

LEGUMINOSAE: NUEVA CLASIFICACIÓN DE SUBFAMILIAS BASADA EN UNA TAXONOMÍA FILOGENÉTICA

Grupo de Trabajo en Filogenia de Leguminosas (LPWG)
Ing. Agr. Dra. Renée H. Fortunato

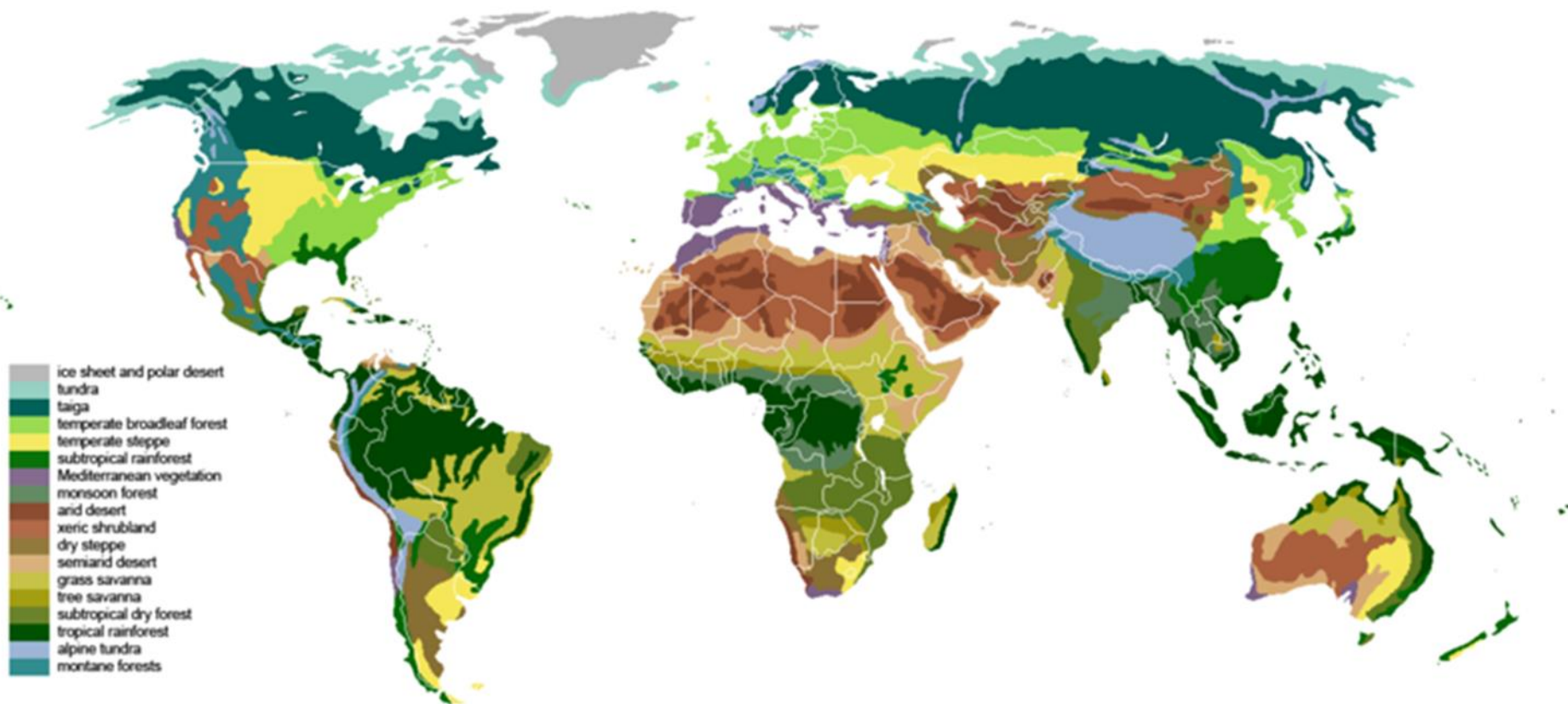
Instituto de Recursos Biológicos INTA-CONICET-FAyCA
Universidad de Morón
fortunato.renee@inta.gob.ar



ARGENTINA
200 AÑOS DE
INDEPENDENCIA



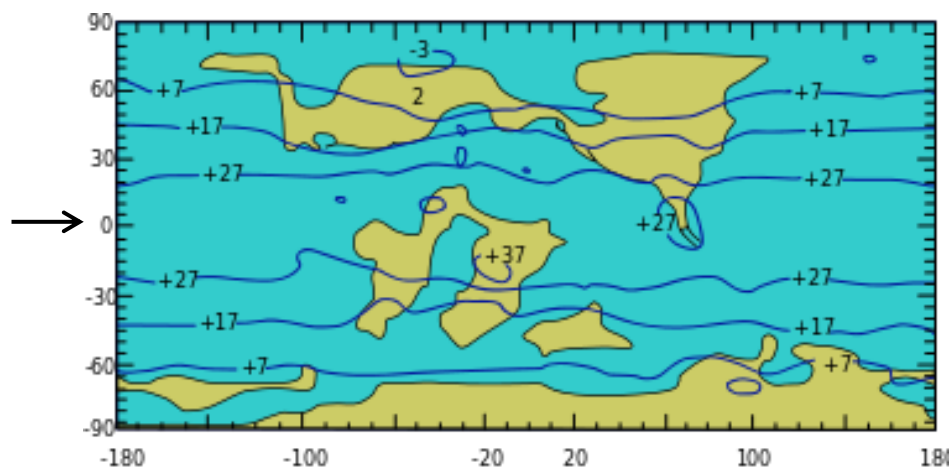
Ministerio de Agroindustria
Presidencia de la Nación



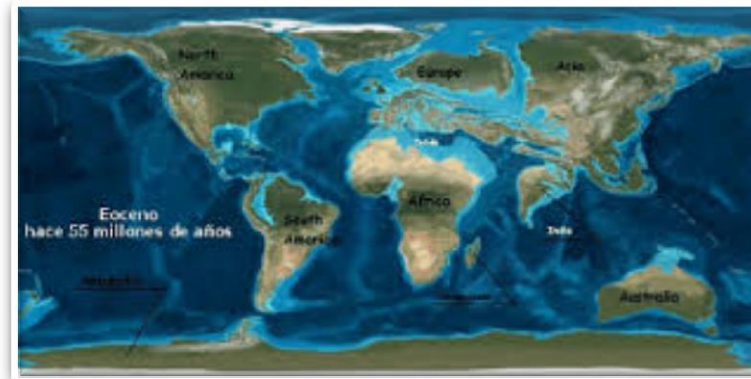
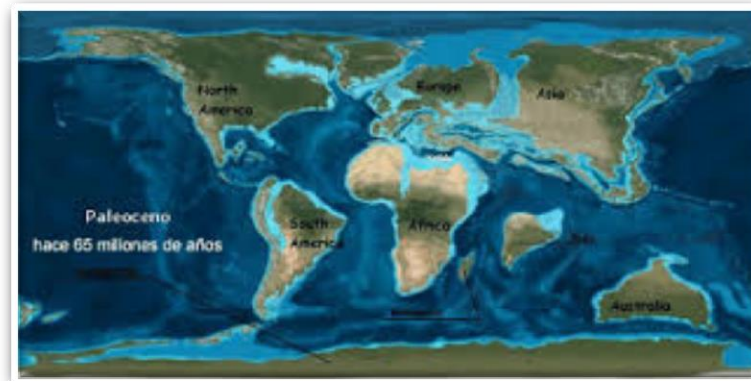
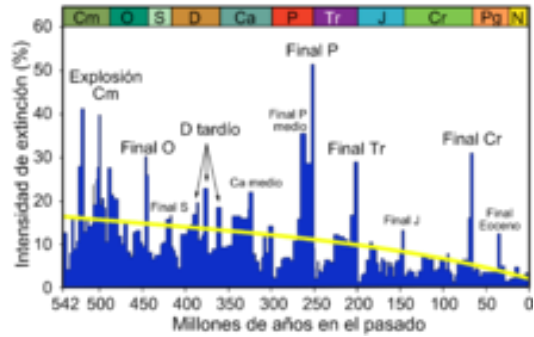
Megatérmico ecuatorial 74-84 Ma.

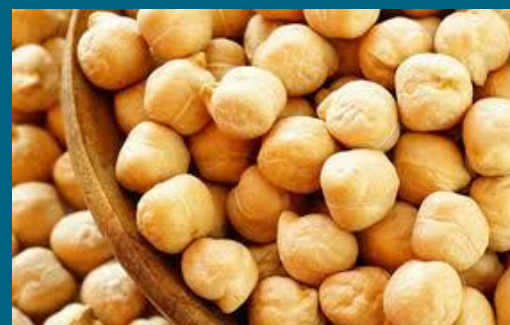


TRIÁSICO
Hace 200 millones de años

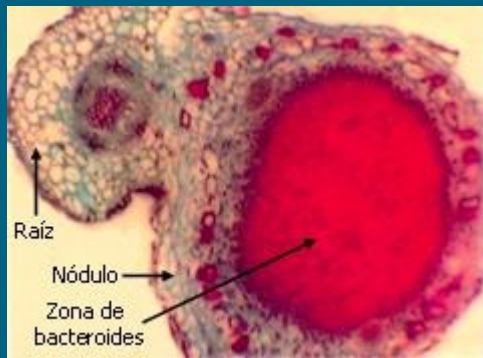
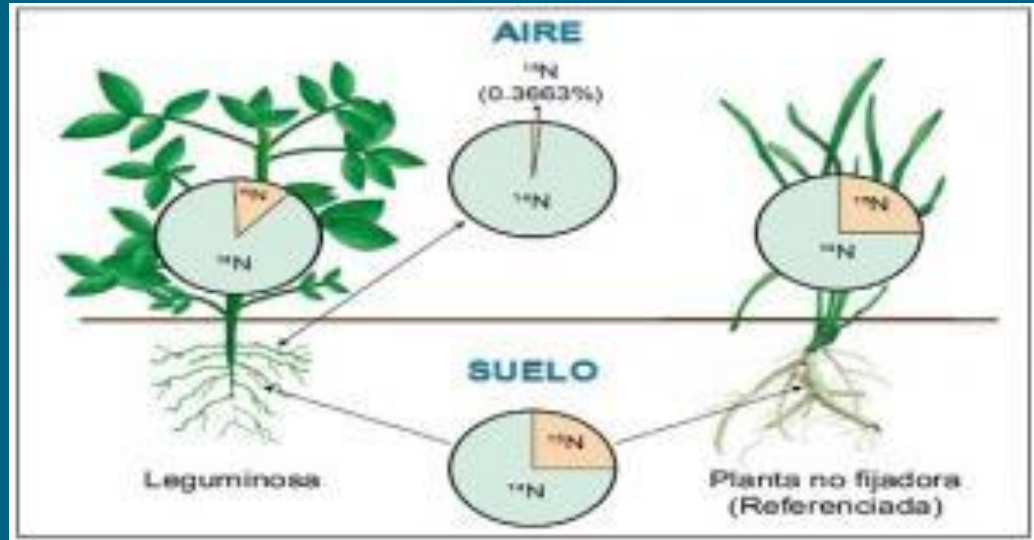


Diversidad de géneros marinos:
intensidad de extinción







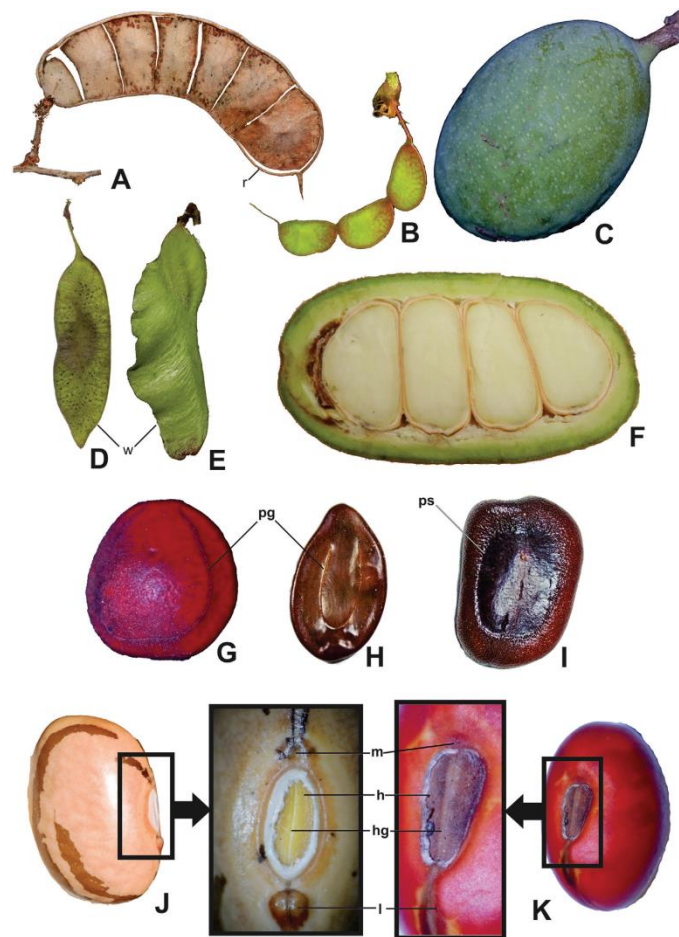
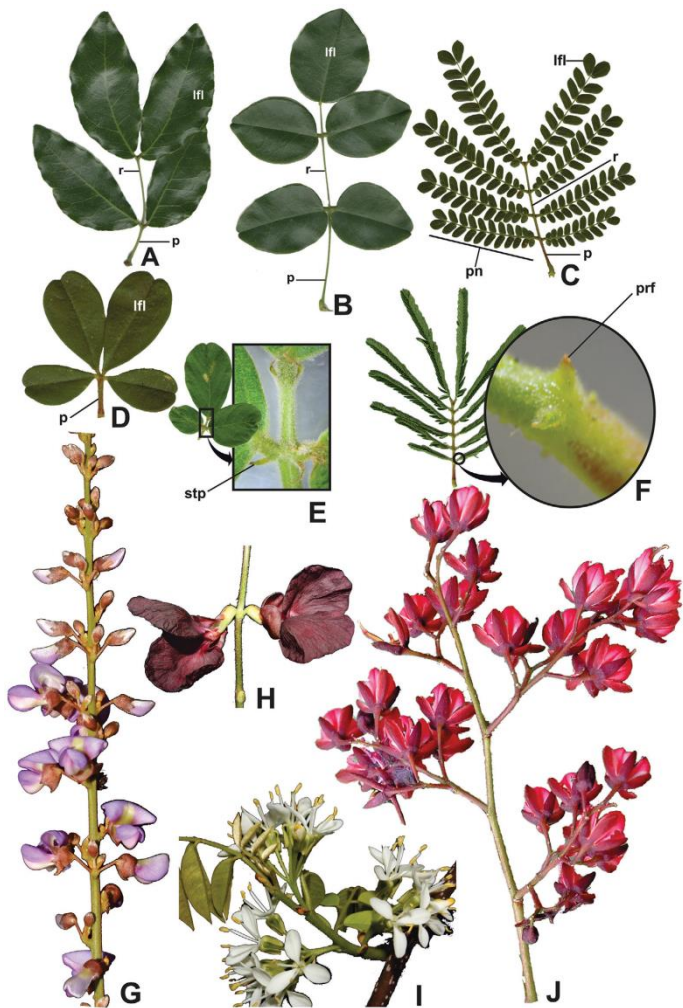


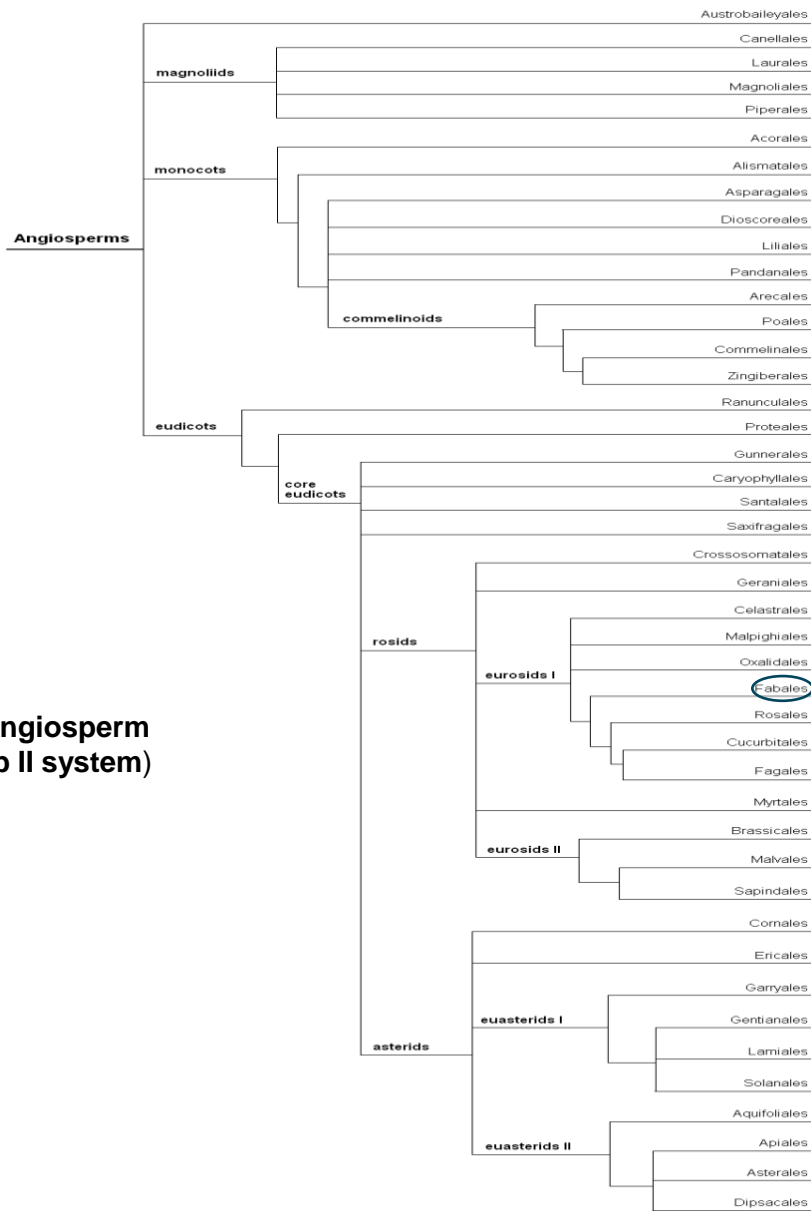


Leguminosas = Fabáceas

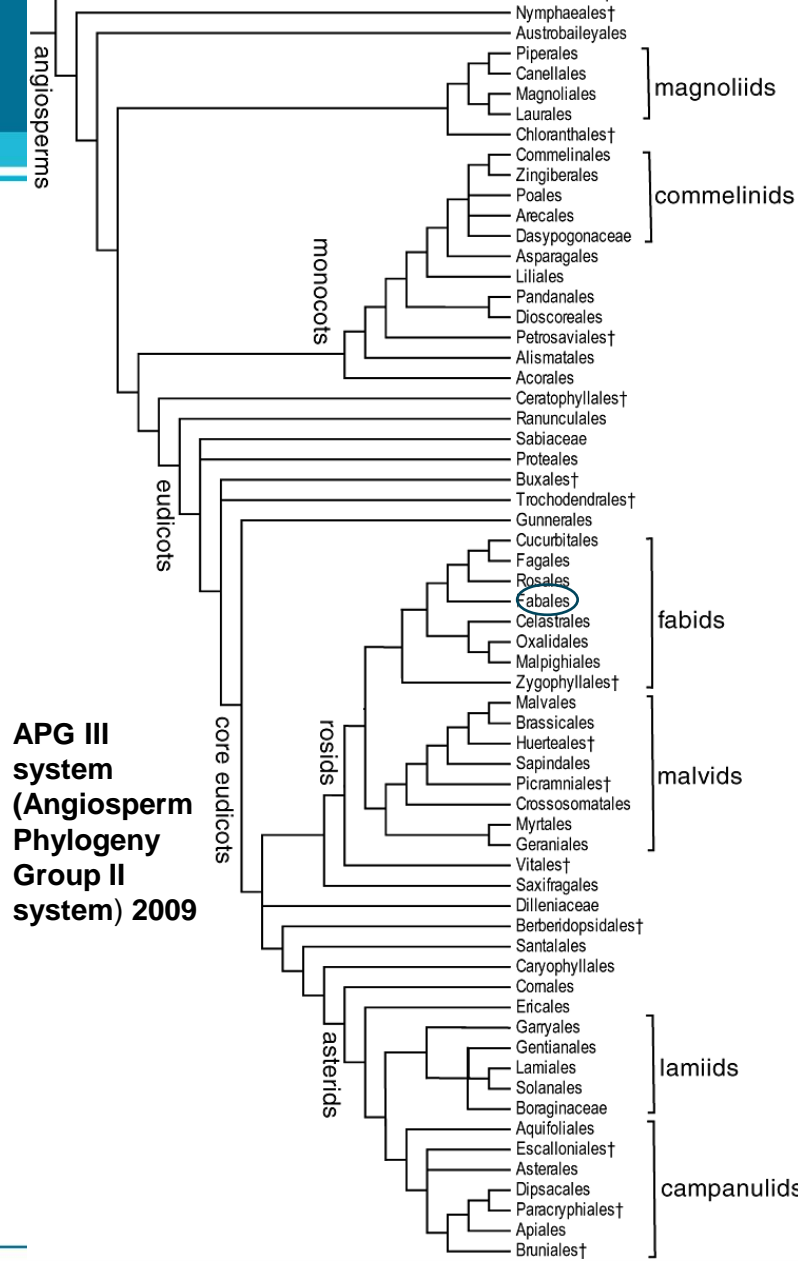
770 géneros y más de 19.500 especies

- **Caesalpinioideae**
- **Mimosoideae**
- **Papilionoideae**





APG II system (Angiosperm Phylogeny Group II system) 2003



APG III system (Angiosperm Phylogeny Group II system) 2009

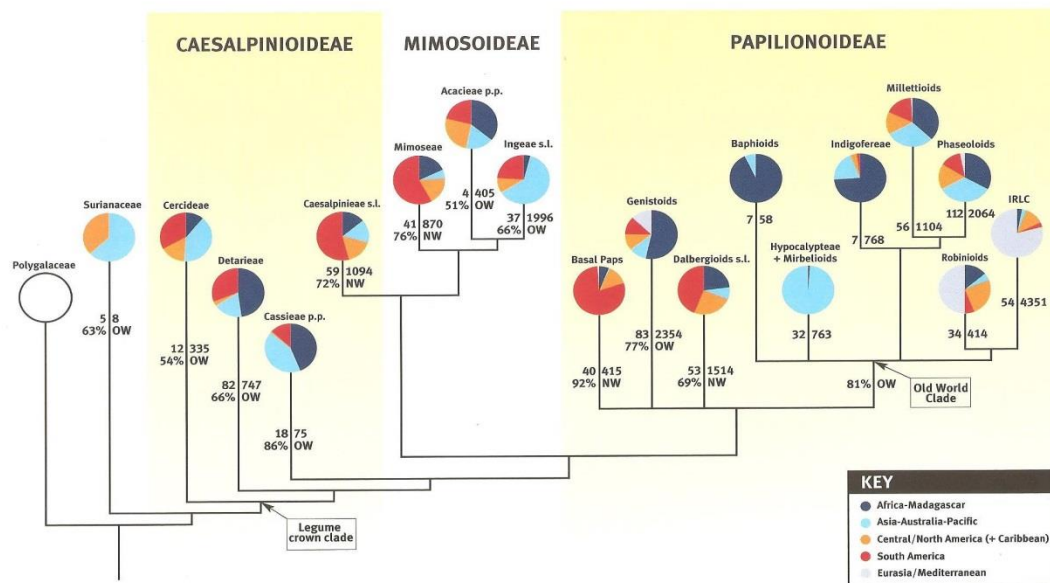
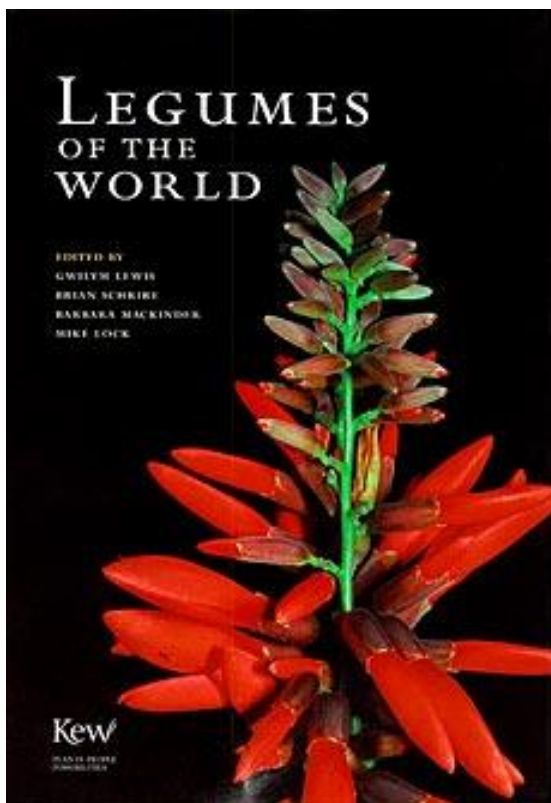


Table 1. Numbers of genera and species of Caesalpinoideae, Mimosoideae, and Papilionoideae in each biome from Schrire & al. (2005b).

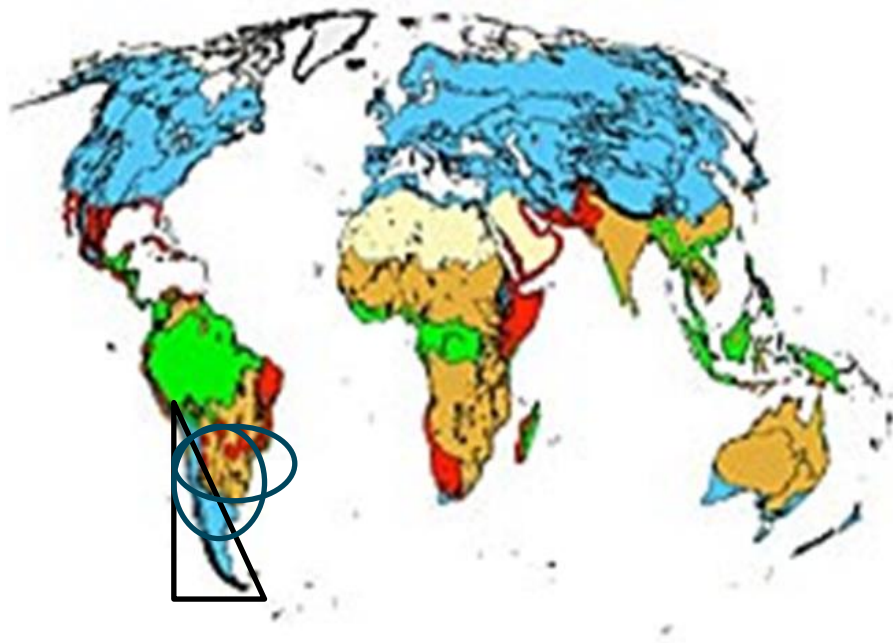
	No. gen./sp.	No. (%) gen. present				No. (%) sp.			
		Af/Mad	As/Pac/Aus	New World	Eur/Med	S-biome	G-biome	R-biome	T-biome
Caesalpinoideae	171 (2251)	93 (54)	43 (25)	70 (41)	2 (1)	907 (40)	468 (21)	855 (38)	21 (1)
Mimosoideae	82 (3271)	29 (35)	25 (30)	50 (61)	3 (4)	1040 (32)	1050 (46)	724 (22)	3 (<1)
Papilionoideae	478 (13,805)	167 (35)	214 (45)	176 (37)	68 (14)	1946 (14)	3655 (26)	1084 (8)	7120 (52)

No. (%), number and percentages of genera and species; gen./sp., genera/species; S, Succulent biome; G, Grass biome; R, Rainforest biome; T, Temperate biome.

Four continental regions: Af/Mad, Africa-Madagascar; As/Pac/Aus, (tropical) Asia-Pacific-Australia; New World, Neotropics and temperate North and South America; Eur/Med, (temperate) Eurasia-Mediterranean (including Africa north of the Sahara)-Macaronesia.

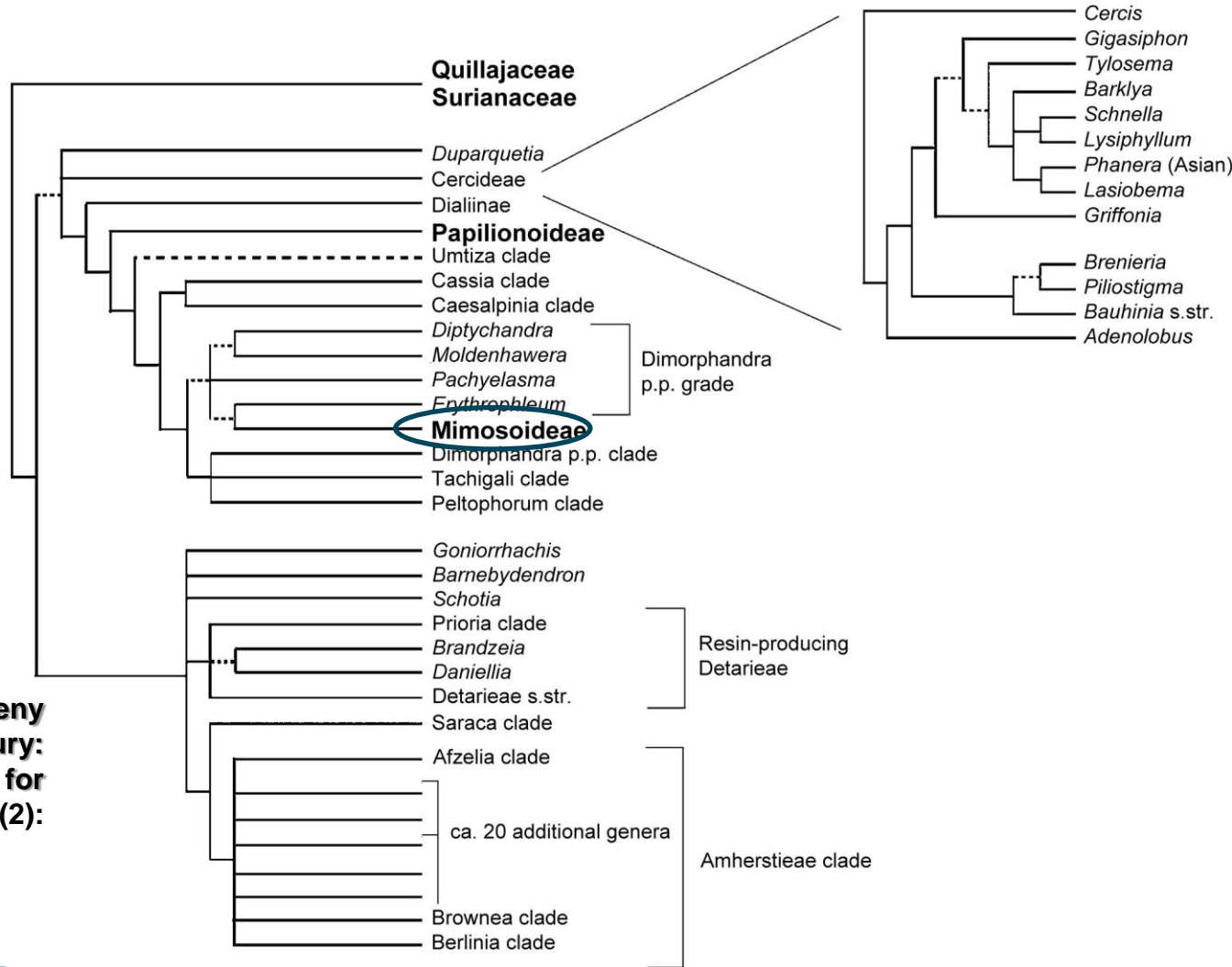
Biomias de Leguminosae

- **Suculento semiárido** (los semiáridos, no tolerantes a fuego, suculentos y pobres de pastizales, selva seca tropical, matorral y arbustales).
- **Pastizales** (tolerantes al fuego, pobres en grupos suculentos y ricos en pastizales, bosque tropical estacionalmente seco, bosques y sabanas).
- **Selva** (selva tropical húmeda).
- **Templado** (ambientes templados de todos los hemisferios).

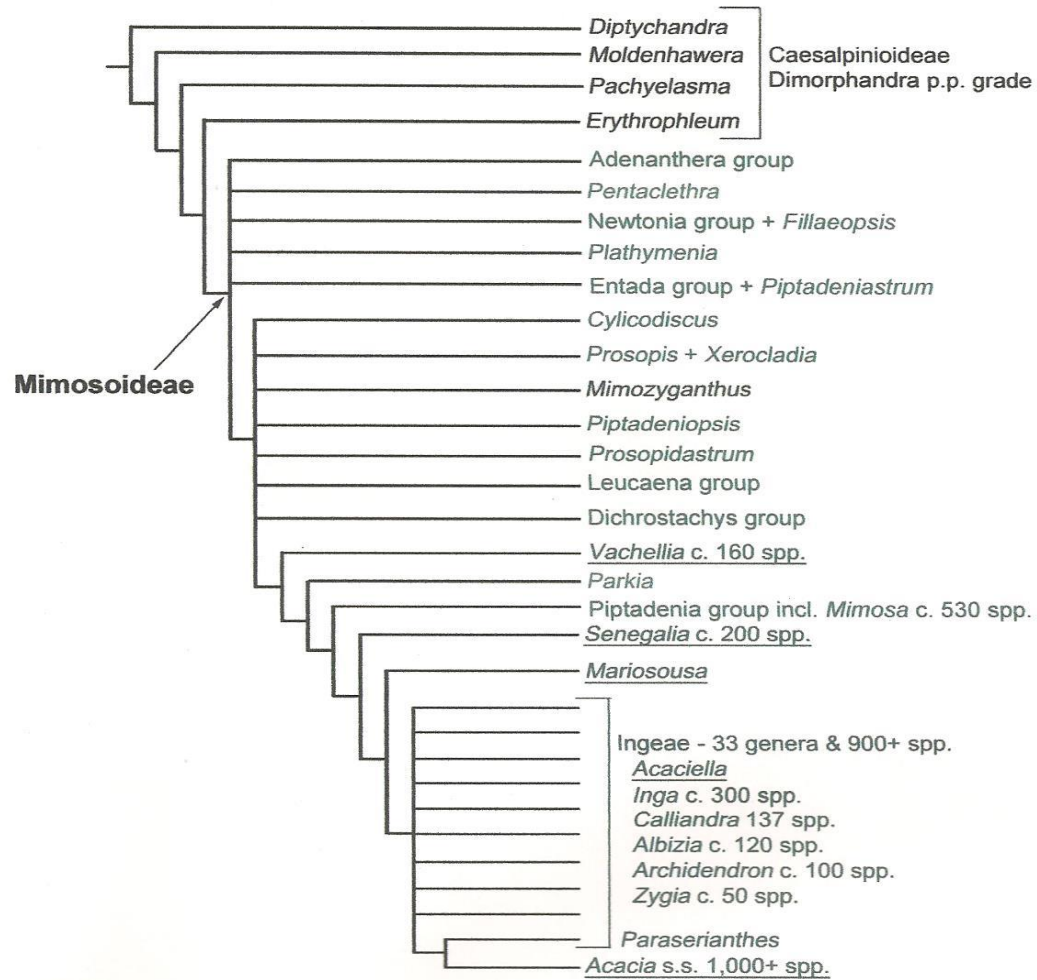


Un origen de ambiente seco para las leguminosas está de acuerdo con las principales sinapomorfias morfológicas y un alto metabolismo del nitrógeno en la familia. Los linajes confinados al bioma SUCULENTO dieron lugar a sublineages que ocupan todos los otros biomas y los taxones del bioma SELVAS se derivan principalmente de los taxa de biomas secos SUCULENTO y PASTIZALES o GRASS. El océano Tetis o mar de Tetis era un océano de la era Mesozoica que existió entre los continentes de Gondwana y Laurasia, previamente a la aparición del océano Índico, el bioma SUCULENTO que incluye su extensión en el Hemisferio Sur, se superpone en gran medida con el cinturón de las regiones secas a áridas tropicales que une el Caribe y C América con N África y se extiende a Asia. Este cinturón paleoclimático coincide también con la distribución espacial y temporal conocida de los fósiles de leguminosas.

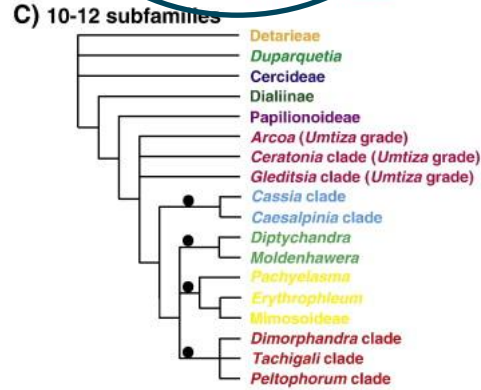
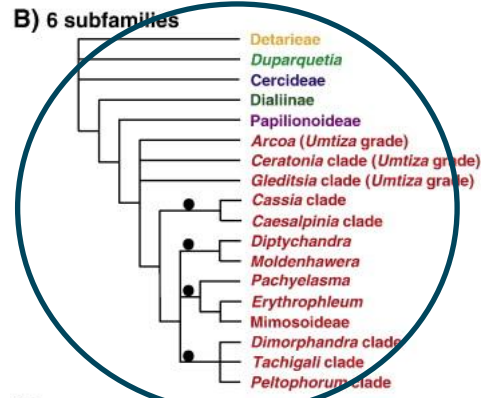
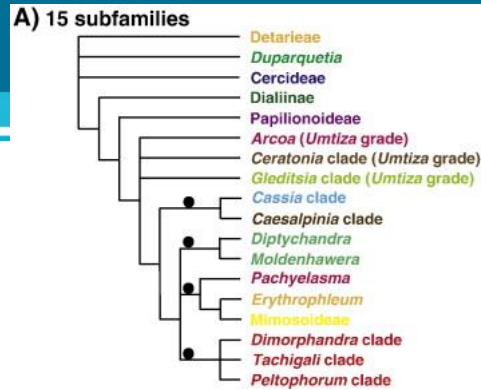
A supertree based upon phylogenetic analyses ej. Bruneau & al., 2001, 2008; Sinou & al.,2009). Dotted branches are weakly supported as measured by parsimony bootstrap or Bayesian posterior probabilities



Bruneau et al, 2013. Legume phylogeny and classification in the 21st century: Progress, prospects and lessons for other species-rich clades. *Taxon* 62 (2): 217–248.



En la VI Conferencia Internacional de Leguminosas Johannesburgo, Sudáfrica, en enero de 2013, hubo consenso general de la existencia de datos suficientes, para apoyar nueva clasificación de nivel subfamilia.



● Denotes branches with relatively low support

La alternativa, de retener a Mimosoideae como subfamilia, implicaría el reconocimiento de seis a ocho (o más) pequeñas subfamilias para explicar los múltiples linajes parafileticos de las mimosoideas

- Las ventajas y desventajas de estas dos opciones para una nueva clasificación de subfamilia (6 vs. 11, o más subfamilias) fueron específicamente discutidas y evaluadas en un simposio de sistemática de leguminosas, celebrado durante el Congreso Latinoamericano de Botánica en octubre de 2014, en Bahía, Brasil.
- A continuación se redactó un documento en el que se resumen las ventajas y las desventajas y se distribuyeron a un LPWG electrónico un grupo de debate con amplia participación internacional para discusión y opinión. Los comentarios recibidos al proyecto se tomaron en cuenta al elaborar la clasificación presentada aquí, las descripciones de la subfamilia fueron discutidas en un taller de morfología de leguminosas en Botucatu, Brasil (noviembre 2015).

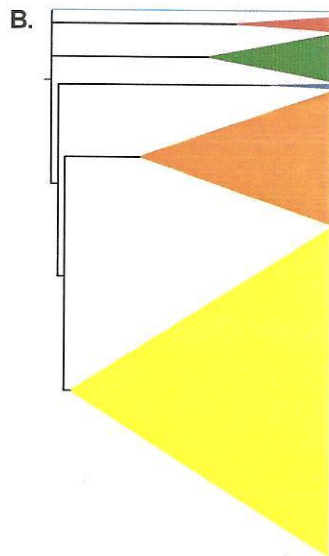
2017: TAXON 66 (1) : 44–77

A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny

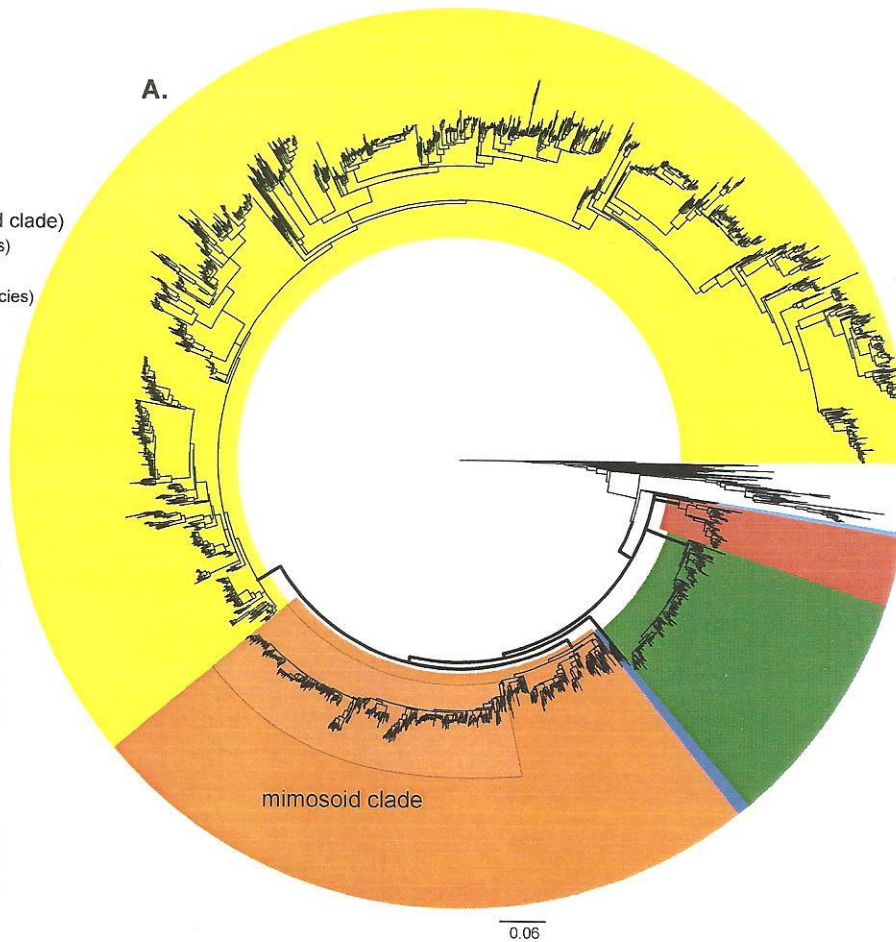
The Legume Phylogeny Working Group (LPWG)

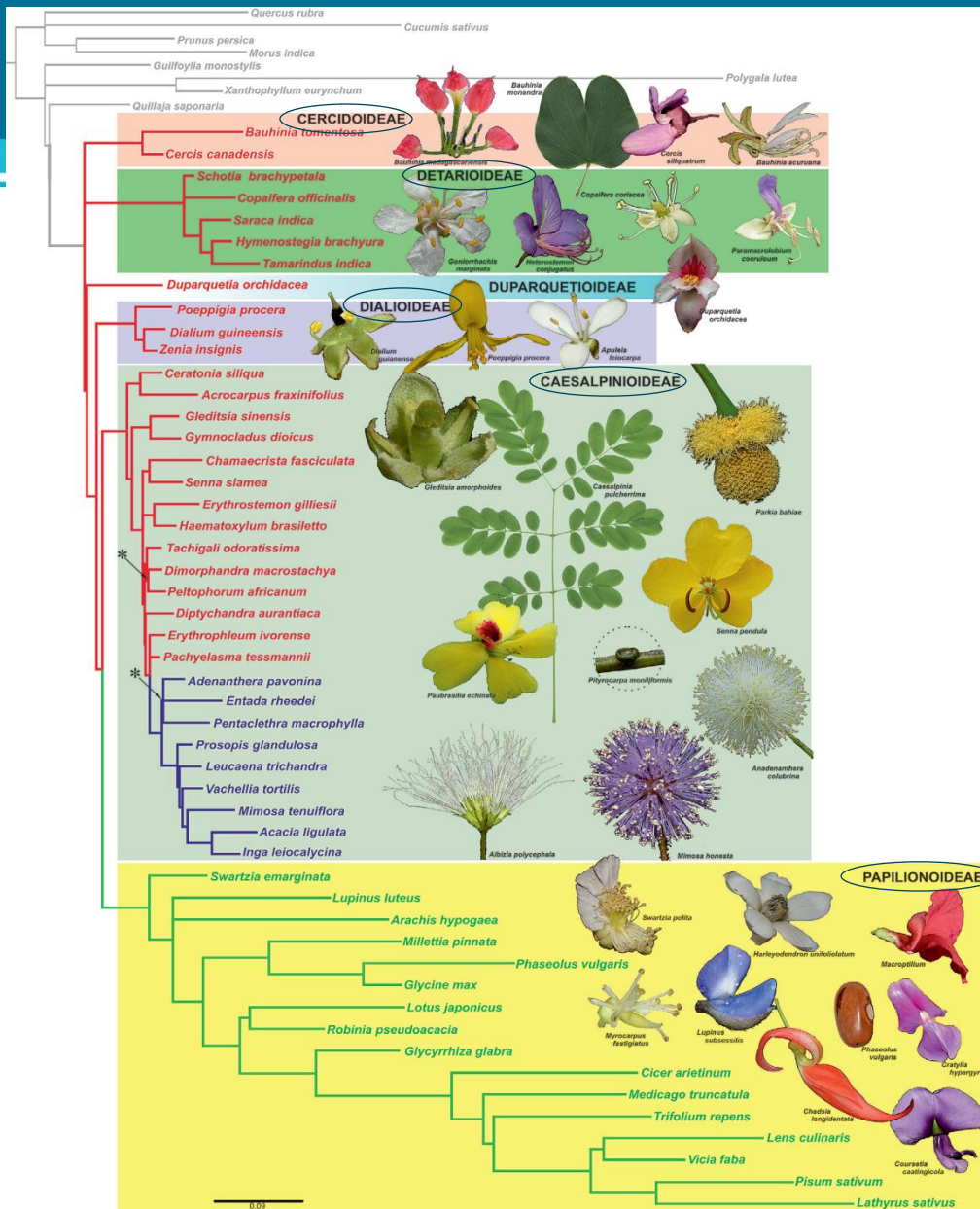
This paper is a product of the Legume Phylogeny Working Group, who discussed, debated and agreed on the classification of the Leguminosae presented here, and are listed in alphabetical order. The text, keys and descriptions were written and compiled by a subset of authors indicated by §. Newly generated *matK* sequences were provided by a subset of authors indicated by *. All listed authors commented on and approved the final manuscript.

- Duparquetioideae
(1/1 genera, 1/1 species)
- Cercidoideae
(12/12 genera, 96/ca. 335 species)
- Detarioideae
(79/84 genera, 327/ca. 760 species)
- Dialioideae
(15/17 genera, 19/ca. 85 species)
- Caesalpinioideae (incl. mimosoid clade)
(146/148 genera, 937/ca. 4400 species)
- Papilionoideae
(445/503 genera, 2316/ca. 14,000 species)



6.0



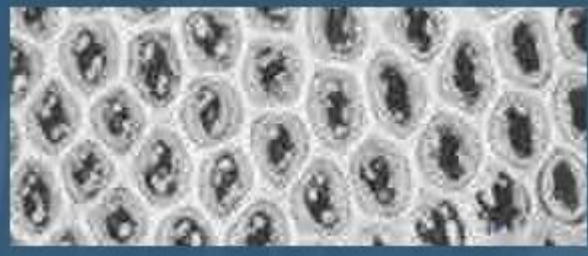


CARACTERES

CARACTERES	Cercidoideae	Detarioideae	Duparquetioideae	Dialioideae	Caesalpinioideae	Papilionoideae
Hábito	Árboles, arbustos o lianas con o sin zarcillos, aculados	Árboles inermes, a veces arbustos y sufrútices	Lianas inermes	Árboles o arbustos inermes, raro sufrútices	Árboles, arbustos, lianas, sufrútices, herbáceos, inermes o aculeadas o espinosas	Árboles, arbustos, lianas, herbáceas o plantas volubles con zarcillos
Nectarios Extraflorales	Ausentes	Presentes en cara abaxial de los folíolos, raro en los márgenes o en el raquis foliar.	Ausentes	Ausentes	Presentes sobre el pecíolo y/o en el raquis 1° y 2°, entre pinnas o pares de folíolos, a veces sobre estípulas o brácteas	A veces solo presentes sobre estípulas, estípelas, brácteas o pedúnculos o sépalos
Estípulas	Laterales, libres	Intrapeciolares libres, o valvadas y unidas por pelos ganchosos o soldadas total o parcialmente al tallo, raro laterales y libres	Laterales, libres	Laterales, libres o ausentes	Laterales, libres o ausentes	Laterales, libres o ausentes, y raro intrapeciolares
Hojas	1-folioladas a 2-folioladas	Paripinnadas o 2 (1)-folioladas	Imparipinnadas	Imparipinnadas, raro paripinnadas, 1-folioladas o palmaticompuestas	Bipinnadas, pinna-das paripinnadas, raro imparipinnadas o bifoliadas hasta ausentes	Pari- a imparipinnadas, palmaticompuestas, 1-3-folioladas, raro 2- o 4-folioladas
Folíolos y Pinnas	Opuestos, lámina entera o bilobada	Opuestos o alternos	Opuestos, lámina entera	Alternos, raro opuestos	Opuestos, raro alternos	Opuestos o alternos, a veces modificados en zarcillos o filodios

CARACTERES	Cercidoideae	Detarioideae	Duparquetioideae	Dialioideae	Caesalpinioideae	Papilionoideae
Sépalos	Soldados espatá- ceos o 2–5-lobados o li-bres	5- 4-7 (2 adaxiales soldados), raro au- sentes	4, desiguales, libres abaxial y adaxial cu- culado y sepaloide, laterales petaloi-deos	(3-4)–5–(6), libres, Iguales a subiguales	(3–) 5 (–6), libres o soldados, o sépalos faltantes	(3–) 5, unidos en la base, a veces ente- ro y separado en lóbulos irregulares o lóbulos dimorfos y petaloides
Pétalos	5- (0-6), libres, Im- bricado ascendente	0–5(–7), libres imbricado descen- dente	5, libres, imbricado descendente	(0-4-)5(6-), libres, imbricado ascenden-te	(3–)5(–6), libres o soldados, valvado o imbricado ascendente	(0–)5(–6), libres, imbricado descendente

CARACTERES	Cercidoideae	Detarioideae	Duparquetioideae	Dialioideae	Caesalpinioideae	Papilionoideae
Estambres	(1-) 10 en dos ciclos alternos dif. largo	(2-) 10 (-∞)	4	2-) 5 (-10) raro dimorfos	3-5-∞, diplos- a haplostémonos, a veces heteromorfos con es-taminoidos	(9-) 10- (+ de 10)
	Filamentos libres o parcialmente soldados	Filamentos libres o parcialmente soldados	Filamentos libres	Filamentos libres	Filamentos libres o soldados	Filamentos monadelfos, diadelfos a veces libres
Anteras	Uniformes, dorsifija, dehiscencia longitudinal o porada	Uniformes, dorsifija o basifija, dehiscencia longitudinal	Uniformes, basifija, dehiscencia apical poricida, fusionadas formando sinandro	Uniformes, raro dimorfos, basifija raro dorsifija, dehiscencia longitudinal a veces poricida	Uniforme o heteromorfas, basifijas, dorsifijas, dehiscencia longitudinal, o poricida basal o apical	Uniformes o dimorfos, basifijas o dorsifijas, dehiscencia longitudinal
Polen	Mónadas raro tétradas	Mónadas	Mónadas asimétricas	Mónadas	Mónadas o tétradas a politétradas	Mónadas
Gineceo	1-carpelar, estípites libre o adnata al hipanto	1-carpelar, estípites libre o adnata al hipanto	1-carpelar, estípites libre	1-(2-) carpelar, sétil o con estípites libre	1-(pluri-) carpelar, sétil o con estípites libre	1-(2-) carpelar, sétil o con estípites libre
Ovario	1-∞-ovulado	1-∞-ovulado	2-5-ovulado	(1-) 2 (∞-) ovulado	1-∞-ovulado	1-∞-ovulado
Semilla	Hilo apical, raro circular e inconspicuo, sin pleurograma	Hilo apical generalmente con pleurograma y a veces arilo	Hilo apical a subapical, sin pleurograma	Hilo subapical, sin pleurograma	Hilo apical a subapical, con pleurograma en ambas caras	Hilo generalmente lateral notorio, sin pleurograma
Embrión	Recto, raro curvo	Recto	Recto	Recto	Recto	Curvo raro recto

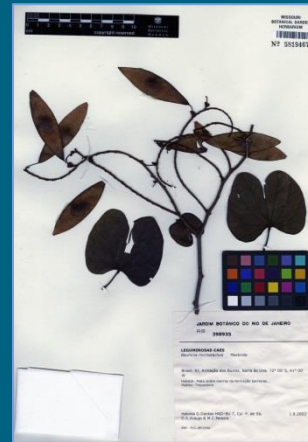


CARACTERES	Cercidoioideae	Detarioideae	Duparquetioideae	Dialioideae	Caesalpinioideae	Papilionoideae
Punteaduras ornadas en xilema 2rio.	Faltantes	Presente	Faltante	Faltante, raro presente	Presente	Presente
Nódulos	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presente/ausente	Presente
Número Cromosómico	2n= 14, 24, 26, 28 (46, 56)	2n= 24 a veces 16, 20, 22, 26, 68	No se conoce	2n= 28 (pero existen pocos recuentos)	2n= 24, 26, 28 (14,16, 53, 56)	2n= 16, 18, 20, 22 (12, 14, 24, 26, 28, 30, 32, 38, 40, 48, 64, 84)

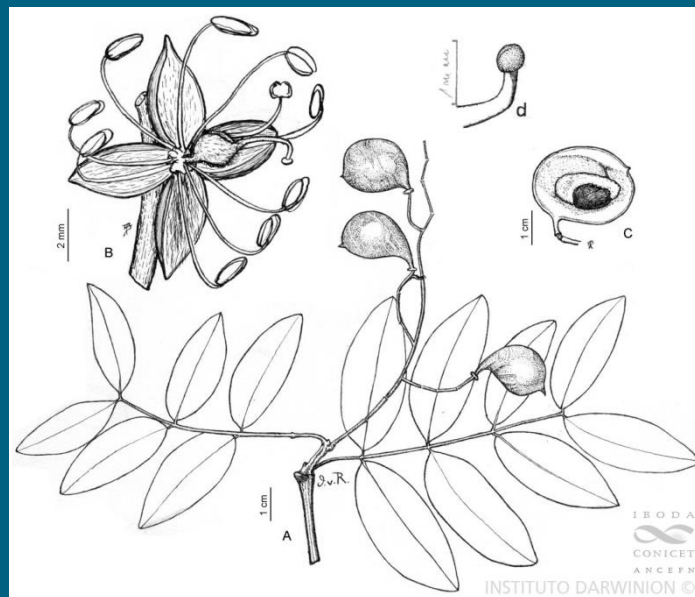
- A. Pétalos con estructuras glandulares marginales; flores con 4 estambres, anteras fundidas en un sinandro con dehiscencia poricida. Hojas pinnadas. Endémica de África occidental...
..... DUPARQUETIOIDEAE
- AA. Pétalos no glandulares (excepto en el género Amazónico Papilionoide *Petaladenium*); flores a veces con 4 estambres, pero nunca el androceo fusionado formando un sinandro, anteras con dehiscencia longitudinal (excepto poricidas en algunos géneros de CAESALPINIOIDEAE). Hojas diversas. Ampliamente distribuidos.
 - B. Las flores en su mayoría papilionadas con simetría bilateral, raro radial; el pétalo superior (estandarte) externo, en cerrando a las ala y quilla, o ala y de la quilla ausente; sépalos unidos, al menos en la base, cáliz tubuliforme o encerrando completamente al botón floral. Semillas con hilo o hilum desarrollado, pleurograma ausente; embrión con radícula embrionaria curvada..... PAPILIONOIDEAE
 - BB. Las flores no papilionadas (si papilionate entonces el pétalos superior interno), con simetría bilateral o radial, prefloración imbricada con pétalo superior más interno, valvar: en el clado mimosoide de Caesalpinoideae); sépalos libres o soldados. Semillas sin hilo desarrollado, más simple, con o sin pleurograma; embrión con radícula generalmente recta.
 - C. Hojas bipinnadas. Semillas generalmente con pleurograma..... CAESALPINIOIDEAE
 - CC. Hojas nunca bipinnadas. Semillas sin pleurograma.
 - D. Hojas 1-2-foliladas, bilobadas o enteras. Semilla con hilum circular o lunular..... CERCIDOIDEAE
 - DD. Hojas diferentes; si simples o bifolioladas, entonces el hilum de semilla nunca lunular, y raro circular.
 - E. Nectarios extra-florales y a veces otras estructuras glandulares presentes en la superficie o el margen inferior de los folíolos. Estípulas generalmente intrapeciolares (libres o soldadas), raro laterales..... DETARIOIDEAE
 - EE. Nectarios extra-florales ausentes o presentes en el pecíolo o raquis foliar. Estípulas laterales libres o ausentes.
 - F. Inflorescencias ramificadas y tirsoideas o racimos dísticos. Hojas generalmente imparipinnadas con folíolos alternos (raro paripinnadas con folíolos opuestos = *Eligmocarpus* y *Poeppigia*); nectarios sobre pecíolo o sin raquis foliar..... DIALIOIDEAE
 - FF. Inflorescencias en su mayoría racimos con disposición espiralada, compuestos por ramificaciones en panículas o contraídos en espigas o fascículos. Hojas generalmente paripinnadas con folíolos opuestos, rara vez con bifolioladas o con folíolos alternos; nectarios extra-florales (cuando presentes) sobre el pecíolo o en el raquis foliar entre los pares de folíolos..... CAESALPINIOIDEAE

Cercidoideae	Detarioideae	Duparquetioideae	Dialioideae	Caesalpinioideae	Papilionoideae
HOJAS 1-2-foliadas FALTAN: BIPINNADAS, PINNADAS, PALMADAS Y 3-FOLIADAS Cuando 1-foliadas: lámina entera o bilobada con un pequeño mucrón en el ápice o entre los lóbulos.	ESTIPULAS intrapeciolares, libres, valvadas y conectas por pelos ganchosos o soldadas total o parcialmente al tallo HOJAS paripinnadas BRACTÉOLAS pequeñas a grandes, petaloideas, valvadas o imbricados, libres o parcialmente soldadas o parcialmente connadas al hipanto que encierra parcial o totalmente la botón floral.	SÉPALOS 4, desigual-les: el abaxial y adaxial cuculado sepaloides, los laterales petaloideas	ANDROCEO con estaminodios antesépalos, libres, uniformes, raro dimorfos y estambres 5 o menos, raro 6–10; anteras basifijas, raro dorsifijas, dehiscencia longitudinal, o poricida. FRUTO indehiscente, drupáceo o samaroides, raro dehiscente.	NECTARIOS EXTRAFLORES: Presentes sobre el pecíolo y/o en el raquis 1° y 2°, entre pinnas o pares de folíolos, a veces sobre estípulas o brácteas. HOJAS: comúnmente bipinnadas, aunque hay pinnadas y combinadas. INFLORESCENCIA: globosa, espiga, paniculada, racimosa, en fascículos. ANTERAS ápice estipitado o sésil con glándula. POLEN simple o en tetradas a politétradas SEMILLAS con pleurograma cerrado o abierto. NÓDULOS de presencia variable.	PÉTALOS (0–)5(–6), libres, imbricado descentente, el pétalo medio (estandarte) desarrollado. ANDROCEO monadelfo o diadelfo, a veces libres. SEMILLA Hilo generalmente notorio de posición lateral. EMBRIÓN generalmente curvo. NÓDULOS usualmente presentes.
12 géneros y ca. 335 especies	84 géneros y ca. 760 especies	Monoespecífico: Duparquetia orchidacea Baill.	17 géneros y ca. 85 especies.	148 géneros y ca. 4400 especies.	503 géneros y ca. 14,000 especies.
Tropical a subtropical, solo Cercis del Hemisferio N y región Templado cálida	Casi exclusivamente Tropical con pocos representantes en Subtropical	Trópico húmedo en el centro y W de África.	Ampliamente distribuida en los trópicos	Pantropical, común en zonas áridas y húmedas extendiéndose a regiones templadas.	Cosmopolita

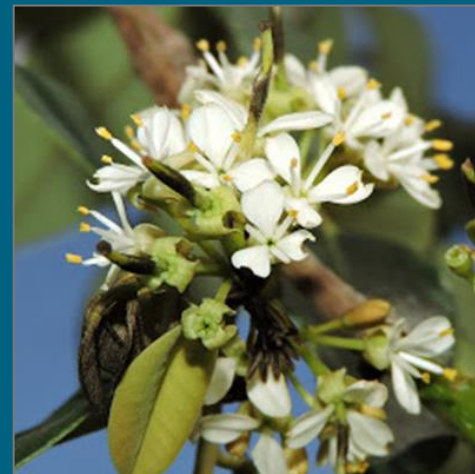
CERCIDOIDEAE



DETARIOIDEAE: *Copaifera*



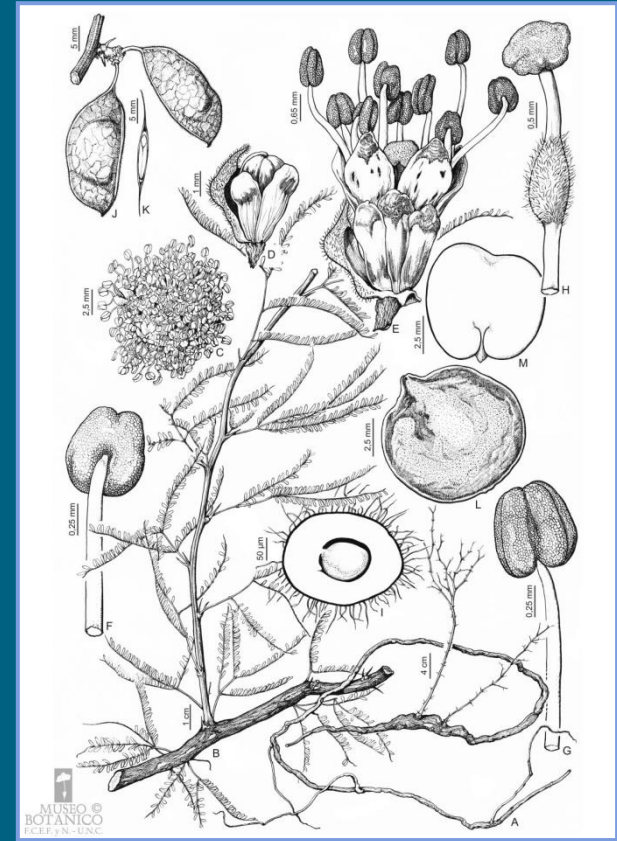
DIALIOIDEAE: *Apuleia*



CAESALPINIOIDEAE



CAESALPINIOIDEAE



PAPILIONOIDEAE



CONCLUSIONES

- Muchos géneros de Leguminosae son monofiléticos en el análisis con matK, con excepciones de ciertos géneros grandes que son el foco de estudios taxonómicos y filogenéticos (por ejemplo, **Bauhinia s.l.** Cercidoioideae, varios géneros de **Detarioideae**, del clado **mimosoide**, y la tribu **Millettieae** en Papilionoideae).
- En el clado **mimosoide**, y en otros grupos de **Caesalpinioideae** y **Detarioideae**, los géneros no apoyan la monofilia, y las relaciones de nivel genérico están resueltas con bajo soporte. Esto puede atribuirse en parte a la heterogeneidad de los genes de cloroplastos, y la variabilidad resolución filogenética de las leguminosas, como fuera señalado por Lavin y col. (2005) y Dugas y col. (2015)

- Existen varios estudios de filogenia en angiospermas / rosoid que incluyen numerosas de evaluaciones de regiones nucleares y de cloroplasto en leguminosas, y en algunos casos, también secuencias mitocondriales. Estos análisis contienen muchos taxones que fueron **identificados erróneamente o se basan en contaminantes de secuencias y que se han depositado en GenBank sin estar adecuadamente revisado y anotado**. Estas imprecisiones, provocan grandes cantidades de datos faltantes (por ejemplo, 80% en Zanne y col., 2014), e interactúan para **causar problemas impredecibles y caóticos en análisis filogenéticos**.
- Lamentablemente, **estas topologías potencialmente defectuosas** se han utilizado como base para varios recientes estudios evolutivos a gran escala, ejemplo, las características clave de las leguminosas, tales **como los orígenes de nodulación y fijación de nitrógeno** (Werner y col., 2014, 2015; Li y col., 2016).

Un examen superficial de muchas de las estas filogenias a gran escala ha puesto de manifiesto una serie de relaciones inexactas. Usando filogenias defectuosas pueden conducir obviamente a débiles o incluso erróneas conclusiones sobre la evolución de rasgos particulares (véase Doyle, 2016). En contraste, la filogenia que aquí se presenta es un conjunto de secuencias evaluadas/curadas que son registradas mediante un estudio taxonómico validado por la comunidad sistemática de leguminosas.

La filogenética de las leguminosas, como la de cualquier clado mayor, es por supuesto un trabajo en progreso. Nuevas filogenias a las aquí presentadas están en ejecución y cuentan con muestreos de especies, géneros y niveles superiores basados en **secuencias de plastomas (genoma de cloroplastos), así como transcriptomas y cientos de los loci nucleares**. Independientemente, el árbol presentado esta validado, y puede utilizarse **para análisis posteriores que requieran una filogenética precisa y representativamente muestreada de Leguminosas**.

La principal desventaja de la adopción de una clasificación de seis subfamilias, fue el abandono de las bien conocidas **Mimosoideae**, y es objetivo a través de los estudios encarados reconocer este linaje como un clado, informalmente llamado **clado mimosoide**, pero con alcance/posibilidad de ser formalmente designado **Tribu** dentro de una nueva Clasificación filogenética de Caesalpinioideae, una vez que las relaciones dentro de esta subfamilia se resuelvan mejor. También vale la pena señalar que las opciones de reconocer menos de seis subfamilias reduciría la capacidad de morfología diagnóstica, y las subfamilias quedarían con caracteres más heterogéneos y difíciles de relacionar.