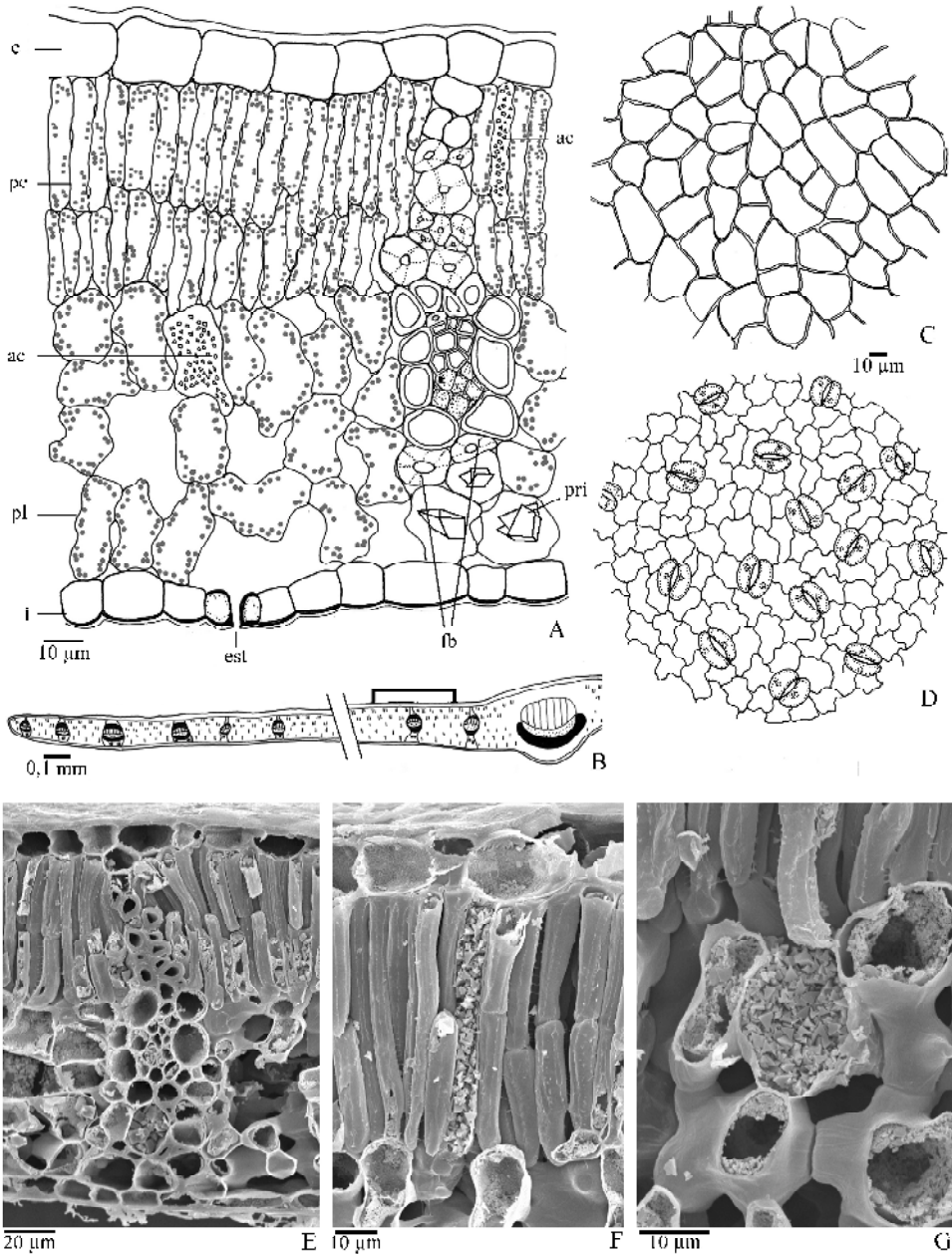


Fig. 4. *Patagonula americana*. **A**, corte transversal de lámina foliar de la región indicada en **B**. **B**, esquema de corte transversal. **C**, epidermis superior. **D**, epidermis inferior. **E**, detalle de un haz vascular trabado. **F**, arenas cristalinas en parénquima en empalizada. **G**, arenas cristalinas en parénquima lagunoso. **E-G**: fotografías con MEB.

foliar de especies nativas del parque chaqueño; se agrega nueva información sobre la anatomía foliar de *M. tinctoria* subsp. *mora*.

AGRADECIMIENTOS

A Juan Prause por la sugerencia del tema y el material, a Aurelio Schinini por la determinación de las especies y a María M. Arbo por la lectura crítica del texto.

BIBLIOGRAFÍA

- DILCHER, D. 1974. Approaches to the identification of Angiosperms leaf remains. Bot. Rev. 40(1):1-157.
- ESAU, K. 1972. Anatomía Vegetal. Ediciones Omega, Barcelona. 2ª ed. 779 págs.
- FERREIRA, G.L. & VALENTE, M. DA C. 1987. Anatomia foliar de *Maclura tinctoria* D. Don ex Steud. (Moraceae). Resumos do XXXVIII Congresso Nacional de Botânica: 322, Universidade de São Paulo, Sociedade Botânica do Brasil.
- GIMÉNEZ, A.M. & MOGLIA, J.G. 2003. Árboles del Chaco Argentino, Guía para reconocimiento Dendrológico. Editorial El Liberal S.R.L. 307 págs.
- GONZALEZ, A.M. & CRISTÓBAL C.L. 1997. Anatomía y ontogenia de semillas de *Helicteres Lhotzkyana* (Sterculiaceae). Bonplandia 9: 287-294.
- HARDIN, J.W. 1981. Atlas of foliar surface features in woody plants: 2. Broussonetia, Morus and Maclura of North America. Bull. Torrey Bot. Club. 108 (3): 338-346.
- LERSTEN, N.R. & CURTIS, J.D. 1996. Survey of leaf anatomy, especially secretory structures, of tribe Caesalpinieae (Leguminosae, Caesalpinioideae). Pl. Syst. Evol. 200(1-2): 21-39.
- LINDLEY, J. 1951. Glosología o de los Términos usados en Bótanica. Miscelánea (15) Fundación Miguel Lillo, Instituto Miguel Lillo de la Universidad Nacional de Tucumán.
- LUQUE, R.; SOUSA, H.C. & KRAUS, J.E. 1996. Métodos de coloração de Roeser (1972) - modificado - e Kropp (1972) visando a substituição do azul de astra por azul de alcião 8 GS ou 8 GX. Acta bot. bras. 10(2): 199-212.
- METCALFE, C. & CHALK, L. 1957. Anatomy of the Dicotyledons. Vol.1-2. Clarendon Press, Oxford.
- METCALFE, C.R. 1983. Calcareous Deposits, Calcified Cell Walls, cystoliths, and similar structures. En Anatomy of the Dicotyledons. Metcalfe C.R. & L. Chalk. Second Edition Vol 2:94-97.
- PRAUSE & GALLARDO SANCHO. 2000. Influencia de las especies nativas sobre las propiedades físicas de un suelo forestal del Parque Chaqueño húmedo. Comunicaciones Científicas y Técnicas UNNE. Resumen en www.unne.edu.ar.
- VALENTE, M. DA C. & PEREIRA CARAUTA, J.P., & ALVARENGA BRAGA, J.M. 1998. *Dorstenia erecta* Vellozo (Moraceae), Caiapiá-erecto. Anatomia foliar e taxonomia. Albertoa 4 (25): 329-333.
- VAZQUEZ ÁVILA, MARCELO D. 1985. Moráceas argentinas, nativas y naturalizadas, (excepto *Ficus*). Darwiniana 26 (1-4): 289-330.
- ZINDLER-FRANK, E. 1987. Calcium Oxalate Crystals in Legumes. Advances in Legume Systematics. Royal Bot. Gardens Kew. Part 3: 279-316.