

**CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DOS GRÃOS DE PÓLEN E
MECANISMOS FLORAIS DE POLINIZAÇÃO EM PAPILONOIDEAE E
CAESALPINIOIDEAE-CASSIINAE (LEGUMINOSAE)**

Monara da Mota Fonseca do Rêgo Barros

Recife, 2020

UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA

**CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DOS GRÃOS DE PÓLEN E
MECANISMOS FLORAIS DE POLINIZAÇÃO EM PAPILONOIDEAE E
CAESALPINIOIDEAE-CASSIINAE (LEGUMINOSAE)**

Monara da Mota Fonseca do Rêgo Barros

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-
graduação em Botânica, como requisito para obtenção
do título de Mestra em Botânica.

Orientadora: Ana Virgínia de Lima Leite

Recife, 2020

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal Rural de Pernambuco
Sistema Integrado de Bibliotecas
Gerada automaticamente, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

B277c

Barros, Monara da Mota Fonseca do Rego

Características morfológicas dos grãos de pólen e mecanismos florais de polinização em Papilionoideae e
Caesalpinoideae -Cassiinae (Leguminosae) / Monara da Mota Fonseca do Rego Barros. - 2020.
56 f.

Orientadora: Ana Virginia de Lima .

Coorientadora: Maria Teresa Buriel.

Inclui referências.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal Rural de Pernambuco, Programa de Pós-Graduação em Botânica, Recife,
2020.

1. Palinologia. 2. Fabaceae. 3. Polinização. 4. Ornamentação da exina. 5. Melitofilia . I. , Ana Virginia de Lima, orient.
II. Buriel, Maria Teresa, coorient. III. Título

CDD 581

CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DOS GRÃOS DE PÓLEN E
MECANISMOS FLORAIS DE POLINIZAÇÃO EM PAPILONOIDEAE E
CAESALPINIOIDEAE-CASSIINAE (LEGUMINOSAE)

Monara da Mota Fonseca do Rêgo Barros

Dissertação defendida e _____ em ___/___/_____

Orientadora:

Dra. Ana Virgínia de Lima Leite
(Universidade Federal Rural de Pernambuco)

Examinadores:

Dr Natan Messias de Almeida
(Universidade Estadual de Alagoas)

Dr^a Cibele Cardoso de Castro
(Universidade Federal Rural de Pernambuco)

Suplentes:

Dr. Tarcila Correia de Lima Nadia
(Universidade Federal de Pernambuco - CAV)

Esta dissertação é dedicada à minha mãe,
Mônica da Mota Fonseca, que sempre
despertou em mim a curiosidade e a empatia
e nunca permitiu que eu desistisse da vida.

*“No presente, a mente, o corpo é diferente
E o passado é uma roupa que não nos serve mais.
No presente, a mente, o corpo é diferente
E o passado é uma roupa que não nos serve mais.*

*Você não sente nem vê
Mas eu não posso deixar de dizer, meu amigo:
Que uma nova mudança em breve vai acontecer
E o que há algum tempo era jovem e novo, hoje é antigo
E precisamos todos rejuvenescer.”
(Belchior)*

AGRADECIMENTOS

À Capes pela concessão da bolsa de estudos e a UFRPE que durante 8 anos foi minha segunda casa.

Aos Curadores e técnicos dos herbários visitados por todo o esforço em manter as coleções a salvo mesmo com os poucos recursos destinados a conservação destes patrimônios e por sempre terem me recebido e me auxiliado na missão de coleta e análises das exsicatas.

A todos os professores que me mostraram mais um pouco sobre a vida das plantas e sempre mantiveram a chama da curiosidade acesa.

À Professora Emília, que literalmente me cedeu a chave do seu laboratório e me ensinou todos os processos de observação das estruturas polínicas e sempre me incentivou a seguir como professora.

À Cynara que sempre se fez presente e a postos para ajudar sempre que preciso. Durante as análises, lá estava ela, uma conversa e um cafezinho para proporcionar um intervalo terapêutico. Obrigada Cynara, espero também ter contribuído na sua formação em Licenciatura. Agradeço também a todos os funcionários que fazem a UFRPE.

A equipe do LERA, Bruna Kelly, Bruna Yvila Letícia, Karine, Conceição, Brena, Daniel e Daniele com quem compartilhei muitas dúvidas e conhecimento e várias e várias coletas e construções de lâminas.

Dentre esses, agradeço especialmente a Bruna Kelly, por ter sido uma pessoa muito companheira e sensata, em um dos momentos mais críticos da minha saúde, ela esteve lá me mostrando que valia a pena viver, mesma com a dor dela, ela tentava aliviar a minha.

À Swami, Silmara, Tainá, Juliana, Diego, Deibson e Renata, que também se fizeram presentes e sempre estiveram dispostos a ajudar. Obrigada, pessoal!

À Professora Ana Virgínia, que me aceitou, me incentivou, me ajudou, me entendeu e possibilitou a defesa desta dissertação. As palavras não são capazes de definir o tamanho da

minha gratidão por tudo que a senhora fez por mim. Infelizmente, não pude ser a aluna que eu mesma tinha idealizado. Desejo a todos os que sofrem com problemas psiquiátricos e que decidem ingressar no meio científico, professores que compreendam nossas limitações, que nos incentivem e que estejam presentes. Muito obrigada!

À Professora Teresa por ter me influenciado a estudar as plantas. Até hoje carrego comigo a empolgação, a curiosidade, metodologias e falas, aplicando-as na minha prática docente. Desde o dia que vi sua aula, tento promover a “cura da cegueira botânica” dos alunos que passam por mim.

À psicóloga Giselle Mendonça e ao psiquiatra Thiago Gonçalves por me diagnosticarem corretamente e por terem me acompanhando durante todo esse período. Sem vocês, eu ainda estaria fora da realidade. Obrigada!

À Fabiane Santos e Pedro Sena, por serem os melhores amigos que alguém pode ter. Amo muito vocês!

À minha mãe, Mônica Fonseca, por estar ao meu lado em todos os momentos, por ter me salvado e por sempre acreditar em mim, mesmo quando nem eu mesma sou capaz de acreditar. Te amo muito!

Durante esses anos e diante de todas as experiências de quase morte, percebi que a vida é como um piscar de olhos, as coisas acontecem em ciclos e de forma inesperada. Então, eu percebi que preciso abraçar quem eu sou, compreender e desenvolver este delicado equilíbrio. E que para expulsarmos os “dementadores”, precisamos nos apegar aos detalhes da vida que nos preenchem de felicidade.

A todos que me preencheram de felicidade e que me ajudaram a “conjurar o patrono”, meu muito obrigada!

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Percentual de ocorrência de ornamentação da exina de acordo com as estratégias de liberação de pólen nas espécies de Papilionoideae e Caesalpinoideae-Cassiinae	52
Figura 2 – Razão P/E média geral (losango preto grande) de grãos de pólen de acordo com as diferentes estratégias de liberação de pólen nas espécies de Papilionoideae e Caesalpinoideae-Cassiinae	53
Figura 3 – Diâmetro polar médio geral (losango preto grande) de grãos de pólen de acordo com as diferentes estratégias de liberação de pólen nas espécies de Papilionoideae e Caesalpinoideae-Cassiinae	54

SUMÁRIO

RESUMO.....	10
ABSTRACT.....	11
INTRODUÇÃO GERAL.....	12
REVISÃO DE LITERATURA.....	15
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	25
CAPÍTULO 1	32
Resumo.....	34
Abstract	35
1. Introdução	36
2. Material e métodos.....	38
3. Resultados	40
4. Discussão	41
Agradecimentos.....	44
Referências	45
Legendas de Tabelas e Figuras.....	52
CONSIDERAÇÕES FINAIS	55
NORMAS DA REVISTA.....	56

RESUMO

A evolução floral em Leguminosae selecionou polinizadores, tornando-os mais especializados. A maior expressão disto ocorre em Papilionoideae, apresentando quatro mecanismos de liberação do pólen: pistão, *brush*, valvular e explosivo. Considerando que há diferentes estratégias na liberação de pólen entre espécies de Leguminosae, levantamos a hipótese de que há diferença entre as características morfológicas dos grãos de pólen e os diferentes mecanismos florais nas espécies de Papilionoideae e Caesalpinoideae *s.l.* poricidas. Para testar a hipótese, foi construído um banco de dados com informações dos pólenes de 121 espécies de Leguminosae polinizadas por abelhas e com diferentes mecanismos de apresentação, coletadas a partir de literatura publicada e material disponível na Rede de Catálogos Polínicos. Foram utilizadas análises estatísticas de variância para estabelecer relação entre as categorias. A partir disso, foi percebida uma relação significativa entre: ornamentação da exina e estratégias de liberação; razão Pólen/Exina (P/E), média geral e diâmetro médio geral do eixo polar dos grãos de pólen, e as diferentes estratégias de liberação de pólen. Conclui-se que, tanto pela diversidade quanto pelo conjunto complexo de estratégias reprodutivas, a evolução dos sistemas de Leguminosae vem construindo uma relação forte entre a morfologia polínica e os mecanismos de liberação dos grãos de pólen.

Palavras-chave: Estratégias de liberação de pólen, ornamentação da exina, Fabaceae, polinização, Papilionoideae, Caesalpinoideae.

ABSTRACT

The floral evolution in Leguminosae selected pollinators, making them more specialized. The highest expression of this occurs in Papilionoideae, with four pollen release mechanisms: piston, brush, valve and explosive. Considering that there are different strategies for pollen release among Leguminosae species, we hypothesize that there is a difference between the morphological characteristics of the pollen grains and the different floral mechanisms in the species of Papilionoideae and Caesalpinioideae s.l. poricides. To test the hypothesis, a database was built with information on the pollens of 121 species of Leguminosae pollinated by bees and with different presentation mechanisms, collected from published literature and material available in the Pollen Catalog Network. Statistical analyzes of variance were used to establish a relationship between the categories. From this, a significant relationship was noticed between: exine ornamentation and release strategies; Pollen/Exine (P/E) ratio, general average and general average diameter of the polar axis of the pollen grains, and the different pollen release strategies. It is concluded that, due to both diversity and the complex set of reproductive strategies, the evolution of Leguminosae systems has been building a strong relationship between pollen morphology and the mechanisms of pollen grains release.

Key words: Pollen release strategies, exine ornamentation, Leguminosae, pollination, Papilionoideae, Caesalpinioideae.

INTRODUÇÃO GERAL

Ao longo do processo evolutivo, as angiospermas desenvolveram adaptações morfológicas nas flores, frutos e sementes, que minimizaram as limitações advindas da imobilidade e possibilitaram uma maior diversificação e irradiação pelo ambiente terrestre (RAVEN; EVERT; EICHHORN, 2006). Muitas das adaptações ocorreram em conjunto com os animais, em um processo de coevolução. Nessas plantas, o sucesso da reprodução sexuada é em grande parte dependente da interação com animais, os quais são atraídos às estruturas reprodutivas devido aos vários atributos como cor, odor, forma e oferta de recursos (ex. flores de pólen e néctar). Esta íntima associação refletiu numa maior diversidade, estabelecimento e dominância dessas plantas no ambiente terrestre (WILMER, 2011).

O processo de polinização é datado desde a Era Mesozóica e ao que tudo indica a entomofilia estimulou a evolução das angiospermas, tendo início a partir da atração entre os coleópteros e os grãos de pólen, seguido pelos himenópteros, lepidópteros e as aves (LIMA, 2010). Por terem uma ampla dieta, os coleópteros não se tornaram os melhores polinizadores e as vespas, moscas e abelhas se tornaram insetos mais íntimos das plantas, por apresentarem mais adaptações. Abelhas representam o grupo mais importante e adaptado, possuem uma estrutura corpórea que pode estar adaptada a coleta de néctar, óleos florais e perfumes, bem como à coleta e transporte de pólen (RAVEN, 1992; LIMA, 2010).

Entre as Angiospermas, Fabaceae é a terceira família considerada como a mais diversa do mundo e no Brasil ocupa a primeira posição, apresentando cerca de 215 gêneros e 2.750 espécies (LEWIS, 2005; LIMA et al., 2014). Na classificação atual, encontra-se dividida em seis subfamílias: Duparquetioideae, Cercidoideae, Detarioideae, Caesalpinoideae e Papilionoideae, que são diferenciadas taxonomicamente pela análise molecular e pela morfologia floral (LPWG, 2017).

Por ser diversa e amplamente distribuída, a família Fabaceae apresenta uma grande variabilidade de sistemas de polinização (BUCHMANN, 1983). Entre eles está o mecanismo de liberação por vibração ou “Buzz-pollination”, que geralmente ocorre em flores com anteras poricidas e que disponibilizam apenas o pólen como recurso floral (VOGEL, 1978). Este tipo de polinização é amplamente estudado e consiste no processo de liberação dos grãos a partir do movimento de contração e relaxamento dos músculos de voo de determinadas abelhas fêmeas (BUCHMANN, 1983).

Na subfamília Papilionoideae, apesar da semelhança entre as flores, foram descritos inicialmente por Leppik (1966), Delpino (1868), Buchmann (1978) e López (1999) quatro tipos de mecanismos de liberação secundária do pólen, são eles: valvular, explosivo, pistão e escova (“brush”).

Nas flores com liberação explosiva (*Desmodium* e *Periandra*), os estames e o estigma estão fechados pelas quilhas e só são expostos quando o polinizador as pressiona (LÓPEZ et al, 1999; RODRÍGUEZ- RIAÑO, 1999). Com a pressão exercida, os estames e estigmas são liberados e atingem o corpo do animal, neste caso a flor só tem uma chance de depositar os grãos de pólen no polinizador, pois uma vez que o gatilho é ativado as peças não retornam à posição original (ARROYO, 1981; GALLONI et al., 2007).

Já no mecanismo valvular, os estames e o estigma emergem das carenas enquanto que as quilhas estão sendo pressionadas pelo polinizador e as alas se movem para baixo para facilitar o acesso ao nectário intra estaminal (quando presente), situado na base do ovário. Assim que o polinizador sai da flor, as peças voltam para o lugar de origem e pode ser visitada mais de uma vez. Alguns gêneros que possuem esse mecanismo são: *Melilotus*, *Onobrychis*, *Astragalus* e *Trifolium* (RODRÍGUEZ- RIAÑO, 1999).

No mecanismo de pistão, as extremidades dos filamentos são engrossadas apicalmente e expulsam os grãos das anteras em pequenas quantidades até as quilhas, que são afuniladas e possuem um pequeno orifício na região apical. Os gêneros *Lotus* e *Stylosanthes* são exemplos deste mecanismo. De forma bem semelhante, as espécies com mecanismo de escova, apresentam o estigma no formato de uma escova de tricomas que empurra (varre) os grãos para o ápice das quilhas, *Centrosema* e *Canavalia* são exemplos deste mecanismo (RODRÍGUEZ- RIAÑO, 1999).

Quanto às flores, numa análise mais acurada dos verticilos, foi percebido que a tendência evolutiva das flores de Fabaceae é o desenvolvimento de mecanismos para minimizar a perda dos grãos de pólen e do néctar (ARROYO, 1981). Isto acabou propiciando uma seleção gradual de polinizadores cada vez mais sofisticados e uma eliminação dos vetores não especialistas. A mais alta expressão de tais avanços se dá nas flores de Papilionoideae que possuem o mecanismo explosivo de liberação do pólen (ARROYO, 1981).

Estudos palinológicos feitos para Fabaceae, mostram que a família apresenta uma alta variabilidade morfológica, sendo considerada euripolínica (VISHNU-MITRE; SHARMA, 1962). Algumas características dos grãos de pólen, tais como tamanho, forma, estratificação, ornamentação e composição podem estar relacionadas ao tipo de polinizador, porém, essa relação, embora já venha sendo estudada, ainda é inconclusiva devido à dificuldade de demonstrar essa interação (HESSE, 2000).

Wodehouse (1935), na tentativa de estabelecer um padrão palinológico, fez uma associação generalista entre os grãos de pólen de plantas anemófilas e entomófilas e observou que na anemofilia os grãos eram mais lisos e secos, enquanto que nas plantas entomofílicas os grãos eram mais ornamentados e com a presença de uma mucilagem. Alguns anos depois, Hesse (1981), também ressalva que há uma variação na ornamentação dos pólenes dessas duas

síndromes e confirma que a ornamentação e mucilagem (polenkitt e fios de vicina) estão associados à adaptação aos insetos polinizadores.

Com o mesmo objetivo, Ferguson e Skvarla (1982) realizaram um estudo mostrando a influência da morfologia polínica na polinização, a partir da análise da estratificação da exina em Papilionoideae (Fabaceae), no entanto o estudo foi inconclusivo, mostrando diversas características únicas para cada síndrome estudada, mas não o suficiente para estabelecer um padrão. Jones e Jones (2001) citaram as plantas cantarófilas como exemplo dessa interação, as quais apresentam grãos de pólen grandes, monocolpados e tricolpados com ornamentação de escabradas a reticuladas. Essas informações sobre a elaboração e ornamentação superficial dos grãos de pólen podem fornecer uma medida de avanço evolutivo (LOPEZ; 1999).

As evidências sugerem a existência de um padrão polínico para determinados grupos de polinizadores e para os diferentes mecanismos florais. Assim, o presente estudo baseia-se na hipótese de que há diferença significativa entre as características morfológicas, quantitativas e qualitativas dos grãos de pólen e os diferentes mecanismos de liberação e apresentação dos grãos de pólen de espécies da subfamília Papilionoideae e Caesalpinoideae poricidas.

REVISÃO DE LITERATURA

1. Fabaceae

A família Fabaceae é considerada a terceira maior dentro do grupo das Angiospermas, apresentando cerca de 18.000 espécies, ficando atrás apenas das famílias Asteraceae e Orchidaceae (LEWIS, 2005; VEITCH, 2013; FUNK; STUESSY; BAYER, 2009). Atualmente encontra-se dividida em três sub-famílias: Caesalpinoideae (cerca de 3.000 espécies), Mimosoideae (cerca de 3.000 espécies) e Papilionoideae (com cerca de 1.200 espécies), onde são basicamente diferenciadas taxonomicamente pela morfologia da flor (JUDD; 1999; LEWIS; SCHRIRE; LOCK, 2005). Possui uma distribuição cosmopolita, estando muito bem

representada nas zonas tropicais, subtropicais e temperadas, dentre essas áreas, as que apresentam uma maior diversidade de espécies de Fabaceae são as que possuem uma maior variação topográfica (POLHIL, 1981; DOYLE; LUCKOW, 2003; FLORES; RODRIGUES, 2010).

No Brasil ocorre cerca de 215 gêneros e 2.750 espécies, assumindo-se como a família mais rica, que por sua vez estão distribuídas em quase todas as fitofisionomias, sendo consideradas generalistas e na maioria das vezes dominantes, podendo ainda serem encontradas em ambientes aquáticos (QUEIROZ;2009; LIMA et al.; 2014). A alta capacidade de distribuição e dominância das espécies de Fabaceae em diversos ambientes, evidencia a sua importância ecológica e seu relevante papel na manutenção do equilíbrio ecossistêmico (QUEIROZ, 2009).

Devido a sua relação simbiótica com bactérias fixadoras de nitrogênio, há uma melhor assimilação de compostos nitrogenados, cruciais para o estabelecimento e desenvolvimento da planta, o que facilita a sua colonização em ambientes com solos pouco férteis. Como é ressaltado por Queiroz (2009), as Fabaceae, ou também denominada Leguminosae, apresentam a maior diversidade na América tropical, onde desempenham uma importante função na manutenção do equilíbrio ecológico. São responsáveis pela produção de néctar, pólen, frutos e sementes, onde esses recursos estão diretamente associados a fauna local, servindo como fonte de alimentos ou suporte para a reprodução (RAGUSA-NETTO; FECCHIO, 2006).

Fabaceae é considerada como uma das famílias mais importantes economicamente. Suas espécies são usadas desde a antiguidade na medicina e na alimentação como feijão (*Phaseolus vulgaris* L), amendoim (*Arachis hypogaea* L.), fava (*Vicia faba* L.) e soja (*Glycine max* Merr.). Também são úteis como forrageira, madeireira, como cerejeira (*Amburana cearensis* (Allemão) A.C. Sm.), o angico (*Anadenanthera* sp, Speg.) e o sansão-do-campo (*Mimosa caesalpiniaefolia* Benth.), bem como melífera e ornamental como o flamboyant (*Delonix regia*

(Bojer) Raf.) e a pata-de-vaca (*Bauhinia variegata* L.), fornecedoras de celulose, óleos, lenha, carvão, tintas e outros (MARTINS, 2009; SOUZA; SOUZA, 2011). Em decorrência da sua abundância, são muito utilizadas no processo de reflorestamento e manejo de áreas degradadas (SOUZA; LORENZI; 2012; MACHADO et al., 2006).

São plantas facilmente conhecidas pelo gineceu unicarpelar que dá origem ao fruto típico da família, o legume. Apesar dessa característica marcante, a família reúne plantas com uma alta variabilidade morfológica, desde o hábito, até a morfologia das folhas e flores. Apresentam folhas pinadas, alternas ou opostas, geralmente estipuladas, com a base dilatada e modificadas em pulvino, podendo ser transformadas em espinhos, apresentam nectários extraflorais e as vezes possuem pontuações translúcidas. As flores estão organizadas em inflorescências do tipo racemosa, são vistosas, hermafroditas, pentâmeras, diali- ou gamossépalas e diali- ou gamopétalas, podem ser actino- ou zigomorfas, diclamídeas ou mais raramente monoclamídeas, o ovário é súpero e o fruto mais comum é o legume, porém também pode ser do tipo folículo, craspédio, lomento, sâmara ou drupa (SOUZA; LORENZI, 2012; BORGES;2010).

Apresentam uma alta diversidade de caracteres, sendo assim considerada uma família europolínica, contendo grãos de pólen mônades, tricolpados e tectado-reticulado (GUINET; 1981). Tal diversidade palinológica permite a determinação de tribos, subtribos, subfamílias, e até mesmo de gêneros (VISHNU-MITRE; SHARMA; 1962). Apesar da importância taxonômica dos grãos de pólen para esta família, poucos estudos foram realizados.

2. Fabaceae: Atributos florais e Polinização

Ao longo do processo evolutivo as plantas desenvolveram uma série de adaptações morfológicas nas flores, nos frutos e nas sementes, os quais minimizaram as limitações advindas da imobilidade e tornaram mais eficaz a sua diversificação e irradiação pelo território.

Assim, a reprodução das Angiospermas depende dos seus mecanismos de coevolução com os animais, sendo estes atraídos por meio de atributos florais tais como cor, forma, perfume e recompensas florais diferenciadas. Sendo assim, ao se transportarem de uma flor à outra promovem o processo da polinização sexuada, que foi crucial para a diversificação, estabelecimento e dominância deste grupo (RAVEN; EVERT; EICHHORN, 2001, WILLMER, 2011).

Com base nas análises filogenéticas, foi determinado que as subfamílias Mimosoideae e Papilionoideae formam um grupo natural, monofilético, enquanto que Caesalpinoideae é parafilético, esta, que por sua vez, apresenta uma grande variabilidade de estruturas vegetativas e reprodutivas, além de uma heterogeneidade ecológica e é mais facilmente identificada pela ausência de características únicas presentes nas outras duas subfamílias. Esse grupo pode conter flores uni ou bissexuadas, e são geralmente actinomorfas, no entanto são encontrados representantes mais raros com simetria zigomorfa. Geralmente possuem flores pentâmeras ou tem as peças florais reduzidas a duas pétalas, como nas espécies do gênero *Bauhinia* (BIONDO et al; 2005; DOYLE; 2001).

Mimosoideae, diferentemente das outras duas subfamílias, é caracterizada por apresentar políades como unidade de dispersão, heterogeneidade no tamanho dos grãos de pólen, no tipo apertural, podendo ser porado ou colporado, além de diferenças na ornamentação (GUINET; 1981), geralmente oferecem como recompensa o pólen e o néctar, podendo ser polinizada tanto por abelhas pequenas quanto por grandes (*Bombus*), e ainda há registros para espécies do gênero *Mimosa* e *Inga*, de polinização por esfingídeos e borboletas, respectivamente (DUTRA et al; 2009).

A subfamília Papilionoideae apresenta caracteres morfológicos florais mais distintos, são conhecidas como flores papilionadas, por apresentar uma pétala superior, chamada de vexilo, duas laterais, que são as alas e duas inferiores que são as carenas, geralmente envolvendo

o gineceu, além disso possuem um tubo estaminal. Esses caracteres florais afetam as atividades de forrageamento dos polinizadores (ARROYO; 1981; TUCKER; 2003). Segundo Leppik (1966) a estrutura zigomorfa das Papilionoideae se deu pela forte pressão exercida pelas abelhas, ele ressalva que a tendência geral da evolução é modificar os tipos florais actinomorfas, que por sua vez possuem um comportamento mais generalistas, sendo visitadas por uma maior diversidade de animais, em zigomorfos que são mais seletivas, possuindo várias estratégias de liberação do pólen.

Na literatura são descritas algumas estratégias e/ou mecanismos florais que podem ser observados entre as espécies da família Fabaceae e estão relacionados e caracterizados abaixo:

3. Estratégias de polinização

Michener (1962), descreve a polinização por vibração como um interessante método de coleta de pólen pelas abelhas e ressalva a produção de um som audível por elas durante a coleta. O referido som, é provocado pela vibração da musculatura torácica das abelhas, que acaba por provocar a ruptura das anteras e conseqüente liberação dos grãos de pólen, processo conhecido como *buzz pollination* (BUCHMANN; HURLEY, 1978). Ainda em 1962, Michener desenvolveu estudos de polinização por vibração e relacionou essa estratégia a estrutura das anteras poricidas. Neste mesmo sentido, Harter *et al.* (2002), realizaram estudos com plantas melitófilas na floresta de Araucaria e perceberam que 10% delas apresentaram anteras poricidas com uma única abertura apical que se rompe quando recebe um estímulo vibratório.

No entanto, essa estratégia de polinização não está restrita as espécies que possuem anteras poricidas. Nos estudos realizados por Michener (1962), Buchmann e Hurley (1992) e Gottsberger e Silberbauer-Gottsberger (2006) foi visto que espécies de Myrtaceae também se enquadram neste tipo de estratégia, apesar de terem anteras longitudinais. Lopes e Machado (1996) observaram ainda que tinham muitas espécies da família Fabaceae que também eram

dependentes da vibração e que não possuíam anteras poricidas, como é o caso de *Swartzia*, que possui antes rimosas.

Algumas flores são consideradas como flores de pólen, são as que apresentam anteras poricidas e são polinizadas exclusivamente por abelhas fêmeas. Estas vibram por meio da contração da musculatura alar promovendo a adesão dos grãos a região ventral da abelha. Este fenômeno da vibração chamado de “*Buzz – pollination*”, está associado a facilitação da adesão dos grãos de pólen ao corpo do vetor (BUCHMANN, 1983).

Nos gêneros de Fabaceae, *Senna* Mill. *Chamaecrista* Moench. e *Cassia* L., são encontradas, além da estratégia de vibração, duas outras estratégias principais. A enantiostilia, que está relacionada a posição do gineceu, posicionando-se para a direita ou esquerda e a heteranteria que é interpretada como uma estratégia de divisão de funções de alimentação e polinização entre as anteras, as quais geralmente se diferenciam pelo tamanho, cor, posicionamento, direcionamento do poro e viabilidade polínica (VALLEJO-MARÍN et al., 2009; ALMEIDA et al., 2013). Vogel (1978) e Vallejo-Marín et al (2009) e Buchmann (1983) ressaltam que há uma possível relação evolutiva entre as espécies que possuem flores de pólen e a heteranteria, pois as diferentes funcionalidades dos estames minimizam o risco de limitação polínica, logo é considerada como uma resposta da planta para assegurar a reprodução com economia de recursos e contribui para a diversidade morfológica floral.

Na subfamília Papilionoideae, a apresentação de pólen para a polinização pode ocorrer a partir de quatro formas específicas de mecanismos de polinização. São eles: Liberação explosiva, valvar, pistão e *brush*. Nas flores de Papilionoideae com liberação explosiva, os estames e o estigma estão fechados pelas quilhas e só são expostos, quando o polinizador pressiona as alas e as quilhas (LÓPEZ et al.; 1999). Com a pressão exercida, os estames e estigmas são liberados e atingem o corpo do animal, neste caso a flor só tem uma chance de depositar os pólenes no animal, pois uma vez que o gatilho é ativado as peças não retornam à

posição original. Essas flores tem uma total dependência do seu polinizador, pois só a pressão exercida por ele pode ativar o gatilho de maneira correta e ter os grãos de pólen depositados num local específico do corpo do animal (ARROYO; 1981; GALLONI et al.; 2007).

No mecanismo valvular, os estames e o estigma emergem das carenas enquanto que as quilhas estão sendo pressionadas pelo polinizador e as alas se movem para baixo para facilitar o acesso ao nectário intra-estaminal situado na base do ovário, assim que o polinizador sair da flor as peças voltam para o lugar de origem e pode ser visitada mais de uma vez. Os gêneros de Fabaceae que possuem esse mecanismo são: *Melilotus*, *Onobrychis*, *Astragalus*, *Trifolium*, etc. (RODRÍGUEZ-RIANO; 1999). No tipo pistão, o pólen é empurrado em pequenas quantidades até a extremidade da quilha, cada vez que ocorre visita. O tipo brush é caracterizado pela presença de tricomas no estilete, onde estão apresentados os grãos de pólen que também são direcionados para a extremidade da quilha (LEPPIK; 1966).

Do ponto de vista de interações ecológicas, entre as espécies de Fabaceae há poucos registros de outros tipos de polinização que não seja melitófilas. Encontra-se ornitofilia em Phaseoleae e Sophoreae (ARROYO, 1981), quiropterofilia em *Mucuna* e *Alexa* e um caso de polinização abiótica do tipo anemofilia no gênero *Ateleia* (JANZEN; 1989).

As flores de Fabaceae estão tão especializadas que em sua maioria são acessíveis aos polinizadores do grupo do himenópteros especialmente abelhas, visitantes dos gêneros como *Xylocopa*, *Apis*, *Centris* e *Bombus*, este último gênero foi muito importante nas Fabaceae do hemisfério norte e que ao que tudo indica parece ter sido o responsável pelo desenvolvimento seletivo de flores largas e estreitas em *Trifolium* e outros gêneros (ARROYO, 1981).

4. Pólen vs. Polinizadores

As interações entre os insetos e as plantas (hebivoria e polinização) são verificadas desde eras geológicas passadas. A polinização é datada desde a Era Mesozóica, que por sua vez é conhecida como “a idade média da evolução da vida” (GUERRA; GUERRA; 1997). Ao final

dessa Era, surge um novo grupo de plantas, as Angiospermas, que possuíam um eficiente sistema de polinização e dispersão de diásporos e suas flores são muito bem adaptadas à interação com os animais. Com a extinção dos dinossauros, a diversidade e abundância dos mamíferos aumentaram consideravelmente, com isso as angiospermas passaram a conquistar mais regiões, tendo em vista que os mamíferos são os maiores consumidores de frutos e, portanto, se tornam os maiores agentes dispersores. A diversificação das angiospermas não se deu apenas pela interação com os mamíferos, as estruturas florais estão diretamente associadas aos insetos, sendo estes, os maiores e mais eficientes agentes polinizadores, possibilitando a alta diversidade florística, dando às angiospermas o status de maior classe taxonômica do Reino Plantae (JUDD; RAVEN, 1992).

Ao que tudo indica a polinização por insetos estimulou a evolução das angiospermas e se iniciou a partir da atração entre os Coleópteros e os grãos de pólen, seguido pelos Himenópteros, Lepidópteros e as Aves. Essa relação se deu de forma intrínseca, onde havia uma troca, visto que os animais se alimentavam de algum recurso oferecido pela flor e estas tinham a garantia da reprodução cruzada. Para que a polinização seja possível e efetiva o polinizador precisa ser induzido a frequentar a flor da mesma espécie, é necessário que ele permaneça na flor tempo suficiente para que o pólen possa se aderir a ele, para isso a flor precisa ter sistemas mecânicos e o pólen precisa ser preso de maneira firme para garantir sua chegada ao carpelo de outra flor (LIMA, 2010).

Como já citado, os coleópteros foram os primeiros insetos a interagirem com as flores, no entanto ao longo da evolução eles não se tornaram os melhores polinizadores, pois sua dieta é muito diversa, variando de grãos de pólen a cadáveres. Logo, a relação mais íntima se dá pelas abelhas, vespas e moscas, sendo as abelhas o grupo mais importante e adaptado. Elas apresentam a estrutura corpórea (peças bucais, apêndices) adaptada a coleta e transporte do pólen e néctar, algumas delas possuem adaptações específicas, como cerdas grossas que servem

para prender os grãos de pólen (geralmente são polens grandes), aparelho bucal alongado que estão associados às flores com a corola tubulosa (RAVEN; 1992).

Em Fabaceae os grãos de pólen podem estar reunidos em tétrades, políades, mássulas ou polínias, no qual segundo Pacini (2000), são estruturas associadas à zoofilia e que limitam o número de pólenes depositados no estigma. Na composição do pólen existem proteínas, carboidratos, aminoácidos, lipídios, minerais, enzimas e pigmentos, que podem ser utilizados como recurso alimentar para insetos e suas larvas, além de sua função reprodutiva (JONES; JONES, 2001; DAFNI, 2005). Podem ser atrativos para os animais pela sua diversidade de cores, tamanho e até mesmo pelo sentido olfativo, que estão associados à liberação do pollenkitt (DOBSON; BERGSTRÖM, 2000; LUNAU, 2000).

O pollenkitt consiste em uma substância lipídica que deriva da desintegração do tapetum da antera, que tem a função de auxiliar na fixação do pólen nos animais e servir como fonte energética para os eventuais polinizadores (JUDD, 2009). Foi percebido, a partir de análises polínicas, que a presença do pollenkitt está associada à zoofilia, pois em plantas anemófilas essa estrutura não está presente, outra função descrita para o pollenkitt é a camada mucilaginosa que o recobre e permite uma maior fixação dos grãos do corpo do agente polinizador (NEPI; FRANCHI, 2000; PACINI, 2000).

Já em 1935, Wodehouse fez uma associação generalista entre os grãos de pólen de plantas polinizadas pelo vento e aquelas polinizadas pelos insetos. Observou que na anemofilia os grãos eram mais lisos e secos, enquanto que nas plantas entomofílicas os pólenes eram mais ornamentados e com a presença de uma mucilagem. Alguns anos depois Hesse (1981), também ressalva que há uma variação na ornamentação dos pólenes dessas duas síndromes e que a ornamentação e mucilagem (polenkitt e fios de vicina) estão associados a adaptação aos insetos. Em relação aos fios de vicina presentes no pólen, Skvarl et al (1978) e Arroyo (1976) relatam que nas espécies de Onagraceae, os fios estão associados a ornitofilia, pois perceberam que nas

plantas polinizadas por abelhas, não havia registros de fios de vicina e nas polinizadas por aves os fios estavam presentes.

A evolução floral de Fabaceae está caracterizada por uma tendência a eficiência da economia do pólen e do néctar, que propiciou uma seleção gradual dos polinizadores cada vez mais sofisticados e a eliminação dos vetores não especializados, onde as abelhas exercem um papel fundamental na polinização deste grupo, tendo em vista a coevolução entre eles. A mais alta expressão de tais avanços se dá nas flores de Papilionoideae com o mecanismo explosivo de pólen, onde apenas uma única visita será efetiva (ARROYO, 1981).

A relação de adaptabilidade entre a parede do grão de pólen e o polinizador torna-se pouco estudada pela dificuldade de demonstrar essa interação (HESSE, 2000). Estudo realizado por Ferguson e Skvarla (1982), mostra a influência da morfologia polínica na polinização, a partir da análise da estratificação da exina em Papilionoideae (Leguminosae). Jones e Jones (2001) citaram como exemplo dessa interação, as plantas cantarófilas, que por sua vez apresentam grãos de pólen grandes, monocolpados e tricolpados com ornamentação de escabradadas a reticuladas.

A elaboração e ornamentação superficial podem fornecer uma medida de avanço evolutivo. Em Papilionoideae, parece que certas características mais determinantes para diferenciar tribos, por exemplo no Velho Mundo os polens tendem a ser tricolporado com exina proeminente. Já os grãos de pólen do Novo Mundo tendem a ser tricolpados e com exina reduzida (PUNT et al., 1975).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALMEIDA, N. M., C.C. CASTRO, A. V. LEITE, R. R. NOVO, AND I. C. MACHADO. **Enantiostyly in *Chamaecrista ramosa* (Fabaceae- Caesalpinoideae): floral morphology, pollen transfer dynamics and breeding system.** *Plant Biology* 15: 369-375, 2013.

ANDERSSON; L. Marantaceae. In: K. Kubitzki (ed.). **The families and Genera of Vascular Plantas. Volume IV. Flowering plantas, Monocotyledons, Alismatanae and Commelinanae (except Graminae).** Springer-Verlag, Berlin. P.278-293, 1998.

ARMBRUSTER; W. S. **The specialization continuum in pollination systems: diversity of concepts and implication for ecology, evolution and conservation.** *Funcional Ecology*, 2017.

ARROYO, M. T. KALIN. The systematics of the Legume genus *Harpalyce* (Leguminosae: Lotoideae). *Memoirs of tht New rork Botanical Garden*, 26(4): 1-60, 1976.

ARROYO, M. T. KALIN. Breeding systems and pollination biology in Leguminosae. In R. M. Polhill & P. H. Raven (Eds), *Aduances in I4gumc Systematics: 723-769.* Kew: Royal Botanic Gardens, 1981.

BEZERRA, E. L. H. **The evolution of plant sexual diversity.** *Nature Reviews Genetics* 3: 274-284, 2002.

BEZERRA, E. L. S.; MACHADO, I. C. **Biologia floral e sistema de polinização de *Solanum estramoniflium* Jacq. (Solanaceae) em remanescente de Mata Atlântica-Pernambuco.** *Acta botanica brasílica* 17:247-257, 2003.

BIONDO, E.; MIOTTO, S. T. S. & SCHIFINO-WITTMANN, M. T. **Citogenética de espécies arbóreas da subfamília Caesalpinioideae, Leguminosae do sul do Brasil.** *Ciência Florestal* 15: 241-248, 2005.

BORGES, L.M. **Mimosoideae na Serra do Cipó, Minas Gerais, e análise da variabilidade morfológica de *Minosa macedoana* Burkart.** Dissertação (Mestrado em Botânica) - Universidade de São Paulo, São Paulo, 2010.

BUCHMAN, S. L. **Buzz pollination in angiosperms.** In Handbook of Experimental Pollination (C. E. Jones; R. J. Litten, eds). Van Nostrand Reinhold, New York, p. 73-113, 1983.

BUCHMANN, S.L. & HURLEY, J.P. **A biophysical model for buzz pollination in angiosperms.** Journal of Theoretical Biology, 72: 639-657, 1978.

CLASSEN-BOCKHOFF. R.; PISHTSCHAN. E. **The explosive style in Marantaceae – Preliminary results from anatomic studies.** In: Spat, Speel, eds. Plant Biomechanics. New York: Thelme- Verlag, 2000.

CREPET, W. L. Some aspects of the pollination biology of Middle Eocene angiosperms. **Review of Palaeobotany and Palynology, 27:** 213-238, 1979.

DAFNI, A. **Rewards in Flowers (Introduction).** In: DAFNI, A.; KEVAN, P. G.; HUSBAND, B. C. Practical Pollination Biology. Cambridge, Ontario, Canadá: Enviroquest, 2005.

DOBSON, H. E. M.; BERGSTROM, G. **The ecology and evolution of pollen odors.** Plant Systematics and Evolution, v. 222, n. 1-4, 63-87, 2000.

DOYLE, J. J.; LUCKOW, M. A. **The rest of the iceberg: legume diversity and evolution in a phylogenetic context.** Plant Physiology, Lancaster, v. 131, n. 3, p. 900-910, 2003.

FAEGRI, K.; VAN DER PIJL, L. **The principles of pollination ecology.** 3. ed. New York: Pergamon Press, 243p, 1979.

FERGURSON, F. L. S.; SKVARLA, J. J. **Pollen morphology in relation to pollinators in Papilionoideae (Leguminosae)**. Botanical Journal of the Linnean Society, v. 84, p. 183-193, 1982.

FERGUSON, I. K. & SKVARLA, J.J. The pollen morphology of the subfamily Papilionoideae (Leguminosae). In R. M. Polhill & P. H. Raven (Eds), *Advances in Legume Systematics*: 85-896. Kew: Royal Botanic Gardens, 1981.

FLORES, A. S.; RODRIGUES, R. S. **Diversidade de Leguminosae em uma área de savana do estado de Roraima, Brasil**. Acta Botanica Brasilica, São Paulo, v. 24, n. 1, p. 175-183, 2010.

FUNK, V. A.; STUESSY, T.; BAYER, R. **Systematics, evolution, and biogeography of Compo**, 2009.

GOTTSBERGER, G. & SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. **Life in the Cerrado: a South American Tropical Seasonal Vegetation**. Vol. II. Pollination and seed dispersal (First Edition). Reta Verlag, Ulm. 384 p, 2006.

GRAHAM, A. & BARKER, G. Palynology and tribal classification in the Caesalpinioideae. In R. M. Polhill & P. H. Raven (Eds), *Advances in Legume Systematics*: 801-834. Kew: Royal Botanic Gardens, 1981.

GUERRA, A.T. & GUERRA, A. J. T. **Novo Dicionário Geológico- geomorfológico**. Ed. Bertrand Brasil. Rio de Janeiro, 1997.

GUINET, PH. **Comparative account of pollen characters in the Leguminosae**. Pp. 789-799. In: Polhill, R.M. & Raven, P.H. (ed.). *Advances in Legume Systematics - part 2*. Kew, Royal Botanic Gardens, 1981.

HARTER, B.; LEISTIKOW, C.; WILMS, W.; TRUYLIO, B. & ENGELS, W. **Bees collecting pollen from flowers with poricidal anthers in a south Brazilian Araucaria forest: a community study.** *Journal of Apicultural Research*, 40 (1-2): 9:16, 2002.

HESSE, M. **Pollen wall stratification and pollination.** *Plant Systematics and Evolution*, v. 222, n. 1-4, p. 1-17, 2000.

JESSON, L. K., BARRETT. **The comparative biology of mirror-image flowers.** *Int. J. Sci.*, 164 (5 Suppl.): 237-249, 2003.

JONES, G.D. & JONES, S.D. **The uses of pollen and its implications for entomology.** *Neotropical Entomology*, v. 30, n. 3, p. 341-350, 2001.

JUDD, W. S.; CAMPBELL, C. S.; KELLOGG, E. A.; STEVENS, P. F. & DONOGHUE, M. **J. Sistemática vegetal: um enfoque filogenético.** 3 ed. Artmed, Porto Alegre, 632p, 2009.

JUDD, W.S.; CAMPBELL, C.S.; KELLOGG, E.A. & STEVENS, P.F. **Plant Systematics, a Phylogenetic Approach.** Sunderland, Sinauer Associates, Inc, 1999.

KENNEDY; H.; **Systematic and pollination of the “closed-flowered” species of Calathea (Marantaceae).** University of California publication in Botany 71: 1-90, 1978.

LEWIS, G. P.; SCHRIRE, B.; LOCK, M. (Ed.). **Legumes of the world.** Richmond: Royal Botanic Gardens. 577 p, 2005.

LIMA, C. **Flores e Insetos: A Origem da Entomofilia e o sucesso das Angiospermas.** (Monografia em Ciências Biológicas) - Centro Universitário de Brasília, Brasília, 2010.

LIMA, H. C. et al. Fabaceae. In: **Lista de espécies da flora do Brasil.** Rio de Janeiro: Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2014. Disponível em: <<http://reflora.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB115>>. Acesso em: 26 set. 2017.

LOPES, A. V.; MACHADO, I. C. **Biologia floral de *Swartzia pickelii* Killip ex Ducke (Leguminosae-Papilionoideae) e sua polinização por *Eulaema* spp. (Apidae- Euglossini).**

Revista Brasil. Bot. São Paulo, V. 19, n. 1, p. 17-24, 1996.

LUNAU, K., PIOREK, V., KROHN, O; PACINI, E. **Just spines—mechanical defense of malvaceous pollen against collection by corbiculate bees.** *Apidologie* 46, 144–149, 2014.

MACHADO, R. L.; CAMPELLO, E. F. C.; RESENDE, A. S.; MENEZES, C. E. G.; SOUZA, C. M.; FRANCO, A. A. **Recuperação de voçorocas em áreas rurais: porque utilizar espécies**

de leguminosas, 2006. Disponível

em:<<http://www.cnpab.embrapa.br/publicacoes/sistemasdeproducao/vocoroca/revegetacao>>.

Acesso em: 26 set. 2017.

MARTINS, M. V. **Leguminosas arbustivas e arbóreas de fragmentos florestais remanescentes no noroeste paulista, Brasil.** Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas (Botânica)) - Universidade Estadual Paulista, Botucatu, 2009.

MICHENER, C.D. **An interesting method of pollen collecting by bees from flowers with tubular anthers.** *Revista de Biologia Tropical*, 10(2): 167-175, 1962.

NEPI, M.; FRANCHI, G.G. **Cytochemistry of mature angiosperm pollen.** *Plant Systematics and Evolution*, v. 222, n. 1-4, p. 65-42, 2000.

PACINI, E. **From anther and pollen ripening to pollen presentation.** *Plant Systematics and Evolution*, v. 222, n. 1-4, p. 19-43, 2000.

POLHILL, R.M.; RAVEN, P.H.; STIRTON, C.H. **Evolution and systematics of the Leguminosae.** In: POLHILL, R.M.; RAVEN, P.H. (Eds.). *Advances in Legume Systematics*, part 1. Royal Botanic Gardens, Kew, 1981.

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

RAGUSA-NETTO, J.; FECCHIO, A. **Plant food resources in diet of a parrot community in a gallery forest of the Southern Pantanal (Brasil)**. Brazilian Journal of Biology. v. 66, n.4, 2006.

RAVEN, P. H.; EVERT, R. F.; EICHHORN, S. E. **Biologia Vegetal**. 5ª ed. Ed. Guanabara Koogan. Rio de Janeiro, 1992.

RAVEN, P. H.; EVERT, R. F.; EICHHORN, S. E. **Biologia Vegetal**. 6. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 906p, 2006.

SOUZA, N. M.; SOUZA, L. A. G. **Levantamento do potencial de aproveitamento das leguminosas no distrito da Barreira do Andirá, Barreirinha, AM**. Enciclopédia Biosfera-Centro Científico Conhecer, Goiânia, v. 7, n.12, 2011.

SOUZA, V. C.; LORENZI, H. **Botânica Sistemática: Guia Ilustrado para Identificação das Famílias de Fanerógamas Nativas e Exóticas no Brasil, baseado em APG III**. 3.ed. Nova Odessa, São Paulo: Instituto Plantarum, 2012.

TUCKER, S.C. **Floral Development in Legumes**. Plant Physiology, v.13, p.911- 926, 2003.

VALLEJO-MARÍN, M., J. S. MANSON, J. D. THOMSON, AND S. C. H. BARRETT. **Division of labour within flowers: heteranthery, a floral strategy to reconcile contrasting pollen fates**. Journal of Evolutionary Biology 22: 828-839, 2009.

VEITCH, N. C. **Isoflavonoids of the Leguminosae**. Natural Product Reports, London, v. 30, n. 7, p. 988-1027, 2013.

VISHNU-MITRE & SHARMA, B.D. **Studies of Indian pollen grains. 1 - Leguminosae.**
Pollen et spores 4: 6-45, 1962.

VOGEL, S. **Evolutionary shifts from reward to deception in pollen flowers.** In A. J. Richards (ed.), *The pollination of flowers by insects*, 89-96. Academic Press, London, England, 1978.

WILLMER, P. **Pollination and Floral Ecology**; Princeton University Press, 2011.

WODEHOUSE, R. P. **Pollen Gruitu.** New York & London: McGraw-Hill, 1935

CAPÍTULO 1

**CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DOS GRÃOS DE PÓLEN E
MECANISMOS FLORAIS DE POLINIZAÇÃO EM PAPILONOIDEAE E
CAESALPINIOIDEAE-CASSIINAE (LEGUMINOSAE)**

A ser submetido ao periódico Acta Botanica Brasílica

1 Artigo Original

2

3

4

5

6

7

8

9 **Características morfológicas dos grãos de pólen e mecanismos florais de polinização em**
10 **Papilonoideae e Caesalpinioideae-Cassiinae (Leguminosae)**

11

12 Monara da Mota Fonseca do Rêgo Barros 0000-0001-6437-0156^{1,3*}, Maria Teresa Buril¹,
13 André Mauricio Melo Santos², Ana Virgínia Leite¹.

14

15

16

17

18

19

20

21 ¹ Universidade Federal Rural de Pernambuco, Departamento de Botânica, Rua Dom Manuel de
22 Medeiros, s/n, Dois Irmãos, 52171-900, Recife, PE, Brasil.

23 ² Universidade Federal de Pernambuco, Centro Acadêmico de Vitória, Núcleo de Biologia, R.
24 Alto do Reservatório, S/n, Bela Vista, 55608-680, Vitória de Santo Antão - PE, Brasil.

25 ³ Autor para correspondência: monaramfrbarros@gmail.com

1 **Resumo**

2 A evolução floral em Leguminosae selecionou polinizadores, tornando-os mais especializados.
3 A maior expressão disto ocorre em Papilionoideae, apresentando quatro mecanismos de
4 liberação do pólen: pistão, *brush*, valvular e explosivo. Considerando que há diferentes
5 estratégias na liberação de pólen entre espécies de Leguminosae, levantamos a hipótese de que
6 há diferença entre as características morfológicas dos grãos de pólen e os diferentes
7 mecanismos florais nas espécies de Papilionoideae e Caesalpinoideae *s.l.* poricidas. Para testar
8 a hipótese, foi construído um banco de dados com informações dos pólenes de 121 espécies de
9 Leguminosae polinizadas por abelhas e com diferentes mecanismos de apresentação, coletadas
10 a partir de literatura publicada e material disponível na Rede de Catálogos Polínicos. Foram
11 utilizadas análises estatísticas de variância para estabelecer relação entre as categorias. A partir
12 disso, foi percebida uma relação significativa entre: ornamentação da exina e estratégias de
13 liberação; razão Pólen/Exina (P/E), média geral e diâmetro médio geral do eixo polar dos grãos
14 de pólen, e as diferentes estratégias de liberação de pólen. Conclui-se que, tanto pela
15 diversidade quanto pelo conjunto complexo de estratégias reprodutivas, a evolução dos
16 sistemas de Leguminosae vem construindo uma relação forte entre a morfologia polínica e os
17 mecanismos de liberação dos grãos de pólen.

18

19 Palavras-chave: Estratégias de liberação de pólen, ornamentação da exina, Fabaceae,
20 polinização, Papilionoideae, Caesalpinoideae.

1 **Abstract**

2 The floral evolution in Leguminosae selected pollinators, making them more specialized. The
3 highest expression of this occurs in Papilionoideae, with four pollen release mechanisms:
4 piston, brush, valve and explosive. Considering that there are different strategies for pollen
5 release among Leguminosae species, we hypothesize that there is a difference between the
6 morphological characteristics of the pollen grains and the different floral mechanisms in the
7 species of Papilionoideae and Caesalpinoideae s.l. poricides. To test the hypothesis, a database
8 was built with information on the pollens of 121 species of Leguminosae pollinated by bees
9 and with different presentation mechanisms, collected from published literature and material
10 available in the Pollen Catalog Network. Statistical analyzes of variance were used to establish
11 a relationship between the categories. From this, a significant relationship was noticed between:
12 exine ornamentation and release strategies; Pollen/Exine (P/E) ratio, general average and
13 general average diameter of the polar axis of the pollen grains, and the different pollen release
14 strategies. It is concluded that, due to both diversity and the complex set of reproductive
15 strategies, the evolution of Leguminosae systems has been building a strong relationship
16 between pollen morphology and the mechanisms of pollen grains release.

17

18 Key words: Pollen release strategies, exine ornamentation, Leguminosae, pollination,
19 Papilionoideae, Caesalpinoideae.

1. Introdução

A evolução floral em Leguminosae está caracterizada por uma tendência a eficiência na economia do pólen e do néctar, levando a seleção gradual de polinizadores cada vez mais sofisticados e eliminação dos vetores não especializados (Arroyo 1981). Considerada a terceira família com maior diversidade taxonômica, apresentando cerca de 19.000 espécies (Lewis 2005; Funk *et al* 2009; Veitch 2013), as leguminosas apresentam também grande diversidade morfológica nos grãos de pólen (euripolínicas), os quais são inclusive usados para identificação das subfamílias, tribos e alguns gêneros (Vishnu-Mitre & Sharma 1962). Nesse contexto, como as características morfológicas dos grãos de pólen estão associadas aos mecanismos florais de polinização?

Entre as Caesalpinioideae *s.l.*, por exemplo, as espécies da subtribo Cassiinae (*Cassia*, *Chamaecrista* e *Senna*) possuem flores que ofertam apenas pólen e restringem o acesso a este recurso através da presença de anteras poricidas (Westerkamp 2004; Almeida *et al.* 2013; Amorim *et al.* 2019). Estas espécies são visitadas por abelhas que conseguem vibrar as anteras para a extração do pólen (Buzz-pollination, Buchmann 1983; Almeida *et al.* 2013; De Luca & Vallejo-Marín 2013). Na verdade, as abelhas exercem um papel fundamental na polinização deste grupo, tendo em vista a coevolução entre eles. Por outro lado, apesar da forte relação co-evolutiva entre abelhas e Caesalpinioideae, a mais alta expressão de avanços na eficiência e economia de pólen se dá nas flores de Papilionoideae (Arroyo 1981).

De fato, são reconhecidos quatro mecanismos florais entre as espécies de Papilionoideae, tais como valvular, pistão, *brush* e explosivo, relacionados principalmente com a polinização por abelhas. Todos esses mecanismos são associados a diferentes estratégias para a exposição e liberação dos grãos de pólen, bem como para a aderência desses grãos ao corpo do polinizador (Leppik 1966; Arroyo 1981; López *et al.* 1999; Rodríguez-Riaño *et al.* 1999; Galloni *et al.* 2007). Além disso, cada mecanismo é representado por flores com algumas

1 características morfológicas diferenciadas (Leppik 1966; Westerkamp 1997). O tipo explosivo,
2 por exemplo, compreende um mecanismo “tudo ou nada”, em que apenas um evento de
3 polinização é possível, enquanto nos demais são possíveis repetidas visitas (Leppik 1966).
4 Exceto no valvular, a apresentação de pólen é secundária para os demais (Yeo 1993), havendo
5 exceção para algumas espécies, como *Cytisus scoparius* L. (Link.), por exemplo, que tem
6 apresentação primária e secundária (Westerkamp 1997).

7 As relações entre grãos de pólen e sistemas de polinização foram inicialmente
8 estabelecidas por Wodehouse (1935), que mostrou que geralmente existem diferenças na
9 ornamentação do pólen de plantas anemófilas e entomófilas. Posteriormente, Hesse (1981)
10 chamou a atenção para a presença de estruturas específicas como mucilagem, fios de vicina e
11 pollenkitt, as quais estão relacionadas a adaptação aos insetos, melhorando o processo de
12 fixação dos grãos ao corpo do animal.

13 Associações entre ornamentação da superfície ou outras características morfológicas do
14 pólen e o tipo de polinizador já tem sido realizada para algumas famílias de Angiospermas.
15 Ferguson & Skvarla (1982), por exemplo, trazem informações sobre a relação entre grãos de
16 pólen rugulado-verrucado e grandes polinizadores em espécies lenhosas de Papilionoideae e
17 Caesalpinioidea, assim como também sinalizam uma associação entre tamanho de flores e
18 ornamentação da exina. Além de Leguminosae (e.g. Ferguson & Skvarla 1982; Basso-Alves *et*
19 *al.* 2011), foram relatadas também associações entre exina e outras características do pólen com
20 a síndrome de polinização em Hydrocharitaceae (Tanaka *et al.* 2004), Cabombaceae (Osborn
21 *et al.* 1991) e Hemerocallidaceae (Furness *et al.* 2013), bem como associações entre tipos de
22 abertura do pólen com a morfologia da corola em *Pedicularis* spp. (Wang *et al.* 2009).

23 Partindo da premissa de que há diferentes estratégias e peculiaridades na liberação de
24 pólen entre espécies de Leguminosae e considerando as associações possíveis já relatadas, nós
25 levantamos a hipótese de que há diferença significativa entre as características morfológicas

1 dos grãos de pólen e os diferentes mecanismos florais nas espécies de Papilionoideae e
2 Caesalpinioideae *s.l.* poricidas. Especificamente avaliamos as seguintes previsões decorrentes
3 da hipótese: 1) a probabilidade de ocorrência das espécies com diferentes ornamentações da
4 exina está associada as estratégias de liberação de pólen, 2) existe diferença na a) amplitude
5 média geral da espessura da exina, b) espessura média geral da exina, c) razão P/E média geral
6 dos grãos de pólen e d) comprimento médio geral do eixo polar dos grãos de pólen (variáveis
7 respostas) entre as diferentes estratégias de liberação dos grãos de pólen (preditor) das espécies
8 estudadas.

9 **2. Material e métodos**

10 *2.1 Coleta de Dados*

11 Foi construído um banco de dados com informações dos grãos de pólen de espécies de
12 Leguminosae, representantes das subfamílias Papilionoideae e Caesalpinioideae (Cassiinae),
13 polinizadas por abelhas e com diferentes mecanismos de apresentação de pólen (valvular, brush,
14 pistão, liberação explosiva e poricida). Todas as informações inseridas foram coletadas a partir
15 de literatura publicada e de material disponível na Rede de Catálogos Polínicos online (RCPol
16 - <http://rcpol.org.br/pt/home/>). A busca por artigos publicados com espécies relacionadas a cada
17 tipo de mecanismo de apresentação de pólen foi realizada a partir da plataforma Web of Science
18 e Google Scholar, sem restrição de ano e sem limites geográficos. Foram usadas as seguintes
19 palavras-chave em inglês: “floral strategy and pollen”, “palynotaxonomy and Leguminosae”,
20 “pollen and Papilionoideae”, Palynotaxonomy and *Senna*, *Cassia*”. Foram realizadas também
21 buscas específicas com nome de gêneros que não estavam representados na RCPol, como
22 *Coronilla*, *Galactia*, *Genista* e *Hippocrepis*, inserindo o nome do gênero e “pollen” e/ou
23 “palynotaxonomy”.

1 Para cada tipo de mecanismo de apresentação de pólen foram selecionados no mínimo
2 quatro gêneros e pelo menos duas espécies de cada gênero, exceto para o tipo poricida
3 (Caesalpinioideae, Cassiinae), que ocorre em três gêneros (Irwin & Barneby 1982). A separação
4 dos gêneros em cada um dos mecanismos de apresentação de pólen observadas entre as
5 Papilionoideae foi realizada com base na literatura (Lavin & Delgado 1990, Rodríguez-Riaño
6 *et al.* 1999, Arone *et al.* 2012, Etcheverry *et al.* 2012).

7 Foram, portanto, inseridas 121 espécies na base de dados (84 Papilionoideae e 37
8 Caesalpinioideae), compondo 24 gêneros. O número final de espécies incluídas em cada análise
9 foi diferente, dependendo da disponibilidade de informações específicas para cada caso. Foram
10 incluídas 111 espécies para a análise da ornamentação da exina, 71 espécies para amplitude
11 média geral da exina, 63 espécies para a razão P/E média e 59 espécies para espessura média
12 da exina e para o diâmetro médio do eixo polar do grão de pólen. A base de dados incluiu nome
13 da espécie, subfamília, tipo de mecanismo de apresentação de pólen e características
14 qualitativas (ornamentação da exina) e quantitativas (espessura média da exina, amplitude da
15 espessura média da exina, razão P/E e diâmetro médio do eixo polar) dos grãos de pólen. A
16 amplitude da espessura média da exina foi obtida subtraindo-se o valor máximo pelo valor
17 mínimo da espessura média da exina. Quando considerados forma (determinada a partir da
18 razão P/E) e tamanho dos grãos de pólen (com base no eixo polar médio) qualitativos, foi
19 seguida a classificação de acordo com Hesse *et al.* (2009).

20 2.2 Análises estatísticas

21 Foram realizadas regressões logísticas por meio do Modelo Linear Generalizado
22 (*Generalized Linear Model* - GLM) para testar a hipótese de que a probabilidade de ocorrência
23 das espécies com diferentes ornamentações da exina está associada à diferentes mecanismos de
24 liberação de pólen. As regressões foram geradas com o uso da função *glm* do pacote *stats-*
25 *package* (R Core Team 2019), usando a interação entre exina e estratégia (exina*estratégia)

1 como variáveis preditoras e a frequência de observações como variável resposta. O modelo foi
2 gerado com base na distribuição de erro da família *Poisson*, usando a função de ligação *Log*,
3 sendo testado por meio da função ANOVA do pacote *car* (John Fox *et al.* 2019). Como os
4 efeitos principais não apresentam significado no nosso desenho experimental e estávamos
5 interessados apenas na interação entre os dois fatores (*i.e.*, *exina*estratégia*), usamos a ANOVA
6 tipo III para a comparação entre os fatores. Finalmente, usamos a função *dispersiontest* do
7 pacote *AER* (Kleiber & Zeileis 2008) para testar a super dispersão dos dados. Não foi observada
8 super dispersão significativa.

9 Foram realizadas ANOVAs para testar as hipóteses de que existe diferença na a)
10 amplitude média geral da espessura da exina, b) espessura média geral da exina, c) razão P/E
11 média geral dos grãos de pólen e d) comprimento médio geral do eixo polar dos grãos de pólen
12 (variáveis respostas) entre as diferentes estratégias de liberação dos grãos de pólen (preditor)
13 das espécies estudadas. As análises foram realizadas com o uso da função *lm* do pacote *stats-*
14 *package* (R Core Team 2019), usando o inverso da variância (1/variância) observada para cada
15 espécie estudada como parâmetro *weight* da função. O uso de médias ponderadas ao invés de
16 médias absolutas foi necessário para que fosse possível comparar as médias gerais (*i.e.*, média
17 das médias) de cada grupo analisado. Usamos a função *glht* do pacote *multcomp* (Torsten
18 Hothorn *et al.* 2008) para realizar contrastes a partir das médias ponderadas entre os níveis de
19 cada grupo analisado. Finalmente, utilizamos as funções *wtd.mean* e *wtd.var* do pacote *Hmisc*
20 (Frank & Harrell Jr 2019) para gerar as médias e variâncias ponderadas que foram usadas nos
21 gráficos.

22 **3. Resultados**

23 De acordo com a regressão logística realizada por meio do Modelo Linear Generalizado
24 (*Generalized Linear Model* - GLM), foi observada uma interação significativa entre
25 ornamentação da exina e estratégia de liberação do pólen, o que significa que a probabilidade

1 de ocorrência das espécies com diferentes ornamentações está associada às diferentes
2 estratégias florais (estatística). Especificamente, a ornamentação microrreticulada foi a mais
3 comum entre todos os tipos de estratégias de apresentação de pólen, porém, nos tipos poricida
4 e pistão, exina rugulada, escabrada e psilada também tiveram uma quantidade razoável de
5 registros (Figura 1).

6 As análises de variância, realizadas por meio do modelo linear (Linear Model – LM),
7 mostraram que existe diferenças significativas na a) razão PE média geral dos grãos de pólen
8 eb) diâmetro médio geral do eixo polar dos grãos de pólen entre as diferentes estratégias de
9 liberação de pólen no conjunto das espécies estudadas. Especificamente, foram verificadas
10 diferenças na razão P/E entre os tipos poricida e brush ($t=3,525$; $P=0,006$), pistão e brush
11 ($t=4,375$; $P<0,001$), pistão e liberação explosiva ($t=3,430$; $P=0,008$) e pistão com valvular ($t=-$
12 $3,909$; $P=0,002$) (Figura 2). Levando em consideração a média ponderada, apenas o tipo
13 valvular (oblato-esferoidal) fugiu ao padrão de forma encontrado nos demais (prolato). Para o
14 diâmetro médio geral do eixo polar, houve diferença significativa apenas entre os tipos poricida
15 e liberação explosiva ($t = 4,021$; $P < 0,001$) (Figura 3), sendo ambos classificados como grãos
16 de tamanho médio de acordo com os valores de média ponderada. Considerando a média
17 ponderada, apenas o tipo brush foi classificado com grãos de tamanho grande. Não foram
18 observadas diferenças significativas a) na amplitude média geral da espessura da exina e b) na
19 espessura média geral da exina, de acordo com as diferentes estratégias de liberação de grãos
20 de pólen.

21 **4. Discussão**

22 O conjunto dos nossos resultados mostraram que há diferença significativa entre as
23 características morfológicas dos grãos de pólen e os diferentes mecanismos florais nas
24 espécies de Papilionoideae e Caesalpinioideae – Cassiinae, uma vez que foram observadas
25 diferenças significativas em três das cinco predições testadas neste trabalho. Especificamente,

1 observamos que a ornamentação das exinas está associada as estratégias de liberação de grãos
2 de pólen, estratégias as quais predizem a razão P/E e o diâmetro médio do eixo polar dos grãos
3 de pólen. Essa relação entre características morfológicas dos grãos de pólen e atributos florais
4 também foram observadas em espécies de Orobanchaceae (Wang *et al.* 2009) e Leguminosae
5 (Ferguson & Skvarla 1982; Ferguson & Pearce 1986) anteriormente estudadas.

6 Em relação à ornamentação da exina, a superfície microrreticulada está bem definida
7 entre as diferentes estratégias florais, embora outros tipos possam ter ocorrido com alguma
8 frequência, como rugulada (em espécies com liberação explosiva e poricida) e reticulada
9 (valvular). Algumas características do pólen, sobretudo a ornamentação, pode influenciar na
10 fixação do grão ao corpo do polinizador, estando relacionada com a adaptação com grupos
11 específicos de polinizadores (Proctor *et al.* 1996; Tanaka *et al.* 2004) e já vem sendo relatadas
12 para algumas espécies vegetais, como apresentado por Hemsley & Ferguson (1985), Orborn
13 *et al.* (1991), Tanaka *et al.* (2004), Sannier *et al.* (2009), Furness *et al.* (2013) e Banks &
14 Rudall (2016).

15 Por exemplo, em Araceae, houve correlação entre exina psilada e a polinização por
16 besouros (Sannier *et al.* 2009). Em Hydrocharitaceae, formada por espécies de plantas
17 aquáticas, a ornamentação da exina está adaptada aos diferentes mecanismos de polinização
18 observados na família como hipo-hidrofilia, epi-hidrofilia, entomofilia e anemofilia (Tanaka
19 *et al.* 2004). Entre as espécies de Caesalpinioideae *s.l.*, há uma ampla diversidade de
20 ornamentação, havendo uma provável correlação entre ornamentação estriada e verrucada
21 com a polinização por vertebrados (Banks & Rudall 2016) e em espécies de *Erythrina*,
22 Papilionoideae, o tipo de ornamentação comum é o reticulado, associado à polinização por
23 aves (Hemsley & Ferguson 1985). As famílias Cabombaceae *s.s.* (Orborn *et al.* 1991) e
24 Hemerocallidaceae (Furness *et al.* 2013) também constituem outros exemplos de associações
25 entre exina e/ou diferentes características dos grãos de pólen e sistema de polinização.

1 Considerando a polinização biótica, o tipo de ornamentação dá condições para aumentar
2 a área de superfície e permitir uma maior quantidade de pollenkitt (ver Pacini & Hesse 2005)
3 aderido à parede dos grãos, auxiliando também em sua aderência no corpo dos polinizadores
4 (Ferguson & Skvarla 1982; Sannier *et al.* 2009). O tipo microrreticulado pode não ser o mais
5 relacionado à adesão de maiores quantidades de pollenkitt à sua parede, uma vez que se
6 apresenta finamente esculpado (ver Furness *et al.* 2013), contrário ao que pode acontecer
7 para algumas espécies com exina rugulada, verrucada ou reticulada, por exemplo (ver Hesse
8 1981; Ferguson & Skvarla 1982; Basso-Alves *et al.* 2011).

9 No presente estudo, mesmo todas as espécies sendo polinizadas por abelhas, a produção
10 de pollenkitt não ocorre sempre em abundância, como é comumente esperado na polinização
11 entomófila (Hesse 2000, Pacini & Hesse 2005). Por exemplo, existe registro de escassa
12 produção de pollenkitt para espécies de *Desmodium* (González-Vásquez *et al.* 2017),
13 *Indigofera* (Costa 2011) e *Macroptilium* (Brizuela *et al.* 1993; Basso-Alves *et al.* 2011). Em
14 contrapartida à baixa produção de pollenkitt, há um investimento na especialização floral com
15 mecanismos bem elaborados, cuja transferência de pólen se faz de maneira bastante eficiente
16 (e.g. Brizuela *et al.* 1993; Etcheverry *et al.* 2008; Córdoba & Cocucci 2011; Alemán *et al.*
17 2014; Miguel-Peñaloza *et al.* 2019).

18 Além dessa relação ecológica associada à ornamentação da exina, no presente estudo
19 foi identificada relação entre estratégias florais de apresentação de pólen também com a razão
20 P/E e o diâmetro polar médio, os quais determinam a forma e o tamanho dos grãos de pólen,
21 respectivamente (Erdtman 1952), com o prolato e o tamanho médio os mais predominantes.
22 A maioria das angiospermas possui grãos que estão entre 20-40 μm (Wodehouse 1935), os
23 quais correspondem ao tamanho médio seguindo a classificação proposta por Erdtman (1952).
24 De acordo com Wodehouse (1935), o tamanho do pólen está adaptado a liberação pelas anteras
25 e aderência aos vetores de polinização e ao estigma, enquanto Harder (1998) enfatiza que a

1 variação de tamanho está muito mais relacionada a diferenças fisiológicas nas condições de
2 germinação, crescimento do tubo polínico e fecundação do óvulo entre as espécies. No
3 entanto, Stroo (2000) relaciona o tamanho grande dos grãos de pólen à polinização por
4 morcegos quando comparado aos demais vetores. Em *Pedicularis*, Wang *et al.* (2009)
5 encontraram associação entre tipos de corolas e aberturas dos grãos de pólen. Os autores
6 comentam que nessas espécies, a seleção pode ter favorecido a abertura dos grãos de pólen e
7 possivelmente a diferenciação floral também está relacionada à adaptação reprodutiva e
8 ecológica.

9 Resumindo, as relações entre grãos de pólen e mecanismos florais e/ou sistemas de
10 polinização inicialmente estabelecidas por Wodehouse (1935) e posteriormente relatadas para
11 outras famílias, como Hydrocharitaceae (Tanaka *et al.* 2004), Cabombaceae (Osborn *et al.*
12 1991), Hemerocallidaceae (Furness *et al.* 2013) e Orobanchaceae (Wang *et al.* 2009), também
13 estão presentes em Papilonoideae e Caesalpinioideae-Cassiinae, conforme encontrado neste
14 estudo. Seja pela diversidade morfológica dos grãos de pólen ou pelo conjunto complexo de
15 estratégias reprodutivas das espécies, a evolução do sistema de polinização das leguminosas
16 vem construindo uma forte relação entre as características morfológicas dos grãos de pólen e
17 os mecanismos florais de liberação, como o encontrado neste estudo.

18 **Agradecimentos**

19 Agradecemos a Laboratório de Ecologia Reprodutiva (UFRPE) pelo fornecimento do
20 equipamento e suporte técnico para a realização das análises, pesquisa e experimentos.
21 Agradecemos também AMM Santos pela ajuda com as análises estatísticas. Este trabalho foi
22 financiado por meio de bolsa de pesquisa da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de
23 Nível Superior (CAPES)

1 Referências

- 2 Agullo M, Brizuela MM, Hazeldine PS *et al.* 1993. Biologia floral de *Macropodium bracteatum*
3 (leguminosae, phaseoleae). Darwiniana, 1993, T. 32, No. 1/4, pp. 41-57
- 4 Alemán MM, Figueroa-Fleming T, Etcheverry A, Sühring S, Ortega-Baes P. 2014. The
5 explosive pollination mechanism in Papilionoideae (Leguminosae): an analysis with three
6 *Desmodium* species. Plant Systematic Evolution 300:177–186 DOI 10.1007/s00606-013-0869-
7 8.
- 8 Alemán MM, Etcheverry AV, Figueroa-Fleming T *et al.* 2012. Pollen: ovule ratio and its
9 relationship with other floral traits in Papilionoideae (Leguminosae): an evaluation with
10 Argentine species. Plant Biology 14, 171–178.
- 11 Almeida NM, Castro CC, Leite AV, Novo RR, Machado IC. 2013. Enantiostyly in
12 *Chamaecrista ramosa* (Fabaceae-Caesalpinioideae): floral morphology, pollen transfer
13 dynamics and breeding system. *Plant Biology (Stuttg)*. 15(2):369-375. doi:10.1111/j.1438-
14 8677.2012.00651.x
- 15 Amorim TM, Soares AA, Westerkamp C. 2019. More on Buzz Pollination—Pollen
16 Rebounds in Asymmetric Flowers. In Bahadur, B, Krishnamurthy, K.V, Ghose, M.,
17 Adams, S.J. (Eds.). *Asymmetry in Plants. Biology of Handedness*. 1ª ed. CRC Press, p. 333-
18 354.
- 19 Aronne G, Giovanetti M, De Micco V. 2012. Morphofunctional Traits and Pollination
20 Mechanisms of *Coronillaemeris* L. Flowers (Fabaceae). The Scientific World Journal. Volume
21 2012, 8 pages. doi:10.1100/2012/381575

- 1 Arroyo MT, Kalin. 1981. Breeding systems and pollination biology in Leguminosae. In R. M.
2 Polhill & P. H. Raven (Eds), *Advances in legume systematics: 723-769*. Kew: Royal Botanic
3 Gardens.
- 4 Banks H, Rudall PJ. 2016. Pollen structure and function in caesalpinoideae legumes. *American*
5 *Journal of Botany* 103: 423-436.
- 6 Basso-Alves JP, Agostini K, Pádua SPT. 2011. Pollen and stigma morphology of some
7 Phaseoleae species (Leguminosae) with different pollinators. *Plant Biology* 13, 602–610.
- 8 Buchman SL. 1983. Buzz pollination in angiosperms. In *Handbook of Experimental Pollination*
9 (C. E. Jones; R. J. Litte, eds). Van Nostrand Reinhold, Ney York, p. 73-113.
- 10 Córdoba SA, Cocucci AA. 2011. Flower power: its association with bee power and floral
11 functional morphology in papilionate legumes. *Annals of botany*, 108(5), 919-931.
- 12 Costa MFB. 2011. Interação pólen-pistilo em espécies neotropicais de *Indigofera* L.
13 (Leguminosae, Papilionoideae) sob enfoque morfológico. Dissertação de Mestrado.
14 Universidade Estadual de Campinas, SP. 60p.
- 15 De Luca PA, Vallejo-Marín M. 2013. What's the 'buzz' about? The ecology and evolutionary
16 significance of buzz-pollination. *Current Opinion in Plant Biology*, 16:429–435.
- 17 Erdtman, G. 1952. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Stockholm,
18 Almqvist and Wiksell.
- 19 Etcheverry AV, Alemán MM, Trinidad FF. 2008. Flower Morphology, Pollination Biology and
20 Mating System of the Complex Flower of *Vigna caracalla* (Fabaceae: Papilionoideae). *Annals*
21 *of Botany* 102: 305–316.

- 1 Faegri K, Van Der Pijl L. 1979. The principles of pollination ecology. 3. ed. New York:
2 Pergamon Press. 243p.
- 3 Fergurson FLS, Skvarla JJ. 1982. Pollen morphology in relation to pollinators in Papilionoideae
4 (Leguminosae). Botanical Journal of the Linnean Society, v. 84, p. 183-193.
- 5 Ferguson IK, Pearce KJ. 1986. Observations on the pollen morphology of the genus Bauhinia
6 L. (Leguminosae: Caesalpinaceae) in the neotropics. In: Blackmore S., Ferguson I. K. (eds.)
7 Pollen and Spores. Form and Function. Linnean Society Symposium Series 12: 283-296.
8 Academic Press,
- 9 Fox J, Weisberg S. 2019. An {R} Companion to Applied Regression, Third Edition. Thousand
10 Oaks CA: Sage. URL: <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>
- 11 Frank E, Harrell J, Dupont C *et al.* 2019. Hmisc: Harrell Miscellaneous. R package version 4.3-
12 0. <https://CRAN.R-project.org/package=Hmisc>
- 13 Funk VA, Steussy T, Bayer R, Patterson B. 2009. Systematics, evolution, and biogeography of
14 Compositae.
- 15 Galloni M, Podda L, Vivarelli D, Cristofolini G. 2007. Pollen presentation, pollen-ovule ratios,
16 and other reproductive traits in Mediterranean Legumes (Fam. Fabaceae-Subfam.
17 Faboideae). Plant Systematics and Evolution, 266(3-4), 147-164.
- 18 González-Vázquez R, Ramírez-Arriaga E, Martínez-Hernández E, Jiménez-García LF,
19 Agredano-Moreno LT, Delgado-Salinas A. 2017. A palynological study and molecular analysis
20 of the *Desmodium procumbens* group (Leguminosae-Papilionoideae) in
21 Mexico. Grana, 56.3:174-186.

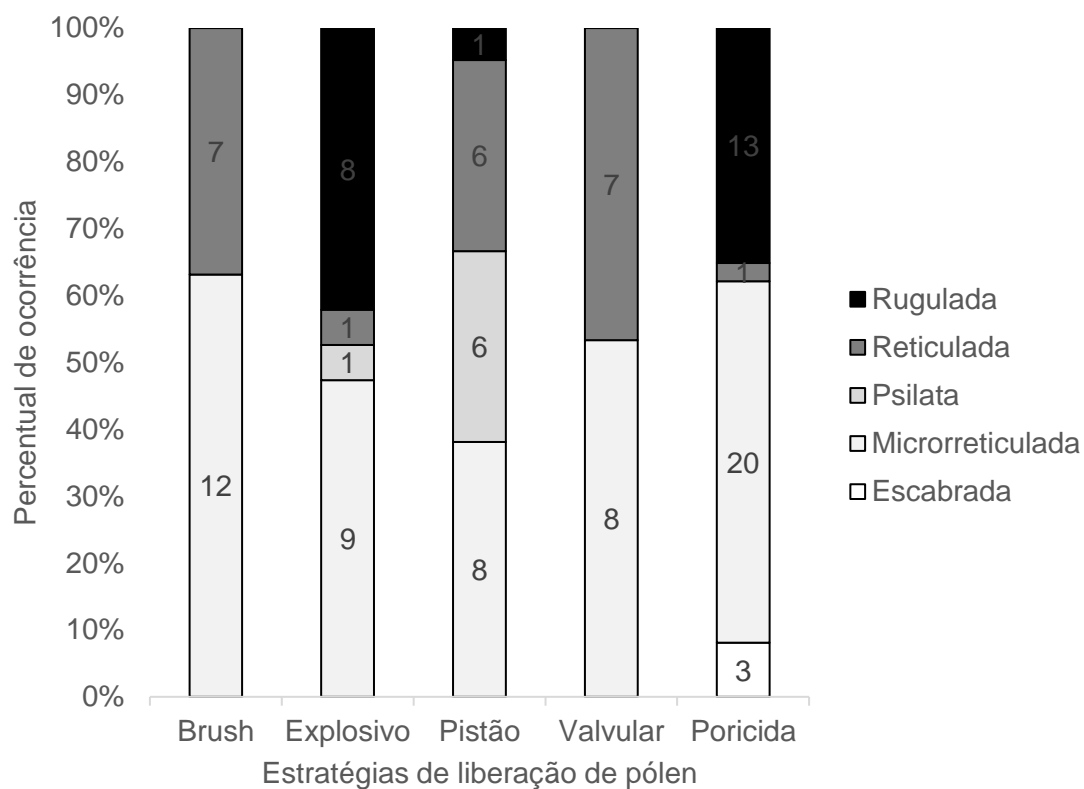
- 1 Harder LD. 1998. Pollen-size comparisons among animal-pollinated angiosperms with
2 different pollination characteristics. *Biological Journal of the Linnean Society*, 64.4: 513-525.
- 3 Harder, Lawrence D. 1998. "Pollen-size comparisons among animal-pollinated angiosperms
4 with different pollination characteristics." *Biological Journal of the Linnean Society* 64.4: 513-
5 525.
- 6 Hemsley AJ, Ferguson IK. 1985. Pollen morphology of the genus *Erythrina* (Leguminosae:
7 Papilionoideae) in relation to floral structure and pollinators. *Annals of the Missouri Botanic
8 Garden*, 72, 570–590.
- 9 Hesse M. 1981. Pollenkitt and viscin threads: their role in cementing pollen grains. *Grana* 20:
10 145-152.
- 11 Hesse M. 2000. Pollen wall stratification and pollination. *Plant Systematics and Evolution*, 222,
12 1–17.
- 13 Hesse MH, Halbritter R, Zetter M, *et al.* 2009. *Pollen terminology: An illustrated handbook*.
14 1st edition. Springer-Verlag, Wien, Austria.
- 15 Hothorn T, Bretz F, Westfall P. 2008. Simultaneous Inference in General Parametric Models.
16 *Biometrical Journal* 50.3, 346-363.
- 17 Irwin HS, Barneby RC. 1982. The American Cassiinaea synoptical revision of Leguminosae
18 tribe Cassieae subtribe Cassiinae in the New World. *Memoirs of the New York Botanical
19 Garden*, 35: 1–918
- 20 Jiménez-García LF, Agredano-Moreno LT, Delgado-Salinas A. 2017. A palynological study
21 and molecular analysis of the *Desmodium procumbens* group (Leguminosae-Papilionoideae) in
22 Mexico. *Grana*, 56: 174–186.

- 1 Kleiber C, Zeileis A, Carol A *et al*, 2008. Applied Econometrics with R. New York: Springer-
2 Verlag. ISBN 978-0-387-77316-2. URL <https://CRAN.R-project.org/package=AER>
- 3 Lavin M., Delgado-Salinas A. 1990. Pollen brush of Papilionoideae (Leguminosae):
4 morphological variation and systematic utility. American Journal of Botany, 77, 1294–1312.
- 5 Leppik EE. 1966. Floral evolution and pollination in the Leguminosae. Annales Botanici
6 Fennici , 1966, Vol. 3, No. 3, pp. 299-308.
- 7 Lewis GP. 2005. Tribe Cassiieae. In: Lewis GP, Schrire BD, Mackinder BA, Lock J.M. (eds)
8 Legumes of the World. Richmond, U.K.: Royal Botanic Gardens, Kew. Pp. 111-125.
- 9 Lima HC *et al*. Fabaceae. In: Lista de espécies da flora do Brasil. Rio de Janeiro: Jardim
10 Botânico do Rio de Janeiro, 2014. Disponível em:
11 <<http://reflora.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB115>>. Acesso em: 26 set. 2017.
- 12 López J, Rodríguez-Riaño T, Ortega-Olivencia A, Devesa JA, Ruiz T. 1999. Pollination
13 mechanisms and pollen-ovule ratios in some Genisteeae (Fabaceae) from Southwestern
14 Europe. Plant Systematics and Evolution, 216(1-2): 23-47.
- 15 Miguel-Peñaloza A, Delgado-Salinas A, Jiménez-Durán K. 2019. Pollination biology
16 and breeding system of *Desmodium grahamii* (Fabaceae, Papilionoideae): functional aspects
17 of flowers and bees. Plant Systematics and Evolution, 305:743–754
18 <https://doi.org/10.1007/s00606-019-01603-4>
- 19 Osborn, Jeffrey M, Thomas NT, Edward LS. 1991. "Pollen Morphology and Ultrastructure of
20 the Cabombaceae: Correlations with Pollination Biology." American Journal of Botany 78, no.
21 10: 1367-378.

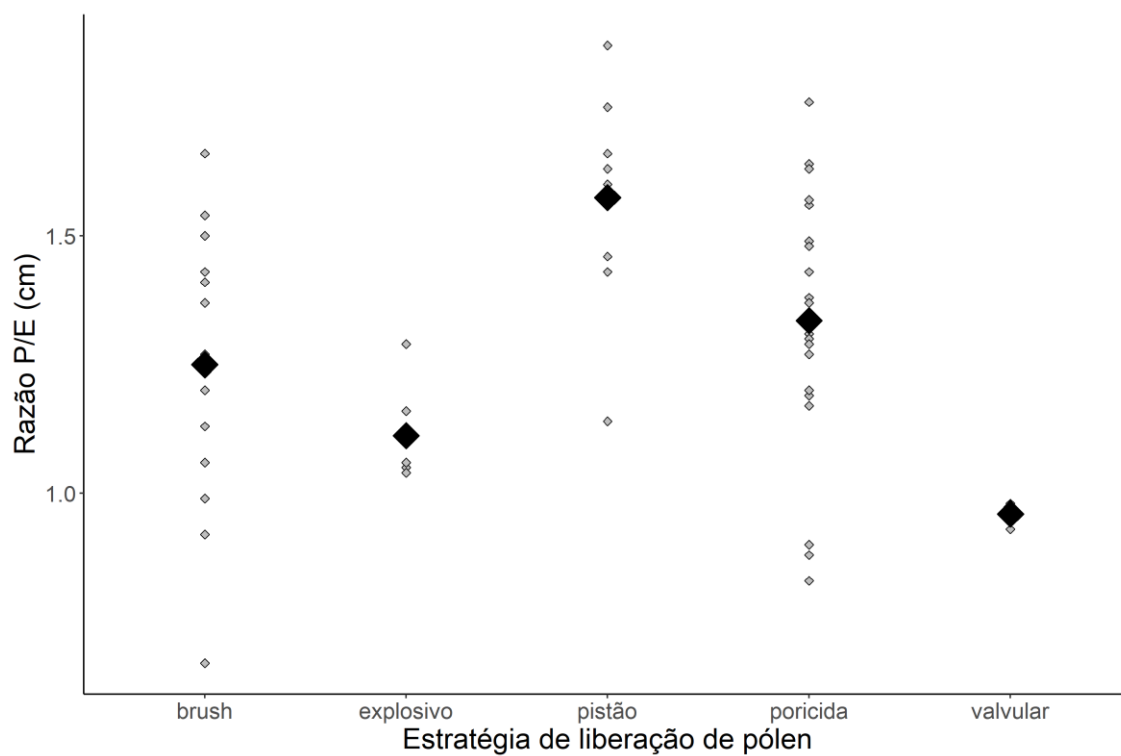
- 1 Pacini E, Hesse M. 2005. Pollenkitt – its composition, forms and functions. *Flora*, 200: 399–
2 415.
- 3 Polhill, RM, Raven PH. 1981. "Evolution and systematics of the Leguminosae." *Advences in*
4 *Legume Systematics*. 1: 1-26.
- 5 Proctor M, Yeo P, Lack A, Corbet, SA. 1996. *The new naturalist. The Natural History of*
6 *Pollination*. London: Harper Collins.
- 7 Queiroz LP. 2009. *Leguminosas da Caatinga*. Feira de Santana: Universidade Estadual de Feira
8 de Santana. Royal Botanic Gardens, Kew, Associação Plantas do Nordeste.
- 9 R Core Team (2019). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation
10 for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- 11 Sannier J, Baker JW, Anstett MC, Nadot S. 2009. A comparative analysis of pollinator type and
12 pollen ornamentation in the Araceae and the Arecaceae, two unrelated families of the monocots.
13 *BMC Research Notes*, 2:145
- 14 Silvina A, Córdoba, Andrea AC. 2011. The trichotomosulcate asparagoids: pollen morphology
15 of Hemerocallidaceae in relation to systematics and pollination biology in papilionate legumes.
16 *Annals of Botany* 108: 919 –931.
- 17 Stroo A. 2000. Pollen morphological evolution in bat pollinated plants. *Plant Systematics and*
18 *Evolution*, 222: 225–242.
- 19 Tanaka N, Uehara K, Murata J. 2004. Correlation between pollen morphology and pollination
20 mechanisms in the Hydrocharitaceae. *J Pl Res* 117:265–276

- 1 Veitch NC. 2013. Isoflavonoids of the Leguminosae. *Natural Product Reports*, London, v.
2 30.7:988-1027.
- 3 Vishnu-Mitre SBD. 1962. Studies of Indian pollen grains. 1 - Leguminosae. *Pollen et spores* 4:
4 6-45.
- 5 Wang H, Yu WB, Chen JQ, Blackmore S. 2009. Pollen morphology in relation to floral types
6 and pollination syndromes in *Pedicularis* (Orobanchaceae). *Plant Systematic Evolution*
7 277:153–162. DOI 10.1007/s00606-008-0112-1
- 8 Westerkamp C. 1997. Keel blossoms: Bee flowers with adaptations against bees. *Flora* 192:
9 125-132
- 10 Westerkamp C. 2004. Ricochet pollination in cassias -and how bees explain enantiostyly. In:
11 Freitas BM, Pereira JOP (Eds), *Solitary bees: conservation, rearing and management for*
12 *pollination*. Imprensa Universitária, Fortaleza, Brazil, pp 225-230.
- 13 Wodehouse, RP. 1935. *Pollen Grains*. McGraw-Hill, New York.
- 14 Yeo PF. 2012. *Secondary pollen presentation. Form, function and evolution. Vol VI*. Springer
15 Science & Business Media.

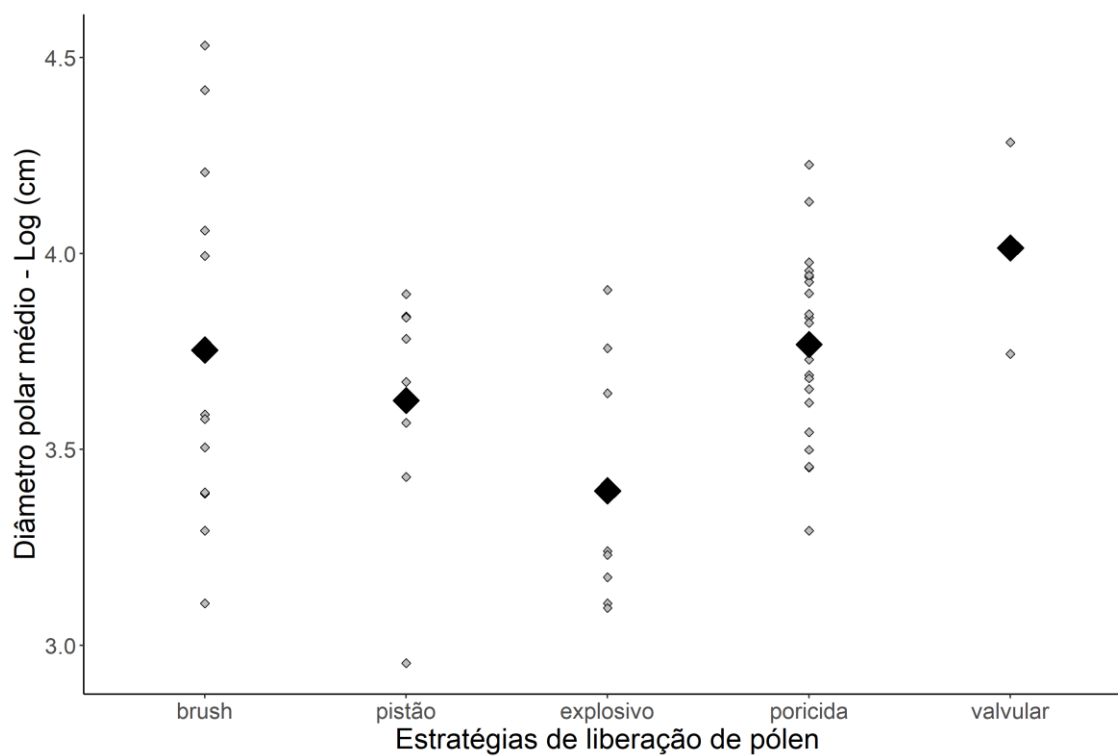
1 Legendas de Tabelas e Figuras



- 2 Figura 1 – Percentual de ocorrência de ornamentação da exina de acordo com as estratégias de
- 3 liberação de pólen nas espécies de Papilonoideae e Caesalpinioideae-Cassiinae estudadas.



- 1
- 2 Figura 2 – Razão P/E média geral (losango preto grande) de grãos de pólen de acordo com as
- 3 diferentes estratégias de liberação de pólen nas espécies de Papilonoideae e Caesalpinioideae-
- 4 Cassiinae estudadas. A média para cada espécie é representada pelos losangos pequenos cinzas.



- 1
- 2 Figura 3 – Diâmetro polar médio geral (losango preto grande) de grãos de pólen de acordo com
- 3 as diferentes estratégias de liberação de pólen nas espécies de Papilonoideae e
- 4 Caesalpinioideae-Cassiinae estudadas. A média para cada espécie é representada pelos losangos
- 5 pequenos cinzas.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A finalização deste estudo proporcionou avanços consideráveis na compreensão dos aspectos coevolutivos de Papilonoideae e Caesalpinioideae-Cassiinae (Leguminosae). A seguir são destacados alguns aspectos importantes nos quais este trabalho resultou:

- Com este estudo pode-se constatar a relação entre a ornamentação da exina e as estratégias para a liberação do pólen. A ornamentação pode influenciar no processo de fixação do pólen no corpo do polinizador, estando assim relacionada com as adaptações de grupos específicos de polinizadores. Além disso, a ocorrência de espécies com diferentes ornamentações indica a associação às diferentes estratégias florais.
- Identificou-se, a partir da relação entre as estratégias de liberação dos grãos de pólen e os seus respectivos tamanhos, que estes estão provavelmente associados a liberação pelas anteras e a aderências aos vetores e ao estigma.
- Conclui-se que, seja pela diversidade morfológica dos grãos de pólen ou pelo conjunto de estratégias de reprodução, a evolução das leguminosas tem estabelecido uma estreita relação entre as características morfológicas dos grãos de pólen e o mecanismo de liberação.

NORMAS DA REVISTA

Acta Botanica Brasilica

<https://www.scielo.br/revistas/abb/iinstruc.htm>