



**Instituto Nacional de Pesquisas da
Amazônia INPA**
Programa de Pós-graduação em Botânica



Alex Sandro Henrique de Jesus Freitas

**Morfoanatomia e histoquímica de nectários florais de *Parkia*
(Leguminosae: Mimosoideae) e suas relações com os sistemas
de polinização no gênero**

Manaus, Amazonas

Agosto, 2017

Alex Sandro Henrique de Jesus Freitas

**Morfoanatomia e histoquímica de nectários florais de *Parkia*
(Leguminosae: Mimosoideae) e suas relações com os sistemas de
polinização no gênero**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Botânica do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Botânica).

Orientador: Dr. Michael John Gilbert Hopkins

Coorientadora: Dra. Maria Gracimar Pacheco de Araujo

Manaus, Amazonas

Agosto, 2017

AULA DE QUALIFICAÇÃO

PARECER

Aluna: **ALEX SANDRO HENRIQUE DE JESUS FREITAS**
Curso: BOTÂNICA
Nível: Mestrado
Orientador: MICHAEL HOPKINS (INPA)
CO-ORIENTADOR: MARIA GRACIMAR PACHECO DE ARAÚJO

Título

“Anatomia, histoquímica e micromorfologia dos nectários florais das espécies da sect. Sphaeroparkia (FABACEAE: MIMOSOIDAE) em relação aos sistemas de polinização descritos no gênero.”

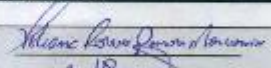

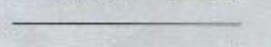
BANCA JULGADORA

TITULARES:

POLIANA ROVERSI GENOVEZ (UFAM)
MARIA ANÁLIA DUARTE SOUZA (UFAM)
MÁRIO HENRIQUE TERRA ARAÚJO (INPA)

SUPLENTE:

MARIA SILVIA DE MENDONÇA (UFAM)
ANTÔNIO CARLOS WEBBER (UFAM)

EXAMINADORES	PARECER	ASSINATURA
POLIANA ROVERSI GENOVEZ	(X) Aprovado () Reprovado	
MARIA ANÁLIA DUARTE SOUZA	(X) Aprovado () Reprovado	
MÁRIO HENRIQUE TERRA ARAÚJO	(X) Aprovado () Reprovado	
MARIA SILVIA DE MENDONÇA	() Aprovado () Reprovado	_____
ANTÔNIO CARLOS WEBBER	() Aprovado () Reprovado	_____

Manaus(AM), 21 de Março de 2016.

OBS: _____



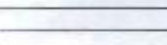


Dr. Michael John Gorken Hopkins
Coordenador do Programa de
Pós-Graduação em Botânica



ATA DEFESA PÚBLICA DE DISSERTAÇÃO DE MESTRADO DISCENTE DO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA DO INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA.

Aos vinte e nove dias do mês de agosto de 2017 às 14:00h, na sala de seminários da Biblioteca INPA-Campus I, reuniu-se a Comissão Examinadora da Defesa Pública, composta pelos seguintes membros: Dr. Mário Henrique Terra Araújo, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) Dra. Mária Anália de Souza, da Universidade Federal do Amazonas (UFAM) e Dra. Cristiane Krug da Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária – (EMBRAPA), tendo como suplentes: Dr. Bruno Sampaio Amorim, da Universidade Federal de Pernambuco - (UFPE), e Dra. Maria Sílvia de Mendonça Queiroz, da universidade Federal do Amazonas (UFAM), sob a presidência do primeiro, a fim de proceder a arguição pública da **DISSERTAÇÃO DE MESTRADO**, intitulada: **“Morfoanatomia e histoquímica de nectários florais de Parkia (Leguminosae: Mimosoideae) e suas relações com os sistemas de polinização do gênero”** discente: **Alex Sandro Henrique de Jesus Freitas**, sob orientação do Dr. Michael John Gilbert Hopkins e Coorientação Dra. Maria Gracimar Pacheco de Araújo. Após a exposição, dentro do tempo regulamentar, o discente foi arguido oralmente pelos membros da Comissão Examinadora, tendo recebido o conceito final:

EXAMINADORES	PARECER	ASSINATURA
MÁRIO HENRIQUE TERRA ARAÚJO	(<input checked="" type="checkbox"/>) APROVADO () REPROVADO	
MARIA ANÁLIA DUARTE DE SOUZA	(<input checked="" type="checkbox"/>) APROVADO () REPROVADO	
CRISTIANA KRUG	(<input checked="" type="checkbox"/>) APROVADO () REPROVADO	
BRUNO SAMPAIO AMORIM	() APROVADO () REPROVADO	
MARIA SÍLVIA MENDONÇA	() APROVADO () REPROVADO	

Manaus (AM), 29 de agosto de 2017.

OBS: *A banca opinou o trabalho mas aconselha a inclusão das sugestões feitas pela banca, realizando uma melhor análise anatómica e testes histoquímicos.*


Dr. Michael John Gilbert Hopkins
Coordenador do Programa de
Pós-Graduação em Botânica
PU, 29/8/2017 - DC/INPA

Nada mais havendo, foi lavrado a presente ata, que, após lida e aprovada, foi assinada pelos membros da Comissão Examinadora.

©SEDAB/INPA - Ficha Catalográfica Automática gerada com dados fornecidos pelo(a) autor(a)
Bibliotecário responsável: Jorge Luiz Cativo Alauzo - CRB11/908

F866m Freitas, Alex Sandro Henrique de Jesus
Morfoanatomia e histoquímica de nectários florais
de *Parkia* (Leguminosae: Mimosoideae) e suas relações
com os sistemas de polinização no gênero / Alex
Sandro Henrique de Jesus Freitas; orientador
Michael John Gilbert Hopkins; coorientadora Maria
Gracimar Pacheco de Araujo. -- Manaus:[s.l], 2017.
64 f.

Dissertação (Mestrado - Programa de Pós Graduação
em Botânica) -- Coordenação do Programa de Pós-
Graduação, INPA, 2017.

1. Leguminosae. 2. Mimosoideae. 3. taninos. 4.
microscopia eletrônica. I. Hopkins, Michael John
Gilbert, orient. II. Araujo, Maria Gracimar Pacheco
de , coorient. III. Título.

CDD: 580

Sinopse:

Foram analisadas a morfoanatomia dos nectários florais de 8 espécies de *Parkia* (Leguminosae: Mimosoideae), com base nos sistemas de polinização do gênero. Através de cortes anatômicos e de histolocalização foram analisados os caracteres anatômicos das espécies e comparados com base no sistema de polinização. Também foram feitas análises em microscopia eletrônica de varredura, afim de evidenciar as estruturas observadas.

Palavras-chave: micromorfologia, nectários, histoquímica, leguminosa.

À minha mãe, que me ensinou a amar aquilo
que faço e por todo seu carinho e força.
Dedico.

Agradecimentos

Ao Programa de Pós-Graduação em Botânica do INPA, que tornou possível a realização de um sonho.

À CAPES pela concessão da bolsa de mestrado.

Ao meu orientador Dr. Mike Hopkins pela paciência, dedicação e empenho em tornar essa pesquisa possível.

À minha co-orientadora Dra. Maria Gracimar pelos ensinamentos sobre anatomia, por sua paciência e apoio.

Aos professores da Pós-graduação, que durante esses dois anos compartilharam seus ensinamentos dentro e fora da sala de aula e sempre demonstraram solícitos para tirar dúvidas.

Aos técnicos do Laboratório Temático de Microscopia Óptica e Eletrônica do INPA, por cederem espaço para realizar o trabalho e auxiliarem nas técnicas e desenvolvimento dos protocolos, em especial ao Lucas Castanhola que auxiliou do início ao fim dos experimentos e sempre dedicou seu tempo para ajudar, agradeço também a Jaqueline e ao Wilson, pela ajuda nas análises do MEV.

Ao pessoal do Laboratório de Botânica Agroflorestal da UFAM, em especial ao técnico Manoel Roberto Pereira Viana, que acompanhou durante o tempo necessário para aprender os procedimentos. À Dra. Poliana Roversi Genovese, que algumas vezes me deu alguns “toques” que poderiam facilitar o meu trabalho. Ao Msc. Marcos Correa com quem pude trocar ideias sobre as técnicas anatômicas.

As “Parketes”, que me acolheram e me ensinaram tudo que eu sei hoje sobre *Parkia*, especialmente a Lorena Oliveira, pelo carinho, por me ouvir, por dedicar parte do seu tempo nas discussões, por nunca me deixar desanimar e por sempre me fazer rir.

Aos colegas do PPGBot-INPA pelo agradável convívio, conversas e confraternizações ao longo desses dois anos de pós-graduação. Em especial à Laura Rivera por toda sua animação e sorrisos, à Tatiana Carvalho por todo amor e companheirismo, à Fabiele Cruz por sua dedicação e ajuda nas etapas cruciais, à Caroline Vasconcelos pela companhia nas noites do INPA, pelas risadas e principalmente pelas pranchas presentes nesse trabalho, ao Yuri Pastor por todo apoio moral, ao Rangel Carvalho, pelas discussões e ajuda nas coletas e ao Caio

Augusto, por todas aquelas conversas de cozinha enquanto morávamos juntos. Obrigado por não desistirem de mim.

Agradeço também ao Izamir Barbosa por seus inúmeros feitos durante esse último ano, obrigado por me acompanhar durante as etapas mais fatigantes, sempre me encorajando a prosseguir de cabeça erguida, obrigado por me ouvir quando eu precisei e me aconselhar durante as etapas mais tensas do trabalho, obrigado por todo companheirismo, carinho e dedicação e principalmente pelas fotos presentes nesse trabalho.

Ao pessoal do Parque Nacional do Viruá pela acolhida sempre carinhosa e pelo auxílio nas coletas em Roraima.

Ao Gleison e ao Antônio pela disponibilidade no auxílio das coletas.

A Léia e a Neide pelo auxílio, sempre gentil, em algumas questões burocráticas do curso de pós-graduação.

Aos amigos que aqui fiz, em especial a Jennifer Ishida, Victória Pereira, Melina Frota e Nathana Vasques, meu muito obrigado pelos milhares de momentos que passamos juntos e que ajudaram a tornar as tensões do mestrado amenas.

Aos amigos de lá (Cuiabá), por todo carinho, confiança e força. Obrigado em especial à Jennifer Esteves, Victor Oliveira, Leilaine Rezende, Thaynara Pacheco, Rayssa Martins, Ana Paula Ferri, Thaís Bueno e Gabriel Arcanjo que indiretamente contribuíram com esse trabalho.

À toda minha família, por serem minha base durante todo esse processo e por terem me dado forças.

Resumo

Parkia R. Br. é um gênero que apresenta distribuição pantropical, com aproximadamente 35 espécies descritas até o momento e divididas em três seções taxonômicas com base no número de flores especializadas por capítulo. Em duas seções do grupo (*Parkia* e *Platyparkia*), as espécies apresentam flores nectaríferas, que são responsáveis pela secreção de néctar, enquanto na seção *Sphaeroparkia* as flores são apenas férteis e não há produção de néctar. O néctar possui um papel fundamental na interação animal/planta nas Angiospermas e parece ter fator de importância nas mudanças de sistemas de polinização em grupos de plantas, pois tais fatores poderiam promover a especialização de certos polinizadores. No entanto, poucos estudos relacionaram a produção de néctar às mudanças nos polinizadores. Esta questão foi abordada em *Parkia*, que possui caracteres florais e de néctar adaptados a diferentes grupos de polinizadores, como abelhas e morcegos. Neste trabalho foram observadas a morfoanatomia dos nectários florais usando microscopia eletrônica de luz e varredura, comparando as três seções do gênero e relacionando ao sistema de polinização (morcegos / abelhas) e às características do nectário/néctar. Nossos resultados demonstraram que o nectário floral de *Parkia* está localizado no anel formado pela adelfia dos estames e na base do ovário. As espécies das seções *Parkia* e *Platyparkia* apresentam composição histológica semelhante, com mudanças apenas no formato de células da epiderme. Quando comparados aos sistemas de polinização é possível ver a diferença marcante entre as espécies: nas flores polinizadas por morcegos, o tecido é carregado de substâncias que deram reações positivas nos testes histoquímicos para lipídeos, proteínas e compostos fenólicos, enquanto nas espécies entomófilas, essas reações se restringem a idioblastos dispersos no disco dos estames. Estudos ontogênicos são necessários para verificar os sítios de produção de néctar e estudos ao nível celular poderiam melhorar a compreensão dos mecanismos na secreção de néctar.

Palavras-chave: Leguminosae, Mimosoideae, microscopia eletrônica, taninos.

Abstract

Parkia R. Br. is a genus with a pantropical distribution, with approximately 35 described species divided in three taxonomic sections based on the number of specialized flowers in the capitulum. In two sections of the group (*Parkia* and *Platyparkia*), the species have nectariferous flowers which are responsible for the nectar secretion, while in section *Sphaeroparkia*, the flowers are only fertile and there is no nectar production. The nectar has a fundamental role in the animal/plant interaction in the Angiosperms and seems to be an important factor in system, shifts of pollination within groups of plants, since such factors could promote the specialization of particular pollinators. However, few studies have related changes in nectar production with changes in the pollinators. This issue has been approached in *Parkia*, that has floral characters and nectar production on different groups of pollinators, like bees and bats. In this research, the morphology of the floral nectaries has been observed by using optical and scanning electronic microscopy, comparing the different sections of the genus and relating this to the pollination system (bees/bats) and the characteristics of the nectaries/nectar. Our results show that *Parkia* floral nectary is located in the ring formed by the fusion of the stamens at the base of the ovary. The species of sections *Parkia* and *Platyparkia* have similar histological compositions, with changes only in the shape of the epidermal cells. When comparing the pollination systems it is possible to see striking differences between the species: in flowers pollinated by bats, the tissue is filled with substances which give positive reactions to histochemical exams for lipids, proteins and phenolic compounds, while in the entomophilous species these reactions are restricted to scattered idioblasts on staminal discs. Ontogenic studies are necessary to verify the production sites of nectary at cellular level which could enhance the comprehension of mechanisms in the nectary secretion.

Keywords: Leguminosae, Mimosoideae, scanning electronic microscopy, tannins.

Sumário

Introdução.....	1
2. Material e métodos	15
2.1. Táxons amostrados	15
2.2. Micromorfologias	16
2.2.1. Testes Histoquímicos.....	17
2.3. Microscopia Eletrônica de Varredura	18
3. Resultados	19
3.1. Morfologia Floral	19
3.1.1. <i>Parkia</i> Sect. <i>Parkia</i>	20
3.1.2. <i>Parkia</i> sect. <i>Platyparkia</i>	23
3.1.3. <i>Parkia</i> sect. <i>Sphaeroparkia</i>	24
3.2. Anatomia Floral	26
3.2.1. <i>Parkia</i> Sect. <i>Parkia</i>	26
3.2.2. <i>Parkia</i> Sect. <i>Platyparkia</i>	29
3.2.3. <i>Parkia</i> Sect. <i>Sphaeroparkia</i>	30
3.3. Histoquímica.....	36
4. Discussão	39
5. Conclusão.....	43
Referências Bibliográficas	44

Lista de ilustrações

Figura 1 - Estrutura do capítulo e arranjo das flores especializadas nas três seções do gênero <i>Parkia</i> (Hopkins, 1984).....	4
Figura 2 – Cladograma simplificado de <i>Parkia</i> (Luckow e Hopkins, 1995).....	5
Figura 3 – Filogenia molecular de <i>Parkia</i> (Leguminosae, Mimosoideae) (Oliveira et al., 2017 – em revisão).....	6
Figura 4 - Vetores de polinização do gênero <i>Parkia</i>	8
Figura 5 - Micromorfologia de nectários de Escalante-Pérez e Heil, 2012.....	10
Figura 6 - Organização dos tecidos que compõe a estrutura do nectário de González-Teuber e Heil, 2015.....	11
Figura 7 - Distribuição filogenética dos nectários em Angiospermas de Lee et al., 2005.	13
Figura 8 – Morfologia floral de <i>Parkia</i>	19
Figura 9 – Flores nectaríferas de <i>Parkia</i> sect. <i>Parkia</i>	20
Figura 10 – Detalhe das flores nectaríferas de <i>Parkia</i> sect. <i>Parkia</i>	22
Figura 11 – Detalhe das flores nectaríferas de <i>P. pendula</i> (<i>Parkia</i> sect. <i>Sphaeroparkia</i>).....	24
Figura 12 – Flores férteis de <i>Parkia</i> sect. <i>Sphaeroparkia</i>	25
Figura 13 – Detalhe das flores férteis de <i>Parkia</i> sect. <i>Sphaeroparkia</i>	26
Figura 14 – Cortes longitudinais e transversais de flores nectaríferas em <i>Parkia</i> sect. <i>Parkia</i>	28
Figura 15 – Cortes transversais e longitudinais de flores nectaríferas em <i>Parkia</i> pendula (sect. <i>Platyparkia</i>).....	30
Figura 16 – Cortes transversais de flores férteis em <i>Parkia</i> sect. <i>Sphaeroparkia</i>	32
Figura 17 – Micrografia de Microscopia Eletrônica de Varredura em <i>Parkia</i> decussata.....	33
Figura 18 – Micrografia de Microscopia Eletrônica de Varredura em <i>Parkia</i> pendula.....	33
Figura 19 – Micrografia de Microscopia Eletrônica de Varredura em <i>Parkia</i> nitida. ...	34
Figura 20 – Micrografia de Microscopia Eletrônica de Varredura em <i>Parkia</i> velutina.....	34
Figura 21 – Micrografia de Microscopia Eletrônica de Varredura em <i>Parkia</i> multijuga.....	35
Figura 22 – Presença de compostos fenólicos em <i>Parkia</i>	37
Figura 23 – Histoquímica em flores de <i>Parkia</i>	38

Introdução

A família Leguminosae é considerada a terceira maior família de plantas do mundo, estando atrás apenas das famílias Orchidaceae e Asteraceae, possuindo ca. de 36 tribos, 770 gêneros e 19.500 espécies (Stevens, 2001; Lewis et al., 2005; Bruneau et al., 2008), com distribuição pantropical e grande variação de hábitos, que vão de ervas até árvores. No Brasil, a família é a primeira em relação a riqueza, com ca. de 222 gêneros e 2825 espécies circunscritas até o momento (Barroso et al., 1991; Lima et al., 2015). A família também é considerada importante economicamente, uma vez que, possui espécies utilizadas no forrageio animal e contribui para o aumento da produtividade do gado, além de possuir uma importância ecológica, como fixadora de nitrogênio atmosférico através das bactérias pertencentes ao gênero *Rhizobium* e *Bradirhizobium* que se associam às raízes das espécies dessa família (Fernandes e Rodrigues, 2012).

Na última década houve um aumento no número de trabalhos com o intuito de compreender as relações filogenéticas entre suas subfamílias. Durante muito tempo a família foi dividida em três subfamílias: Caesalpinoideae, Mimosoideae e Papilionoideae, cuja classificação foi proposta com base em dados morfológicos (Raven e Pohill, 1981; Lewis et al., 2005) e moleculares (Käss e Wink, 1996; Doyle e Luckow et al., 2003; Luckow, 2003; Wojciechowski, 2003; et al., 2004; Lewis et al., 2005; LPWG 2013).

Porém, a incerteza das relações entre as seis primeiras ramificações da linhagem das leguminosas e a ausência do monofiletismo de alguns grupos (Caesalpinoideae) fez surgir a necessidade de novos estudos que permitissem compreender e resolver tais relações (LPWG, 2013). Em seu trabalho mais recente, o Grupo Mundial de Filogenia em Leguminosas (LPWG, 2017) propôs a divisão da família em seis subfamílias e a inclusão do clado Mimosoideae em Caesalpinoideae, resolvendo assim seu parafiletismo. Para este trabalho será adotada a classificação tradicional de três subfamílias, prevista no APG III (2009).

Leguminosae caracteriza-se, na maioria dos casos, pelas folhas alternas e compostas, presença de pulvinos e estípulas, o fruto característico é do tipo legume, embora algumas espécies da família apresentem outros tipos, podendo ser

deiscentes ou indeiscentes (Chappill, 1995; Stevens, 2001; Lewis et al., 2005). É reconhecida no clado das fixadoras de nitrogênio, juntamente com Polygalaceae, Surinamiaceae e Quijalaceae, sendo sustentado como monofilética pelas seguintes sinapomorfias morfológicas: ovário monômero, prefloração imbricada e embrião de coloração verde (Lewis et al., 2005).

Mimosoideae é a segunda subfamília mais diversa dentro de Leguminosae, com cerca de 3271 espécies, 83 gêneros (especialmente *Acacia*, *Mimosa* e *Inga*), de distribuição pantropical, com ampla diversidade de hábitos que vão desde pequenas ervas até árvores de grande porte. A classificação tradicional foi baseada em alguns caracteres presentes nas flores como o número de estames e a fusão dos estames dentro do tubo estaminal, porém essas características atualmente são consideradas homoplásticas (Pennington, 1997; Lewis et al., 2005; LPWG, 2013). O grupo ainda conta com algumas sinapomorfias morfológicas, tais como: pétala mediana em posição abaxial, pré-floração valvar, pólen agrupado em políades tetracelulares e sementes com pleurograma (Chappill, 1995).

Parkia R. Br. é um gênero que possui distribuição pantropical e cerca de 35 espécies descritas até o momento (Lewis et al., 2005; Neill, 2009). Possui quatro grandes centros de endemismo, a região Indo-Pacífico com 12 spp., a região africana com 3 spp., 1 sp. em Madagascar e 19 spp. na região dos neotrópicos, ocorrendo desde Honduras até o sudeste brasileiro e tendo a Bacia Amazônica como principal região de diversidade e maior variação morfológica (Hopkins, 1986; Luckow e Hopkins, 1995).

Robert Brown (1826) estabeleceu o gênero baseando-se em características morfológicas: flores férteis de cálice cilíndrico e prefloração imbricada, dez estames férteis conados na base e a presença de estaminódios em algumas espécies do gênero (Hopkins, 1986). Desde sua descoberta, o gênero foi revisado por autores como Bentham (1842-1875), que dividiu as espécies em duas seções com base no formato da inflorescência: *Euparkia*, que apresentava inflorescência clavada e agrupava espécies com distribuição pantropical (Ásia, África e América do Sul) e *Paryphosphaera*, com espécies que possuíam o formato bigloboso e tinham distribuição exclusivamente sul-americana.

Ducke (1932) realizou um estudo com ênfase nas espécies neotropicais, descrevendo cinco espécies novas e sugerindo uma nova classificação infra genérica para o grupo, retirando as espécies neotropicais de *Euparkia* (exceto *Parkia decussata*) e agrupando-as em duas novas seções: *Platyparkia* e *Sphaeroparkia*, baseando-se novamente no formato das inflorescências. Hopkins (1986) propôs o atual tratamento taxonômico e classificação infragenérica, com base nos tipos funcionais das flores e seus arranjos na inflorescência. Essas características estão relacionadas com o tipo de polinizador e secreção de néctar (Tabela 1).

Tabela 1. Caracteres das três seções taxonômicas de *Parkia* segundo a classificação de Hopkins (1986).

Seções	Distribuição	n. spp.	Polinizadores	Produção de néctar
<i>Parkia</i>	Pantropical	28	Pteropodidae (Paleotrópico) Phyllostomidae (Neotrópico)	Presente
<i>Platyparkia</i>	Neotropical	3	Phyllostomidae	Presente
<i>Sphaeroparkia</i>	Neotropical	3	Insetos	Ausente

De acordo com Hopkins (1986), a seção *Sphaeroparkia* inclui espécies cujas inflorescências são formadas inteiramente por flores férteis (masculinas ou hermafrodita); na seção *Platyparkia* foram agrupadas as espécies que apresentam dois tipos funcionais de flores em suas inflorescências, flores nectaríferas formando um disco no ápice e flores férteis compondo as outras regiões da inflorescência, e por fim, na seção *Parkia* agrupou as espécies que contem três tipos de flores: férteis na região apical, nectaríferas formando um anel na região mediana e os estaminódios na região basal (Fig. 1).

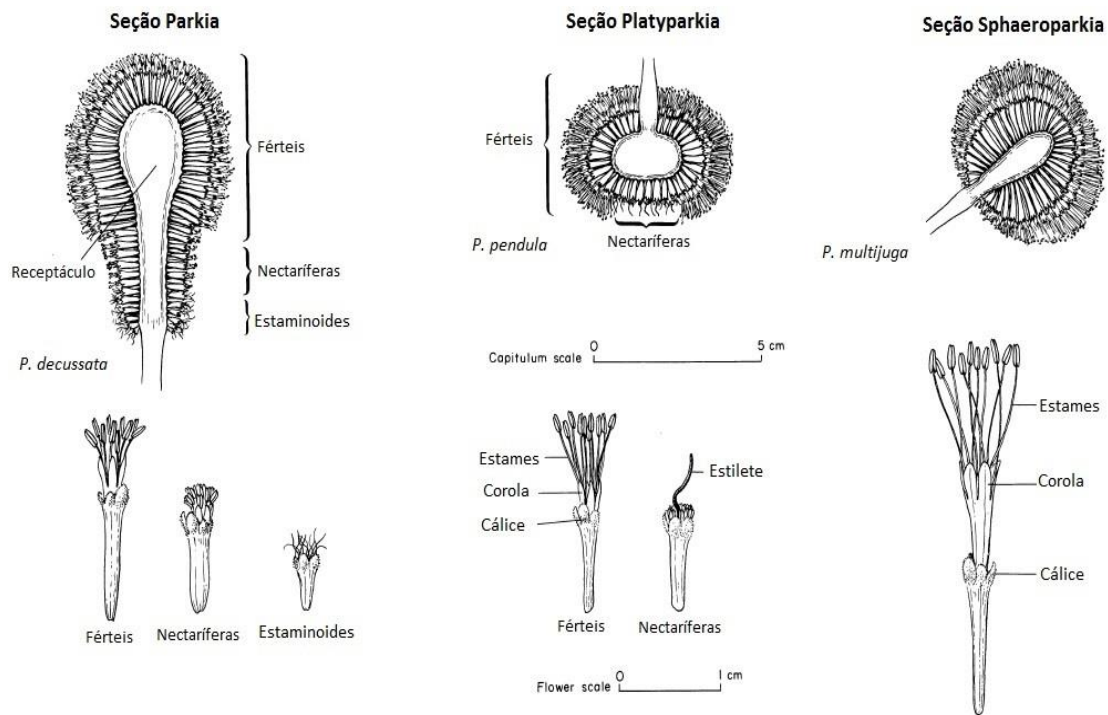


Figura 1 - Estrutura do capítulo e arranjo das flores especializadas nas três seções do gênero *Parkia* (Hopkins, 1984).

Os primeiros registros de polinização em *Parkia* foram feitos na Ásia (Danser, 1929; van der Pijl, 1936; Docters van Leeuwen, 1938), e Baker e Harris (1957) estudaram a polinização de uma espécie africana: *Parkia clappertoniana* (agora *P. biglobosa*) e concluíram que sua polinização era feita por morcegos da ordem Megachiroptera. Eles avaliaram a literatura anterior da Ásia, sobre visitantes florais em *Parkia* e concluíram que todas as espécies paleotropicals são polinizadas por morcegos da família Pteropodidae.

No entanto, Baker e Harris não conheciam nada sobre os polinizadores das espécies de *Parkia* nos Neotrópicos, mas acreditavam que a semelhança do formato das inflorescências de *P. pendula* e *P. nitida* (Neotropical), com *P. biglobosa* (Paleotropical), pudessem sugerir que a polinização também fosse feita por morcegos. Porém, os morcegos que polinizam as espécies paleotropicals pertencem a ordem Megachiroptera e são restritas a essa região, sendo assim, não poderiam polinizar as espécies neotropicais. A hipótese levantada era que as espécies dos Neotrópicos eram polinizadas por morcegos da família Phyllostomidae, sendo confirmado por Carvalho (1960).

Por um lado, os autores acharam mais provável que a evolução da polinização por morcegos fosse paleotropical, considerando que a história da

nectarivoria em Phyllostomidae é mais recente do que em Pteropodidae. No entanto, ao observarem o material depositado em herbários, perceberam que a diversidade de formas das inflorescências em *Parkia* é bem maior na América do Sul e, assim, era mais provável uma origem no Novo Mundo onde poderiam ter espécies que manteriam o estado original de polinização do gênero. Por fim, os autores levantam a hipótese de que as espécies com capítulos simples e diminutos (*P. ulei*) eram polinizadas por insetos.

Luckow e Hopkins (1995) publicaram uma filogenia de *Parkia* (Fig. 2) com base em 52 caracteres morfológicos, onde foram recuperadas as espécies de *Sphaeroparkia* como basais dentro do gênero, e parafiléticas, e as seções *Platyparkia* e *Parkia*, monofiléticas. Os dados desta filogenia corroboram com a hipótese de Baker e Harris (1957), cuja interpretação seria que *Parkia* originou-se no Novo Mundo, onde havia uma maior diversidade morfológica de espécies e seus ancestrais possivelmente eram polinizados por insetos (Hopkins e Hopkins, 2000; Chaves, 2015), a polinização por morcegos teria evoluído uma ou duas vezes na presença de microquirópteros e então, chegando ao Velho Mundo por eventos de dispersão.

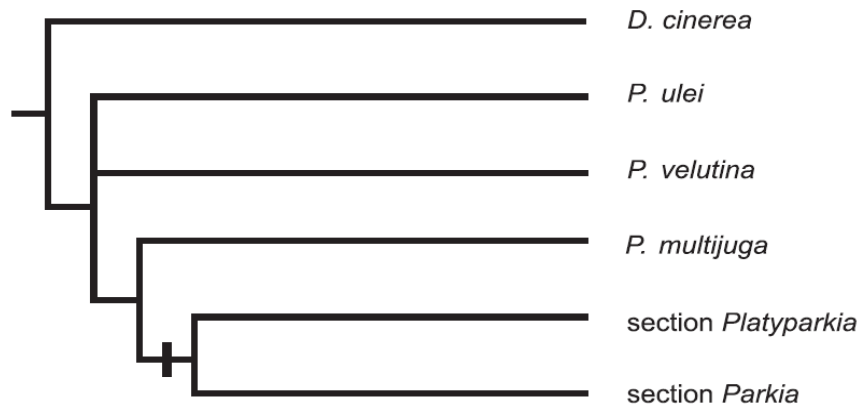


Figura 2 – Cladograma simplificado de *Parkia*, baseado em 52 caracteres morfológicos, mostrando as relações entre o clados. A barra indica o surgimento da quiropterofilia no grupo e *Dichrostachys cinerea* representa o outgroup (Luckow e Hopkins, 1995).

No entanto, Oliveira et al. (2017, em revisão) produziu uma filogenia baseada no DNA do cloroplasto (Fig. 3), indicando uma história diferente, na qual recuperou o grupo das espécies paleotropicals como basal, e as seções *Platyparkia* e *Sphaeroparkia* com origem dentro de um clado de espécies neotropicais da seção *Parkia*. A interpretação mais provável seria que *Parkia* originou-se no Velho Mundo

com a presença de Megachiroptera, e então ocorreu a dispersão transoceânica para o Novo Mundo, onde algumas linhagens continuaram a ser polinizadas por morcegos (agora Microchiroptera) e outras perderam quiropterofilia e evoluíram para entomofilia. Neste caso, o estudo das espécies de *Sphaeroparkia* seria interessante para compreender as consequências da perda de polinização por morcegos.

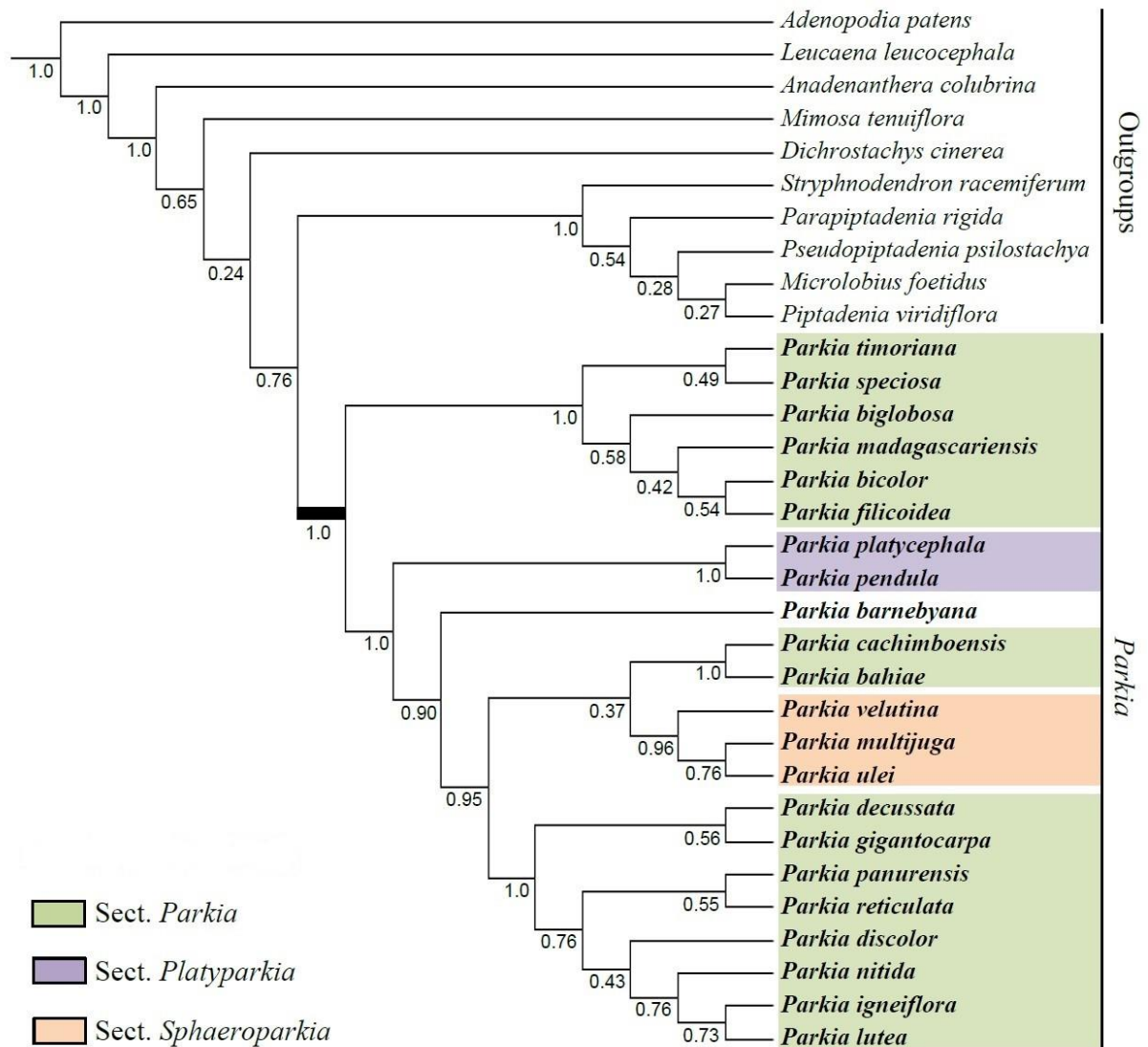


Figura 3 – Filogenia molecular de *Parkia* (Leguminosae, Mimosoideae): Rumo a uma compreensão da história evolutiva de um gênero pantropical (Oliveira et al., 2017 – em revisão).

Muitos aspectos das modificações da morfologia floral e sua fisiologia são considerados resultados das pressões seletivas de seus visitantes (Darwin, 1862; Faegri e van der Pijl, 1979; Baker e Baker, 1983; Rech et al., 2007). Essa relação pode ser facilmente entendida, quando observamos em um conjunto de plantas não aparentadas a presença das mesmas combinações de traços florais (formato,

coloração, odor, horário da antese, etc.) e a dependência dos mesmos grupos funcionais de polinizadores para reprodução (Faegri e van der Pijl, 1979; Armbruster, 2006).

Porém em alguns casos as espécies se relacionam, mas apresentam um padrão morfológico e polinizadores diferentes, neste caso, as espécies passam por uma transição evolutiva de polinizador ou troca de polinizador (Fenster et al., 2004; Thomson e Wilson, 2008; Cappellari et al., 2011; Boberg et al., 2014). Essas modificações de polinizadores podem ser resultado de alguns processos evolutivos, como: adaptação, divergência de um modo de vida ancestral, convergência para um fenótipo funcional comum e manutenção do isolamento reprodutivo. Por esse motivo as mudanças nos sistemas de polinização são de grande importância para compreensão da diversificação e sucesso reprodutivo das plantas com flores (Stebbins, 1970; Thomson e Wilson, 2008; Cappellari et al., 2011).

A maioria dos estudos sobre troca de polinizadores, procuraram entender como essas mudanças ocorrem e qual seu papel no isolamento reprodutivo de espécies simpátricas (Grant, 1994; Kay e Schemske, 2003; Cappellari et al., 2011; Boberg et al., 2014). Os trabalhos que procuram associar as mudanças de polinizador com traços funcionais das flores, na maioria das vezes analisaram essa mudança utilizando os traços funcionais cor e a morfologia (Webster et al., 1985; Fenster et al., 2004; Smith, 2010; Boberg et al., 2014; Peter e Johnson, 2014; Yan et al., 2016), enquanto recompensa e odor tem sido menos investigados (Whittall e Hodges, 2007; Cachelin, 2015; Ye et al., 2017). As espécies do gênero *Parkia* possuem um sistema interessante para compreender a evolução da polinização (Fig. 4) e suas características associadas, uma vez que, apresentam uma mudança de polinizadores (morcegos – insetos) e uma variação morfológica em suas inflorescências (Luckow e Hopkins, 1995).

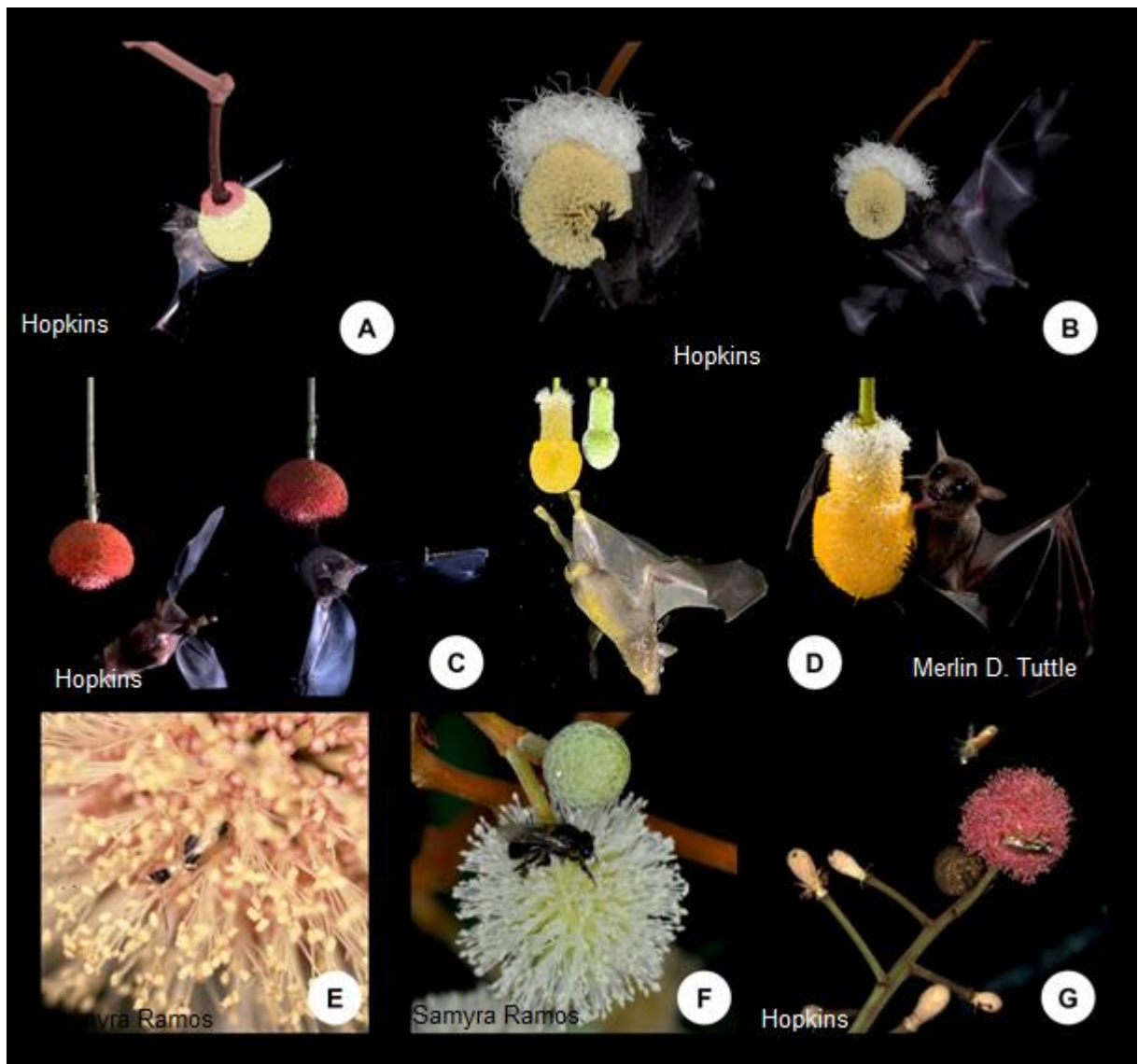


Figura 4 - Vetores de polinização do gênero *Parkia*: morcegos nas espécies da seção *Parkia* e *Platyparkia*. A – *P. decussata* Ducke.; B - *P. nitida* Miq.; C – *P. pendula* (Willd.) Benth. ex Walp.; D - *P. speciosa* Hass.; insetos nas espécies da seção *Sphaeroparkia*. E – Microcoleóptero em *P. multijuga* Benth.; F – Abelhas diurnas em *P. ulei* (Harms) Kuhlmann. G - Abelhas noturnas em *P. velutina* Benoist.

Estudos como os de Baker e Baker (1983), Proctor et al. (1996) e Fleming et al. (2009), demonstraram que a estreita relação entre planta-polinizador está ligada ao volume, concentração, viscosidade e composição do néctar. O néctar é uma substância aquosa, de grande importância energética para os polinizadores, através dos açúcares e solutos presentes em sua composição (Fahn, 2000; Paccini e Nepi, 2007). A composição e concentração do néctar varia entre as espécies e podem ser influenciadas por uma gama de fatores como: idade da planta, condições ambientais (temperatura, umidade, pH do solo), e principalmente com o tipo de polinizador (Cruden, et al., 1983; Leitão, 2001; Krömer et al., 2008; Fleming, et al., 2009).

Com relação à composição, o néctar sempre apresenta açúcares, água e aminoácidos. Os principais tipos de açúcares encontradas na composição do néctar são a sacarose, a frutose e a glicose, em menores quantidades a maltose, rafinose, galactose e melibiose e estes são encontrados em concentrações e quantidade variadas de acordo com a espécie da planta (Baker e Baker, 1983; Vieira e Mendes, 2007; Nicolson e Thornburg, 2007; Heil, 2011) e é justamente essa variação na proporção que permite atrair um conjunto de determinados polinizadores. Além de açúcares os nectários podem conter substâncias químicas, como aminoácidos, proteínas, lipídios, antioxidantes, minerais, vitaminas e algumas toxinas e esses compostos desempenham desde função nutricional até a de evitar a oxidação de certas substâncias (Eiterer e Costa, 2007).

Nectários são tecidos secretores de néctar, envolvidos em interações com animais. O termo não se refere a uma estrutura anatômica bem definida, pois pode variar quanto a sua origem, função, localização e constituição e essas características refletem o tipo de polinizador (Fahn, 1979a; Baker e Baker, 1983; Nepi e Pacini, 1993; Fahn, 2000). Topograficamente, Caspary (1848) classificou os nectários baseando-se em sua localização nas plantas, dividindo-os em duas categorias: nectários florais, aqueles localizados nas flores e extraflorais, aqueles localizados em estruturas não-florais. Delpino (1868-1875), classificou-os em nupciais e extranupciais, baseando-se na sua relação com a polinização. Schimdt (1988), propôs classificá-los em reprodutivos: aqueles presentes em qualquer parte das flores e extrareprodutivos: aqueles presentes em estruturas vegetativas. Apesar da divergência nomenclatural, tradicionalmente ainda é padrão utilizar os termos “florais” e “extraflorais” em publicações botânicas (Elias e Gelband, 1975; Bernardello, 2007).

Existem diversos tipos de nectários, situados em qualquer parte da flor e em diversas outras estruturas vegetativas, sendo assim, muitos autores propuseram sistemas de classificação para os nectários. Historicamente autores classificaram nectários com base em sua estrutura, localização e função. Zimmermann (1932) distingue-os em nectários estruturais e não estruturais, baseando-se na estrutura básica e possibilidade de reconhecê-los microscopicamente e/ou macroscopicamente. Fahn (1952) em seu trabalho, caracteriza cinco tipos de nectários florais, descrevendo sua anatomia e função. Posteriormente (1979),

identifica 12 posições topográficas de nectários florais e extraflorais. Vogel (1977, 1998^a, 1998b, 1998c), fez uma descrição detalhada do tipo e estrutura dos nectários da maioria das angiospermas, classificando-os em: mesenquimatoso, epitelial e tricomatoso, de acordo com a estrutura anatômica e o modo de secreção (Fig 1). Schimdt (1998), propôs um sistema de classificação simples, distinguindo os nectários com base em sua localização: caule, folha, cotilédone, flor, inflorescência e partes acessórias. Bernardello (2007), adotou a categorização proposta por Schimdt, com algumas modificações na nomenclatura e definição.

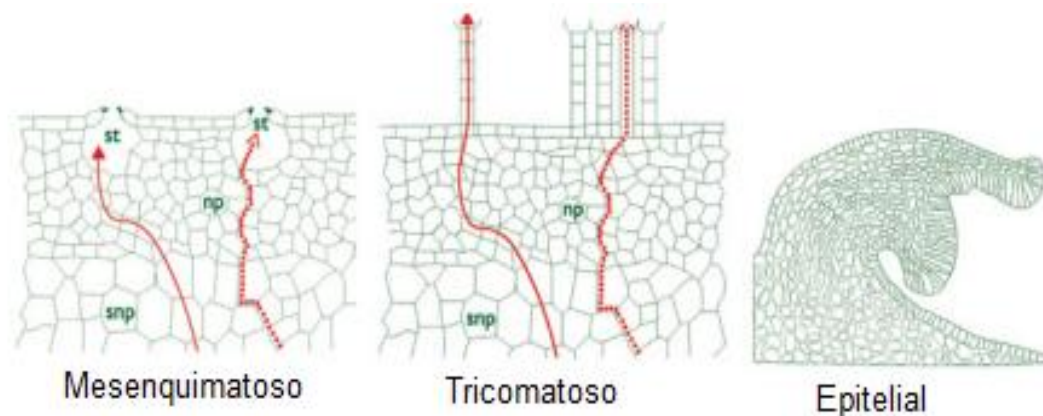


Figura 5 - Micromorfologia de nectários. Néctar pode ser secretado por meio de estômatos modificados (st), tricomas ou pela epiderme. Legenda: parênquima nectarífero (np) e parênquima sub-nectarífero (snp). Retirado de Escalante-Pérez e Heil, 2012.

Nectários podem aparecer como uma única estrutura ou como glândulas individuais, essa variabilidade depende do grupo a ser estudado e funciona como um caráter de interesse taxonômico (Bernardello, 2007). Essas estruturas podem estar no mesmo nível que a superfície do órgão que os suportam, formando uma saliência, ou ser profundamente embutido (Fahn 1979a; 1988). Comumente o néctar é secretado no local de sua produção, sendo chamado de produção primária, ou seja, o néctar é exposto para polinizadores na superfície dos nectários ou áreas contínuas ao mesmo. No entanto às vezes, o néctar é transportado para outras regiões florais, chamado de produção secundária, isto é geralmente realizado por ductos de néctar, estruturas cuja função é conduzir o néctar do seu local de produção até o local de armazenamento, aguardando seu consumo. O néctar flui através destes ductos por capilaridade, pressão ou gravidade (Pacini, et al., 2003).

Em geral, nectários são constituídos por três principais componentes (Fig 2): (i) uma epiderme com ou sem tricomas, (ii) um parênquima especializado na

produção e/ou armazenamento de néctar e (iii) feixe vascular composto majoritariamente por floema. (Fahn, 1979a; 1979b; Durkee, 1983 Pacini et al., 2003; Nepi, 2007).

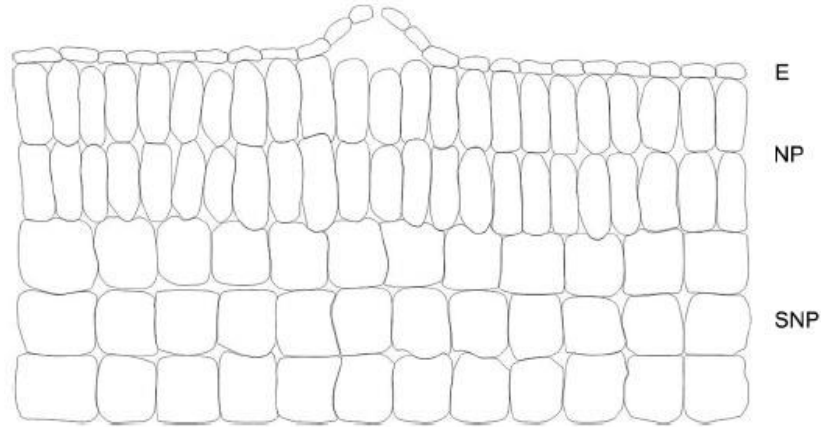


Figura 6 - Organização dos tecidos que compõe a estrutura do nectário: epiderme (E), parênquima nectarífero (NP) e parênquima sub-nectarífero (SNP). Retirado de González-Teuber e Heil, 2015.

As células da epiderme são geralmente menores que as células do parênquima, são poliédricas e podem possuir uma orientação anticlinal. O vacúolo é maior do que nas células presente no parênquima. Os plastídios geralmente não armazenam amido, exceto quando é necessária uma taxa energética muito grande para secreção de néctar (Razem e Davis, 1999; Nepi, 2007). A epiderme pode apresentar tricomas, que funcionam como estruturas secretoras de néctar, podem variar quanto sua morfologia: unicelular, multicelular linear ou multicelular capitado. Além disso, também é possível visualizar estômatos, que podem aparecer sobre a superfície da epiderme ou em depressões. Estes estômatos são denominados “estomatonéctar” e se diferem dos demais por não conseguirem regular a abertura e fechamento das suas células-guarda (Bernardello, 2007; Nepi, 2007).

O parênquima nectarífero possui um conjunto de várias camadas celulares pequenas e isodiamétricas, com paredes finas, citoplasma granular e denso, pequenos vacúolos e núcleos grandes. Um conjunto de modificações celulares ocorrem no momento da secreção: o tamanho do vacúolo presente nas células aumenta de acordo com o estágio de desenvolvimento dos nectários: pequenos vacúolos estão presentes na fase inicial do desenvolvimento e tendem a aumentar seu tamanho no momento da secreção. O número de ribossomos e mitocôndrias também cresce durante essa fase, o que indica uma maior necessidade de energia

para a produção e secreção do néctar. O mesmo ocorre com os espaços intercelulares que aumentam seu volume. A estrutura e ultraestrutura do parênquima nectarífero dependem de duas características principais: o mecanismo de transporte do pré-néctar (substâncias utilizadas para síntese do néctar), vias apoplasto ou simplasto, e a fonte de produção de carboidratos (reservas amilíferas ou fotossíntese direta) (Bernardello, 2007).

A secreção do néctar pode ocorrer através de duas maneiras: écrina, quando o néctar é eliminado por meio de transportadores localizados na membrana plasmática; e granulócrica, quando o néctar é eliminado por meio de vesículas, que podem se fundir à membrana plasmática ou se invaginar pela membrana (Fahn, 1979a; 1988; 2000; Evert, 2013). A fonte de carboidratos pode ser obtida através da fotossíntese do nectário ou outra parte da planta, mas também pode ser armazenado temporariamente na forma de amido nas células do parênquima (Pacini et al., 2003).

O parênquima sub-nectarífero está localizado abaixo do parênquima nectarífero, do qual se distingue por apresentar células maiores, com vacúolos grandes, citoplasma menos denso e espaços intercelulares maiores. Este parênquima é mais rico em cloroplastos. Os feixes vasculares estão sempre presentes neste tecido.

A diversidade da posição dos nectários e suas estruturas parecem ter evoluído de forma independente várias vezes nas Angiospermas e em seguida se modificado de acordo com a evolução de cada grupo, o que dificulta determinar a sequência evolutiva exata (Brown, 1938; Fahn, 1979; Cronquist, 1988). Segundo Lee et al. (2005), a diversificação estrutural de nectários em Angiospermas ocorreu no núcleo das eudicotiledôneas, com os nectários associados a órgãos reprodutivos das flores o que apoia a proposta de Fahn (1953), que ao tentar compreender o processo evolutivo dos nectários nas Angiospermas, percebeu uma tendência acrocentrípetas de migração dos nectários, das extremidades para o centro da flor (Fig 7).

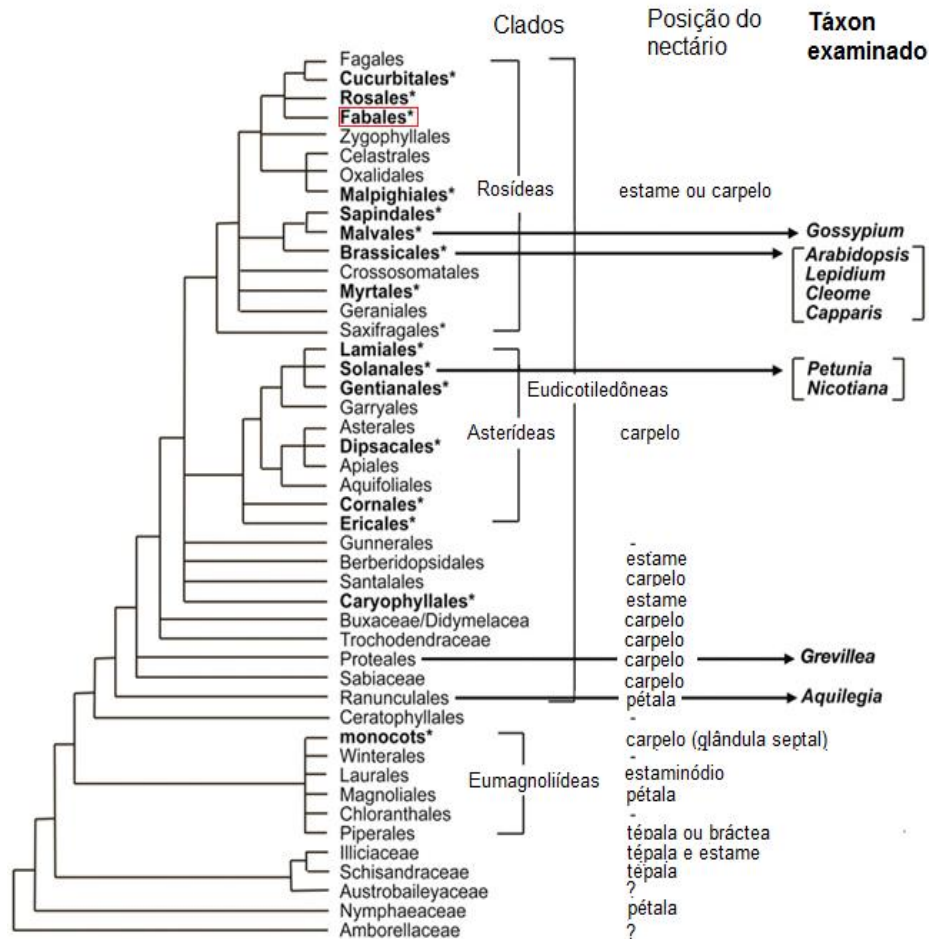


Figura 7 - Distribuição filogenética dos nectários em Angiospermas. As ordens que apresentam nectários extraflorais estão em negrito e (*). Os grupos que não apresentam nectários estão marcadas com (-). Amborellaceae e Austrobaileyaceae estão marcadas com (?), pois produzem uma solução ainda não caracterizada (Retirado de Lee et al., 2005).

A maioria dos membros da ordem Fabales possuem nectários intraestaminal e hipantial (Cronquist, 1981; Bernadello, 2007). Em Leguminosae, a vascularização do nectário pode ser alcançada pelo floema e xilema, apenas pelo floema ou nenhum tecido vascular especial (Fahn, 1979). De maneira geral, os nectários em Fabaceae são mesenquimatosos, receptaculares e intraestaminais (Davis et al., 1988). Ancibor (1969), realizou um estudo com observação e descrição dos nectários da subfamília Mimosoideae, utilizando 44 espécies representando todas as tribos e distribuídas pela América do Sul. Em Mimosoideae, os nectários estão presentes na base dos filamentos estaminais e na base do ovário ou ginóforo. Vistos de cima, se assemelham a um disco lobado, mas seu desenvolvimento pode variar de uma simples epiderme glandular ou uma pequena área secretora, até uma volumosa “almofada” parenquimática. Ainda de acordo com autora, no gênero *Parkia*

o nectário se apresenta como um tecido glandular profundo, na face adaxial do tubo floral.

Ecologicamente as substâncias produzidas possuem associações diretas com animais. Desde o surgimento das Angiospermas no início do Cretáceo a associação planta/polinizador tem impulsionado a diversidade e diversificação destes grupos. Este é um caso de coevolução, ao mesmo tempo que as plantas passaram a desenvolver a estrutura, aumentaram as interações entre plantas e animais, tornando-se em muitos casos, específicas (Lawton e Heads, 1984; Endress, 1994; Nepi et al., 1996; Bernadello, 2007). Sendo assim o objetivo deste trabalho foi caracterizar a anatomia dos nectários florais de espécies selecionadas de *Parkia* e compreender sua relação com seus visitantes florais.

2. Material e métodos

2.1. Táxons amostrados

Neste estudo foram coletadas oito das 35 espécies de *Parkia*, sendo representadas todas as três seções descritas por Hopkins (1986) (Tabela 1). Botões florais, de vários tamanhos, e flores foram coletados de diversas localidades ao redor de Manaus e no Parque Nacional do Viruá (Caracaraí – RR) o material testemunho foi depositado no Herbário do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), sob os registros listados na tabela 2.

Tabela 2. Lista das espécies amostradas neste estudo, segundo a classificação de Hopkins (1986)

Espécie	Seção	N. de indivíduos	Local de coleta	Voucher
<i>P. decussata</i>	<i>Parkia</i>	3	UFAM (ICB/ICHL)	Manfio, D. 18 (INPA)
<i>P. discolor</i>	<i>Parkia</i>	1	Irاندuba	Oliveira, L.C. 51 (INPA)
				Oliveira, L.C. 74 (INPA)
<i>P. nitida</i>	<i>Parkia</i>	3	Bosque da Ciência (INPA) e Km 60 da BR 179	Ramos, J.F. (INPA)
				Coelho, D. 774 (INPA)
<i>P. panurensis</i>	<i>Parkia</i>	3	Reserva Florestal Adolpho Ducke e Km 43 da BR 179	Carvalho-Sobrinho, J.G. 904 (INPA)
				Sothers, C.A. 299 (INPA)
<i>P. pendula</i>	<i>Platyparkia</i>	1	Km 30 da BR 179	Gauí, T.D. 167 (INPA)
<i>P. multijuga</i>	<i>Sphaeroparkia</i>	3	ASSINPA e INPA campus II	Souza, J.A.C. (INPA).
				Oliveira, L.C. 86 (INPA)
<i>P. velutina</i>	<i>Sphaeroparkia</i>	1	Igarapé do Acará – Reserva Florestal Adolpho Ducke	Nascimento, J.R. 608 (INPA)
<i>P. ulei</i>	<i>Sphaeroparkia</i>	2	Parque Nacional do	Lima, S.A. 1

2.2. Micromorfologias

Inflorescências com flores em pré-antese e antese foram coletadas e fixadas em FAA₇₀ e FNT, por 24 a 48 horas, respectivamente, e estocadas em álcool etílico 70%, indefinidamente (Johansen, 1940). Das inflorescências, foram selecionadas as flores nectaríferas das seções *Parkia* e *Platyparkia* e flores masculinas e hermafroditas da seção *Sphaeroparkia*, sendo retiradas 3 do ápice, 3 da porção mediana e 3 da região basal, perfazendo um n=9 para cada indivíduo.

Para a anatomia (microscopia de luz), as flores passaram por dois tratamentos de emblocamento: em Paraplast e em historesina. Para historesina as amostras foram desidratadas em série etílica crescente (70, 80, 90 e 100%) durante duas horas em estufa à vácuo, posteriormente pré-infiltradas em resina alcoólica (álcool absoluto e resina histológica 1:1), durante quatro horas e incluídas em historesina do tipo glicol-metacrilato (Technovit® Glycol Methacrylate 7100 Histo Techniques Set), preparada conforme as instruções recomendadas pelo fabricante, em todas os intervalos das etapas as amostras foram submetidas a vácuo durante 15 minutos. O material foi acondicionado em geladeira durante 3 a 7 dias e montado em blocos.

Os blocos de resina foram cortados com navalha de aço, em um micrótomo rotativo de avanço automático (RM 2145 da Leica), com espessura de 7 µm, os cortes obtidos foram acondicionados sobre lâminas e distendidos em chapa aquecedora, corados com azul de toluidina por 20 minutos, lavados e montados em glicerina.

Parte do material foi incluída em Paraplast Plus® (Sigma), passando também por uma desidratação em série etílica crescente (70, 80, 90 e 100%) durante uma hora em cada álcool, pré-infiltradas em xilol três vezes por quinze minutos e incluídas em Paraplast durante quatro horas em um processador de tecidos (Leica

TP 1020). Posteriormente as flores foram removidas dos cassetes e inseridas em blocos de parafina. A amostra impregnada de parafina foi transferida para uma forma de aço, coberta pelo mesmo cassete, preenchida com parafina líquida a 55 °C em módulo de aquecimento (Leica EG 1150 H) e levada para resfriamento rápido a 0°C em placa fria (Leica EG 1150 C). A parafina solidificada forma então um bloco com o cassete e facilmente se desprende da forma de aço. Os blocos foram acondicionados em freezer.

Posteriormente os blocos foram cortados com navalha de aço, em um micrótomo rotativo de avanço automático (RM 2245 da Leica), com espessura de 5µm, os cortes obtidos foram distendidos em água morna a 45°C em um banho histológico digital (Leica BHD 1701) e “pescados” com a lâmina, preparadas anteriormente com Adesivo de Haupt (Haupt, 1930). As lâminas foram secas e colocadas em estufa a 60°C por 2 horas, sendo então desparafinizadas em xilol absoluto duas vezes durante 5 minutos e em reidratação em série etílica (100, 90, 70 e 50%) por 5 minutos. As amostras foram então coradas com safrablau = azul de astra e safranina 9:1 (Bukatsh, 1972), azul de toluidina (O'Brien et al., 1965) e coloração hematoxilina-eosina (Wissowzky, 1876), conforme protocolo.

As lâminas foram desidratadas novamente em série etílica crescente e xilol durante 5 minutos para fixação do corante, montadas em uma mistura de bálsamo-do-Canadá e xilol e observadas em microscópio de luz. As fotomicrografias foram obtidas em um fotomicroscópio (Zeiss Primo Star MicroImaging 37081) acoplado a uma câmera digital (Canon PC1252) com as escalas nas mesmas condições ópticas.

2.2.1. Testes Histoquímicos

Testes histoquímicos foram realizados com amostras incluídas em Paraplast, seccionadas transversal e longitudinalmente em micrótomo rotativo automático (Leica RM 2245). Os corantes e reagentes usados, conforme protocolo pré-estabelecido foram:

- Sudam IV – lipídeos (Pearse, 1972);
- Cloreto Férrico – compostos fenólicos (Johansen, 1940);
- Lugol – amido (Johansen, 1940);

- Vermelho de Rutênio - pectinas (Johansen, 1940);
- Vanilina Clorídrica - taninos (Mace e Howell, 1974);
- Xilidine Ponceau – proteínas totais (Vidal, 1970).

As observações e a obtenção das imagens foram realizadas em fotomicroscópio Zeiss Primo Star MicroImaging 37081) acoplado a uma câmera digital (Canon PC1252) com as escalas nas mesmas condições ópticas.

As técnicas de estudos de microscopia de luz foram conduzidas no Laboratório Temático de Microscopia Óptica e Eletrônica (INPA) e Laboratório de Botânica Agroflorestal (FCA/UFAM). As análises foram feitas no Laboratório de Anatomia Vegetal (ICB/UFAM).

2.3. Microscopia Eletrônica de Varredura

Para a caracterização micromorfológica das estruturas secretoras, amostras das flores do material vegetal foram fixadas em FAA₇₀ por 24 horas e estocadas em etanol 70% (Johansen, 1940). Seguiram-se a desidratação em série etanólica e secagem em ponto crítico de CO₂ (CPD 030, Bal-Tec). Após a fixação das amostras nos suportes com fita dupla-face, procedeu-se a deposição metálica com ouro em metalizador (SCD 050, Bal-Tec). A observação e a captura de imagens foram feitas em microscópio eletrônico de varredura (LEO 43 VP, Zeiss) no Laboratório Temático de Microscopia Óptica e Eletrônica do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, campus II.

3. Resultados

3.1. Morfologia Floral

As flores são tubulares e pentâmeras, podendo apresentar adnação e conação (Fig 8A-D). Seu comprimento varia de 0,5 a 2,5 cm (excluindo os filetes). Dentro do capítulo, as espécies das seções *Parkia*, *Platyparkia* e *Sphaeroparkia*, apresentam diferentes tipos de flores funcionais e essa diferenciação, permite classificar as espécies do gênero em tais seções (Fig 8A-F). O formato do receptáculo, número de flores, tamanho e mudanças entre os tipos funcionais de flores, definem a forma da inflorescência (Hopkins, 1983; 1984; 1986a; 1994; Fig. 8).

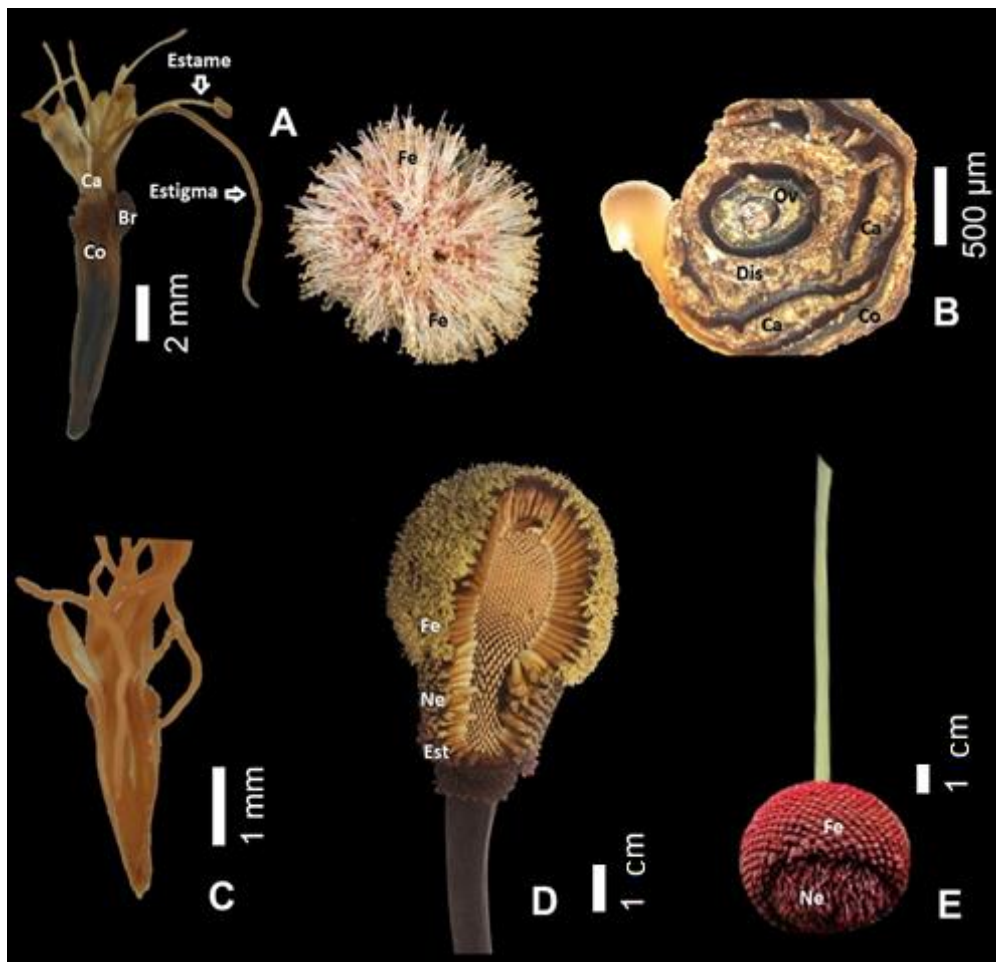


Figura 8 – Morfologia floral de *Parkia*. A – *P. multijuga*, detalhe da inflorescência com flores férteis masculinas e hermafroditas (em destaque). B – *P. panurensis*, detalhe da fusão dos estames e das pétalas. C – *P. ulei*, detalhe dos estames fundidos as pétalas na base. D – *P. decussata*, arranjo das flores especializadas na inflorescência. E – *P. pendula*, detalhe da organização da inflorescência. Legenda: Flores férteis (fe), Flores nectaríferas (ne), Flores estaminodiais (est), Cálice (ca), Corola (co), Disco estaminal (dis), Ovário (ov), Óvulo (*) e Bráctea (br).

3.1.1. *Parkia* Sect. *Parkia*

O capítulo é composto por três tipos morfológicos e funcionais de flores: (1) as flores férteis formando um globo ou elipse na região apical, (2) a região mediana formando um anel constricto de flores nectaríferas (Fig. 9) e (3) a região basal preenchida por flores neutras, os estaminódios (Fig. 8D). O número de flores de cada tipo varia conforme a espécie. Outro caractere que varia entre as espécies é a coloração, as espécies asiáticas apresentam coloração amarelo ou creme, as espécies africanas apresentam coloração vermelha e as espécies neotropicais apresentam uma maior amplitude de variação morfológica e coloração, podendo ser vermelhas, amarelas ou ambas (Hopkins, 1983; 1984; 1986a; 1994).



Figura 9 – Flores nectaríferas de *Parkia* sect. *Parkia*. A – *P. decussata*; B – *P. discolor*; C – *P. nitida*; D – *P. panurensis*.

Na região apical as flores são longas, tubulares e todas são férteis, podendo ser hermafroditas, masculinas (com um pequeno gineceu reduzido ou ausente) ou ambas. Cada flor é acompanhada por uma bráctea linear-espatulada, com uma expansão no ápice, geralmente grossa e pubescente (Fig. 8a). O padrão romboidal característico do capítulo é formado pela imbricação dos ápices das brácteas e em algumas espécies, os lóbulos do cálice também contribuem para formação deste padrão (Fig. 8D; 9B). O cálice e a corola apresentam cinco lóbulos e dez estames férteis. As flores apresentam tamanho igual e diferem-se apenas no desenvolvimento do gineceu (Hopkins, 1983; 1984; 1986; 1994).

Na porção mediana estão as flores secretoras de néctar, formando um cilindro estreito. Os filetes são longos, mas nunca são enxertos e permanecem enrolados dentro da flor para que as anteras sejam mantidas próximas a abertura da corola (9A-D). As anteras das flores contêm pólen e podem ser chamadas de flores masculinas, as bases conadas dos filetes são espessas e secretam néctar (Hopkins, 1983; 1984; 1986; 1994; Fig. 9C).

A parte basal é composta por flores morfológicamente masculinas e funcionalmente neutras, os estaminódios. O gineceu nestas flores geralmente é rudimentar ou ausente. As flores estaminodiais, apresentam tamanho semelhante as nectaríferas, porém abrem-se completamente. O cálice geralmente é mais afunilado do que nas flores férteis, os lóbulos da corola são profundamente divididos e os filetes estão geralmente projetados para fora da corola. O tamanho da franja de estaminódios varia conforme a espécie, podendo ser ausente ou reduzido ou até mesmo extensas. As anteras são muito pequenas e caducas sendo assim as flores funcionalmente neutras (Hopkins, 1983; 1984; 1986; 1994).

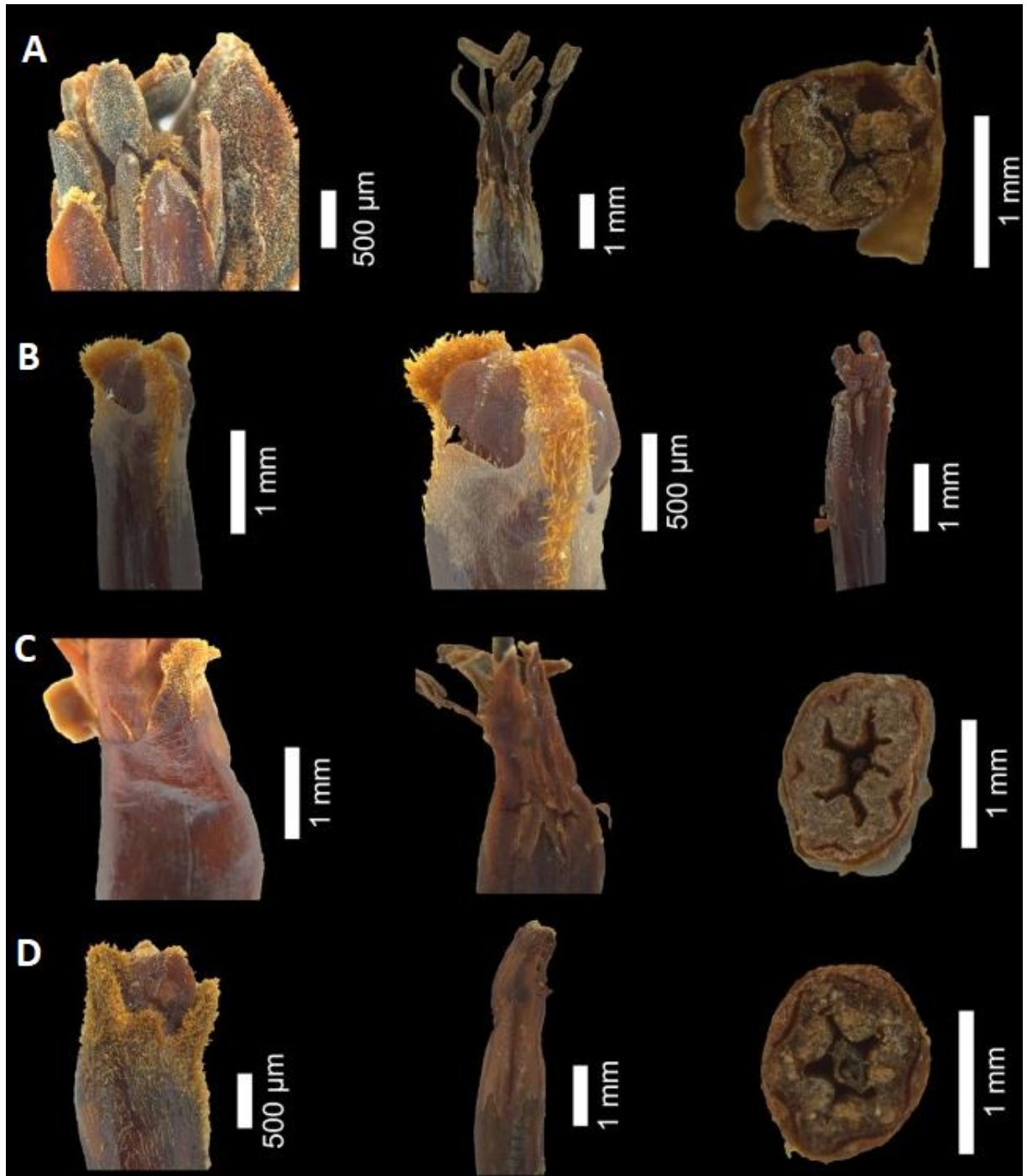


Figura 10 – Detalhe das flores nectaríferas de *Parkia* sect. *Parkia*. A – *P. decussata*, detalhe dos tricomas nas sépalas e pétalas; dos filetes dobrados; corte transversal de uma flor nectarífera. B – *P. discolor*, detalhe dos tricomas sobre a superfície da corola; flor nectarífera com as sépalas removidas. C – *P. nitida*, detalhe da flor nectarífera com e sem as sépalas e em corte transversal; D – *P. panurensis*, detalhe dos tricomas presentes nos lobos da corola, da flor com as sépalas removidas e em corte transversal.

3.1.2. *Parkia* sect. *Platyparkia*

O capítulo apresenta formato esférico com dois tipos de flores funcionais: flores férteis tubulares que compõe três quartos da inflorescência e flores nectaríferas no ápice (Fig. 8E). O cálice e a corola possuem cinco lóbulos e dez estames férteis (Fig. 11A-D). Um único ovário estipitado com óvulos numerosos e um estilete filiforme com um estigma terminal pequeno e poroso (Fig. 11E). As flores podem ser hermafroditas ou funcionalmente masculinas com o ovário e o estilete reduzido ou ausente (Hopkins, 1984; 1986; Piechowski, 2007).

As flores nectaríferas se localizam no ápice e são morfológicamente semelhantes as férteis, mas com maior diâmetro e não abrem completamente, as anteras são mantidas na abertura da corola e a parte inferior dos filetes é espessada secretando néctar (11B). O ovário é mais curto, uma vez que está limitado ao terço superior da flor devido ao volume de tecido secretor de néctar na base das flores. O gineceu está presente na seção *Platyparkia*, embora não haja desenvolvimento de frutos (Hopkins, 1984; 1986; Piechowski, 2007).

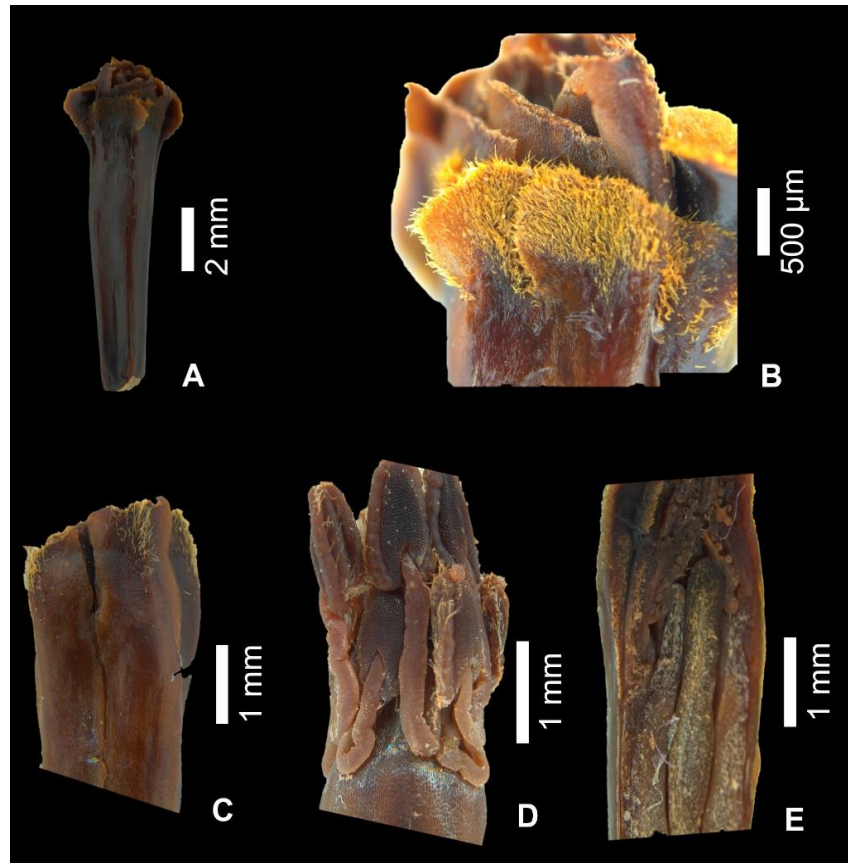


Figura 11 – Detalhe das flores nectaríferas de *P. pendula* (*Parkia* sect. *Sphaeroparkia*). A – Flor nectarífera. B – Detalhe dos tricomas nos lobos do cálice e da corola. C – Detalhe das pétalas da flor. D – Detalhe dos estames dobrados e fundidos as pétalas. E – Detalhe de um corte longitudinal, onde pode-se observar a adnação dos filetes nas pétalas e o ovário ao centro.

3.1.3. *Parkia* sect. *Sphaeroparkia*

As flores estão dispostas em capítulos globosos, com flores férteis tubulares tanto masculinas quanto hermafroditas (Fig. 12A). Nas flores hermafroditas, o estilete projeta-se para fora da corola e o estigma é pequeno e terminal (Fig. 13A). Já nas flores masculinas, o gineceu é reduzido ou geralmente ausente. O cálice e a corola são pentalobados, com conação e adnação (Fig 8A). As anteras possuem deiscência longitudinal e o ovário é unicarpelar e plurióvulado. A coloração das flores varia entre as espécies podendo ser vermelha em *Parkia velutina* e amarela em *P. ulei* e *P. multijuga*. A antese também varia entre as espécies, *Parkia ulei* é a única espécie do gênero com antese diurna (Hopkins et al., 2000; Chaves, 2015).



Figura 12 – Flores férteis de *Parkia* sect. *Sphaerparkia*. A – *P. multijuga*; B – *P. ulei*; C – *P. velutina*.

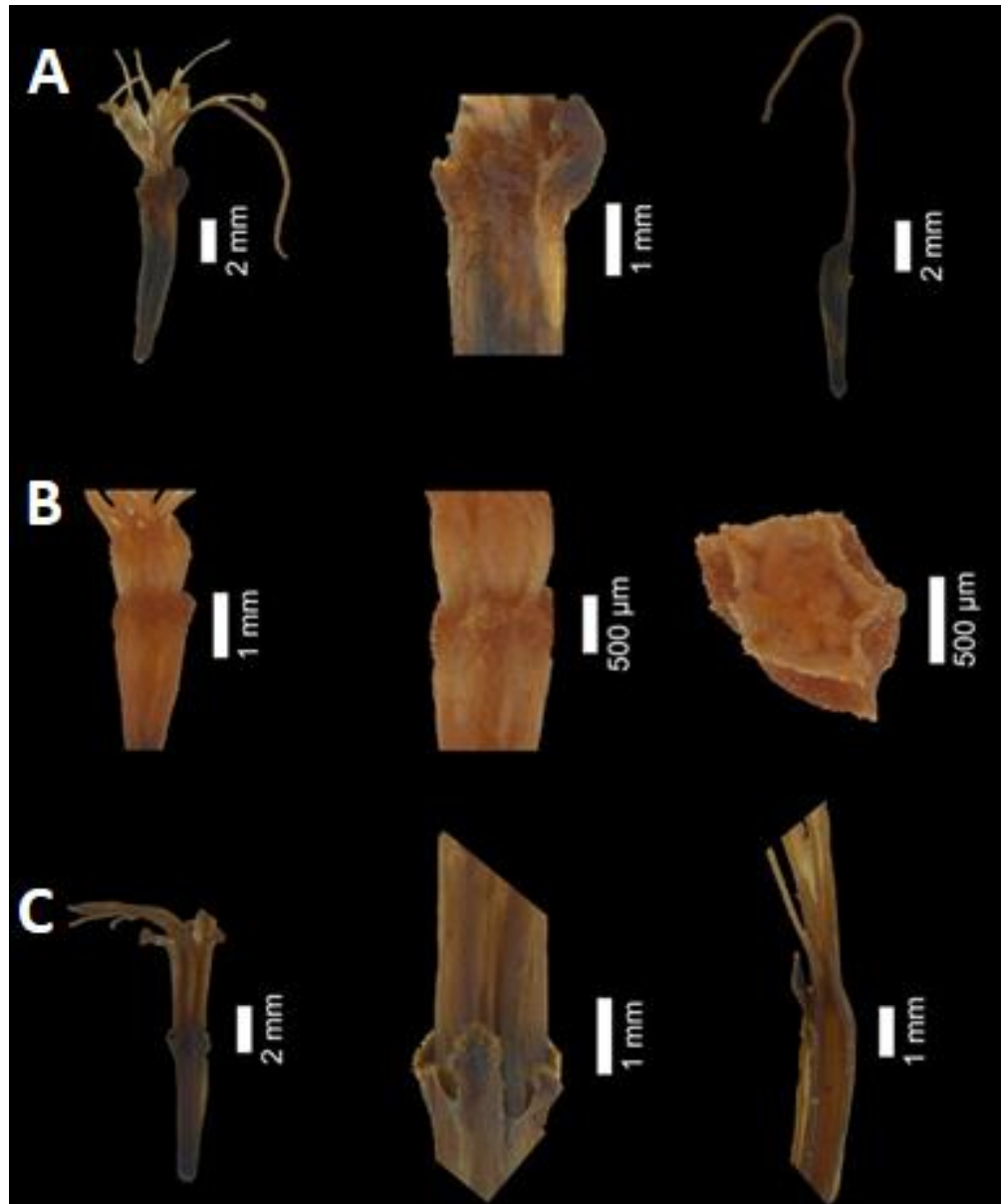


Figura 13 – Detalhe das flores férteis de *Parkia* sect. *Sphaerparkia*. A – *P. multijuga*, flor hermafrodita com presença do estigma (em destaque) e detalhe da corola; B – *P. ulei*, flor estaminada; detalhe da corola sobrepondo o cálice; estames em corte transversal; C – *P. velutina*, flor estaminada; detalhe da corola sobrepondo o cálice e flor em corte longitudinal.

3.2. Anatomia Floral

3.2.1. *Parkia* Sect. *Parkia*

As sépalas, em secção transversal apresentam epiderme uniestratificada com extrato cuticular espesso (Fig. 14 B5; C2; C7). As células da epiderme são tabulares em ambas as faces, em *Parkia panurensis* e *P. nitida*, enquanto que em *P. decussata* e *P. discolor* são papilosas a arredondadas, em todas as espécies as

paredes celulares são pouco espessas, retas e apresentam o lúmen de tamanho semelhante (Fig 13 A1; B4; C1; D3). As espécies da seção *Parkia* apresentam tricomas filiformes glandulares e unicelulares em sua extremidade, com paredes espessas em corte longitudinal e em *P. panurensis* é possível visualizar em corte transversal alguns tricomas sobre a epiderme adaxial das sépalas (Fig. 14 B2; C5). O mesofilo é parenquimático e homogêneo e possui traço vascular nas sépalas (Fig. 14 B5; C2; C7). Os estômatos estão ausentes em todas as espécies da seção.

As pétalas apresentam uma epiderme papilosa à arredondada em *Parkia panurensis* e *P. nitida*, arredondadas na face adaxial e tabulares na epiderme abaxial em *P. decussata* e tabulares em *P. discolor*, com uma variação do tamanho do lúmen das células apenas na epiderme adaxial de *P. decussata* (Fig. 14 A3; B6; C6; D1). Todas as espécies apresentam epiderme unisseriada, com uma cutícula pouco espessa, ausência de estômatos e tricomas (Fig. 14 A2; B5; D2). As espécies da seção apresentam paredes celulares periclinais externas na região adaxial espessas. O mesofilo é parenquimático e homogêneo, constituído por células arredondadas com paredes finas e por traços vasculares das pétalas (Fig. 14 C2; D2;).

Próximo à região mediana das flores nectaríferas, os dez estames se fundem entre si e com as pétalas formando um disco, produzindo um parênquima de reserva de substâncias proteicas e fenólicas (Fig. 14 A3; B4; C8; D4). As células epidérmicas são papilosas à arredondadas em ambas as faces, com presença de tricomas glandulares unicelulares filiformes e papilosos na epiderme abaxial, os tricomas apresentam paredes espessas. A epiderme em ambas faces é revestida por uma cutícula espessada (Fig. 14 A3; B4; C8; D4). Abaixo da epiderme há um parênquima homogêneo com células de paredes grossas, apresentando células secretoras e feixes vasculares, um para cada filete. Em *Parkia decussata* é possível ver o pistiloide no centro do tecido, em *P. discolor*, ele é ausente e em *P. nitida* e *P. panurensis* ele é rudimentar (Fig. 14 A3; B4; C8; D1).

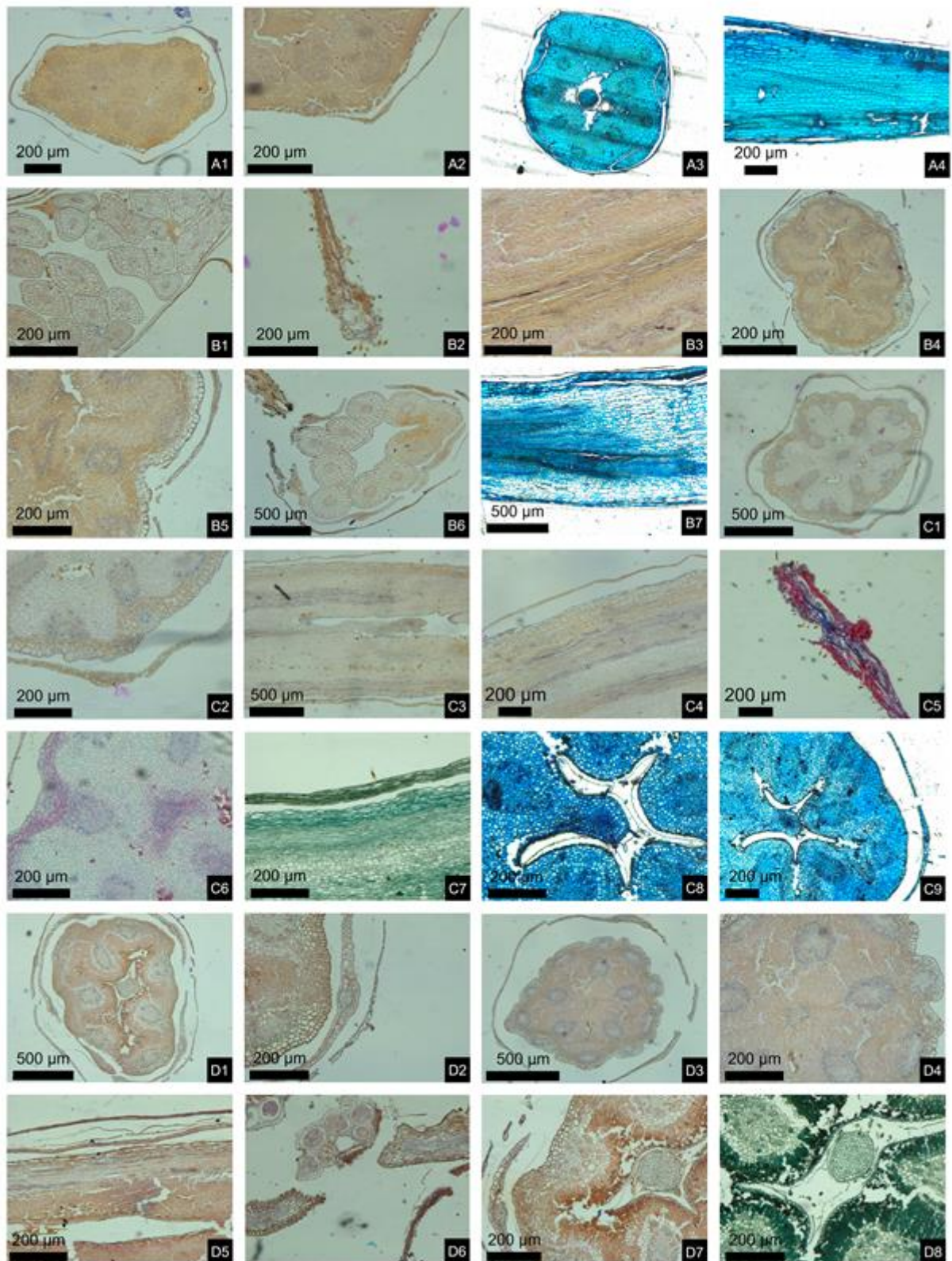


Figura 14 – Cortes longitudinais e transversais de flores nectaríferas em *Parkia* sect. *Parkia*. A – *P. discolor*. B – *P. nitida*. C – *P. decussata*. D – *P. panurensis*.

3.2.2. *Parkia* Sect. *Platyparkia*

As sépalas, em secção transversal apresentam epiderme uniestratificada com extrato cuticular pouco espessado (Fig. 15A). As células da epiderme são arredondadas em ambas as faces, sendo maiores na região adaxial (Fig. 15E). Em *Parkia pendula* só é possível visualizar tricomas nos lobos da sépala. O mesofilo é parenquimático homogêneo e possui feixes vasculares colaterais (Fig. 15 A; E). Os estômatos estão ausentes nesta espécie.

Os estames se fusionam entre si e com as pétalas, produzindo disco que possui um tecido de reserva de substâncias como lipídeos e compostos fenólicos (Fig. 15 C-I). As células epidérmicas são colunares à cuboides na superfície adaxial e tabulares na superfície abaxial (Fig. 15 C-E), a epiderme em ambas faces apresenta extrato cuticular pouco espesso. Abaixo da epiderme há um parênquima heterogêneo com células parênquima lacunoso próximo a epiderme adaxial e paliádico preenchendo o resto do tecido, as células apresentam paredes finas (Fig. 15 C-E). Apresentando traços vasculares, nos filetes e nas pétalas (Fig. 15 G-I). É possível visualizar gotículas de óleo no tecido, e o núcleo das células (Fig. 15 D; I). As células epidérmicas são destituídas de tricomas e de estômatos. No centro do disco é possível visualizar o ovário, com epiderme colunar na superfície adaxial, o mesofilo é parenquimático homogêneo e possui traços vasculares circundando a região central (Fig. 15 G-I).

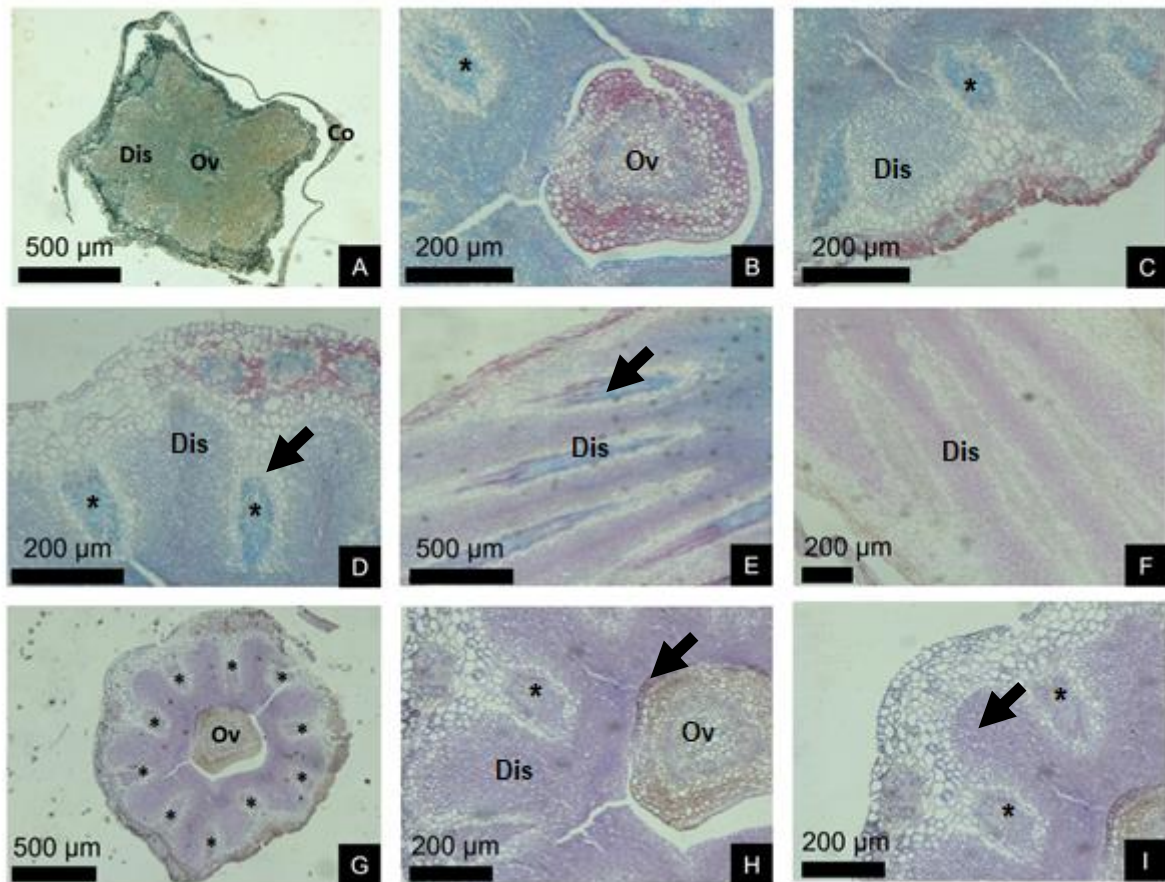


Figura 15 – Cortes transversais e longitudinais de flores nectaríferas em *Parkia pendula* (sect. *Platyparkia*). Legenda: estames (*), ovário (Ov), disco: estames+pétalas (Dis). Presença de concentração de substância nas regiões ao redor do ovário e nos estames.

3.2.3. *Parkia* Sect. *Sphaeroparkia*

As sépalas, em secção transversal apresentam epiderme uniestratificada com pouco extrato cuticular (Fig. 16 A1; B; C1). As células da epiderme das espécies da seção são arredondas em ambas as faces, em *Parkia multijuga* as células da epiderme adaxial são maiores que as células da epiderme abaxial (Fig. 16 A2; B; C1). Em todas as espécies da seção, as paredes celulares são pouco espessas. Não foram visualizados tricomas ou estômatos. O mesofilo é parenquimático e homogêneo e possui traços vasculares (Fig. 16 A1; B; C1).

As pétalas apresentam uma epiderme papilosa à arredondada em *P. ulei* e arredondada à cuboide em *Parkia multijuga* e *P. velutina*, com uma variação do tamanho do lúmen das células em ambas as epidermes (Fig. 16 A3; B; C1). Todas

as espécies apresentam epiderme unisseriada, com extrato cuticular pouco espesso, ausência de estômatos e tricomas. As espécies da seção apresentam paredes celulares pouco espessas. O mesofilo é parenquimático e homogêneo, constituídos por células arredondadas com paredes finas e tamanhos diferentes com a presença de traços vasculares (Fig. 16 A3; B; C2).

Próximo a região mediana das flores férteis, os dez estames se fundem entre si e com as pétalas, produzindo disco. As células epidérmicas são arredondadas em ambas as faces, destituídas de tricomas (Fig. 16 A1; B; C1). A epiderme em ambas as faces apresenta extrato cuticular imperceptível, exceto em *Parkia multijuga*. Abaixo da epiderme há um parênquima homogêneo com células de paredes finas, apresentando traços vasculares, um para cada filete. Em *P. multijuga* é possível observar o ovário no interior do tecido (Fig. 16 A4-5). As epidermes externa e interna do ovário são uniestratificado, com células de citoplasma abundante. A epiderme abaxial apresenta células cuboides ou levemente retangulares, enquanto que na epiderme adaxial as células são levemente arredondadas (Fig. 16 A4-5). O mesófilo é parenquimático homogêneo, constituídos por células arredondadas com paredes finas e tamanhos diferentes com a presença de traços vasculares nos filetes, além disso, é possível visualizar a presença de idioblastos contendo lipídeos e compostos fenólicos, dispersos no parênquima e na epiderme do disco (Fig. 16 A2; C2).

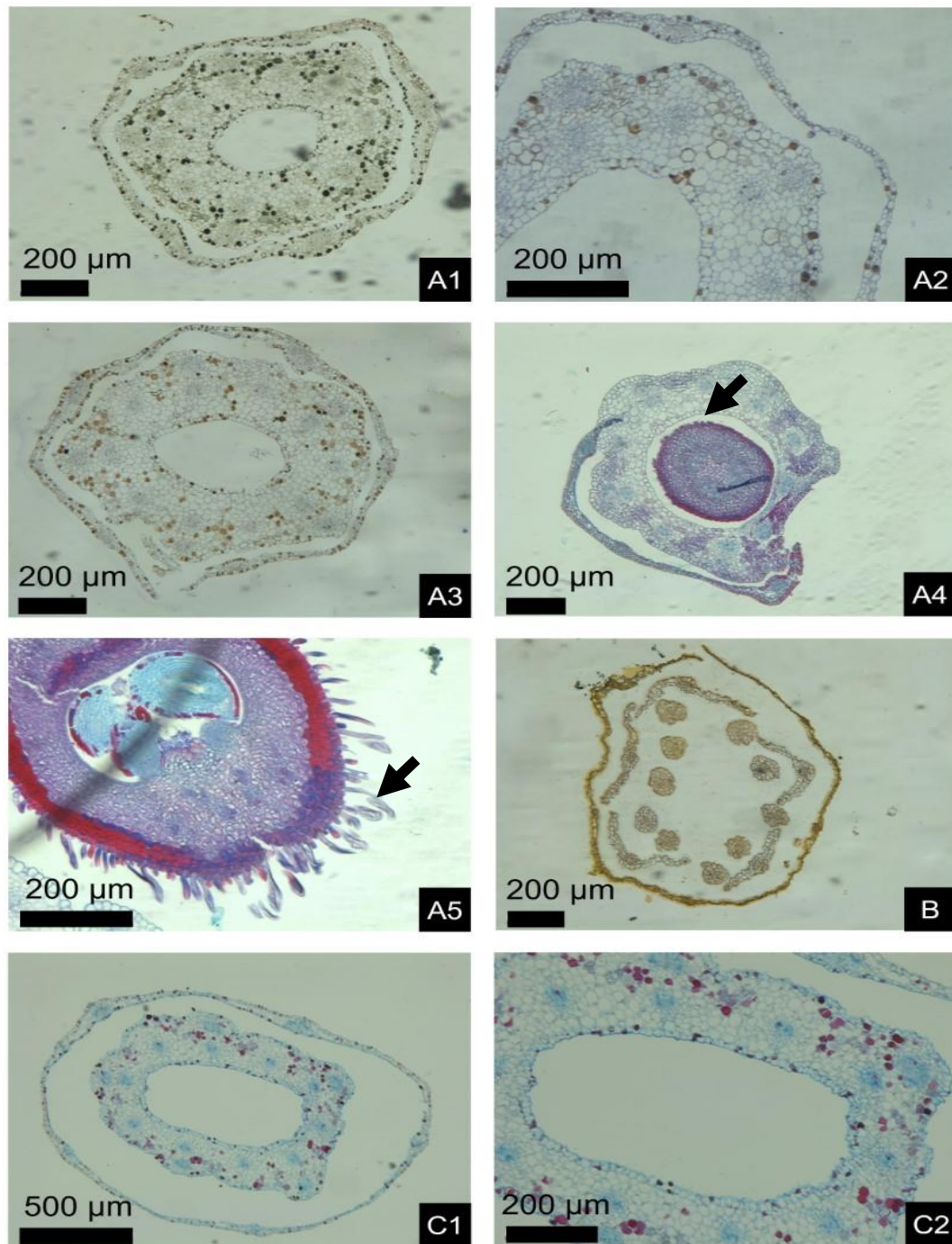


Figura 16 – Cortes transversais de flores férteis em *Parkia* sect. *Sphaeroparkia*. A – *P. multijuga*; B – *P. ulei*; C – *P. velutina*. Presença de tricomas glandulares ao redor do ovário (seta).

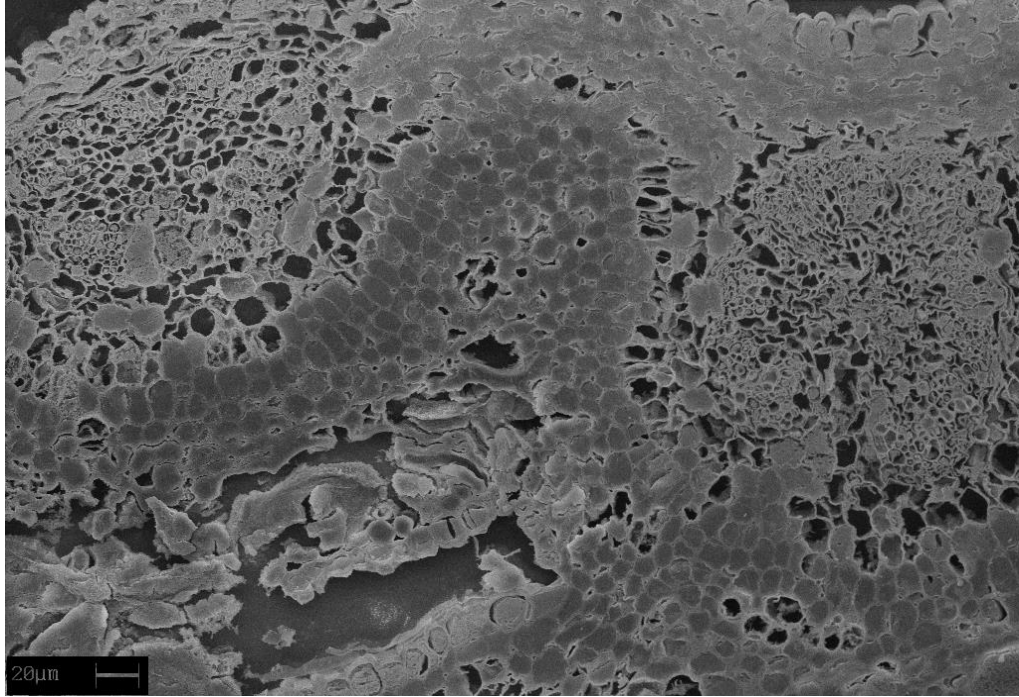


Figura 17 – Micrografia de Microscopia Eletrônica de Varredura. Detalhes dos estames e do tecido do mesófilo do disco estaminal preenchido com compostos químicos em *Parkia decussata*.



Figura 18 – Micrografia de Microscopia Eletrônica de Varredura. Detalhes dos estames e da antera, em destaque o tecido papiloso na epiderme dos filetes em *Parkia pendula*.

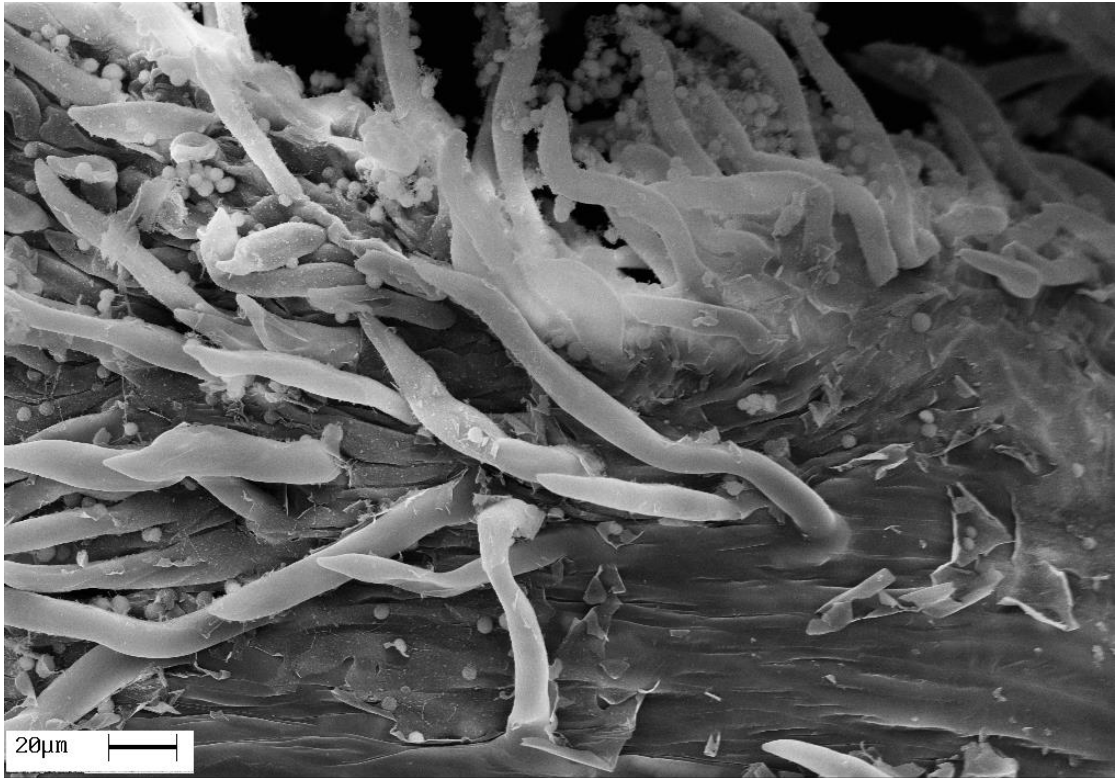


Figura 19 – Micrografia de Microscopia Eletrônica de Varredura. Detalhes dos tricomas nos lobos da corola em *Parkia nitida*.

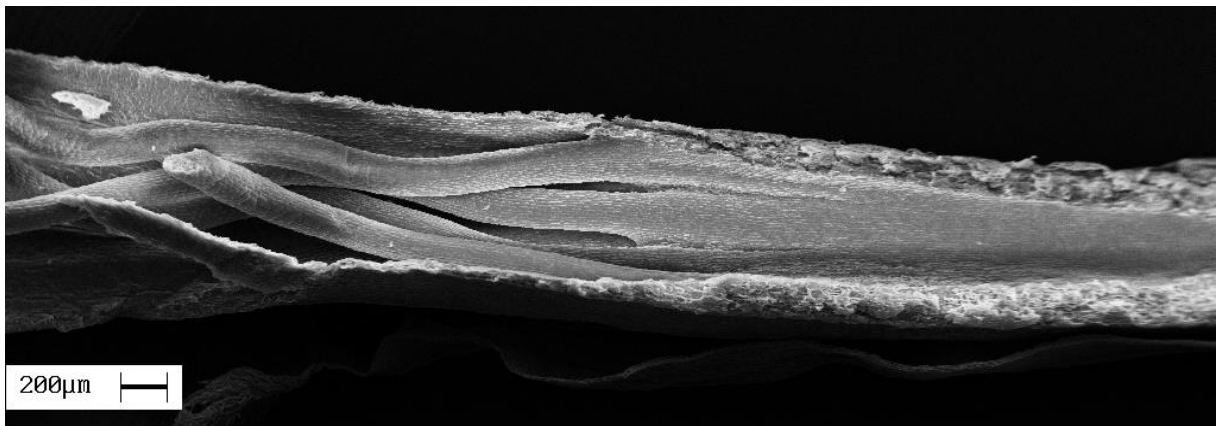


Figura 20 – Micrografia de Microscopia Eletrônica de Varredura. Detalhe da conação e adnação dos verticilos florais em *Parkia velutina*.

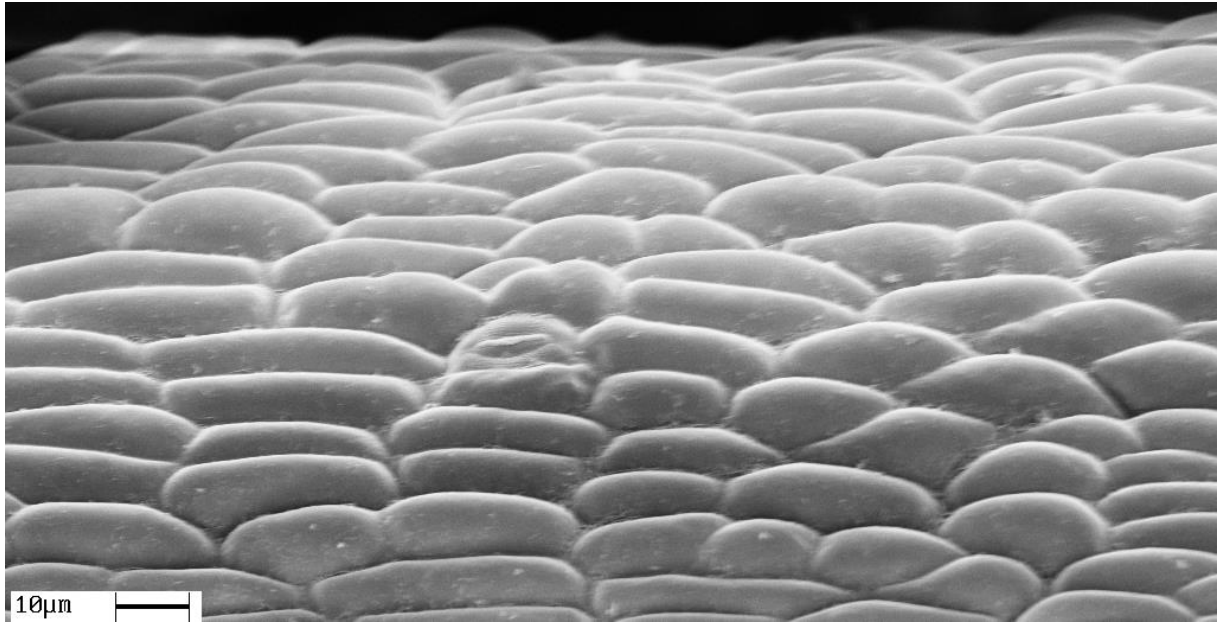


Figura 21 – Micrografia de Microscopia Eletrônica de Varredura. Detalhe do tecido papiloso na epiderme do ovário em *Parkia multijuga*.

3.3. Histoquímica

Tabela 3 – Localização dos compostos detectados nas flores das espécies de *Parkia* através de testes histoquímicos

	Amido (Lugol) Johansen, 1940				Compostos fenólicos (Cloreto Férrico) Johansen, 1940				Pectinas (Vermelho de Rutênio) Johansen, 1940				Proteínas (XP) Vidal, 1970				Lípideos (Sudan IV) Pearse, 1972				Taninos (Vanilina Clorídrica) Mace e Howell, 1974			
	Se	Pe	Dis	Ov	Se	Pe	Dis	Ov	Se	Pe	Dis	Ov	Se	Pe	Dis	Ov	Se	Pe	Dis	Ov	Se	Pe	Dis	Ov
<i>P. decussata</i>	-	-	-	-	-	+	++	-	+	+	+	+	+	+	++	+	++	+	+	+	-	+	++	-
<i>P. discolor</i>	-	-	-	-	-	+	++	-	?	+	++	?	?	+	++	?	++	+	+	?	-	-	++	-
<i>P. nitida</i>	-	-	-	-	-	?	++	-	+	+	+	+	-	-	+	-	++	+	+	-	-	?	++	-
<i>P. panurensis</i>	-	-	-	-	+	+	++	+	+	+	+	+	-	+	+	-	++	+	+	?	+	-	++	-
<i>P. pendula</i>	-	-	-	-	+	+	++	+	+	+	++	+	+	+	++	+	++	+	+	?	-	-	++	-
<i>P. multijuga</i>	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	+	?	+	-	+	?	++	+	-	?	-	-	+	+
<i>P. ulei</i>	-	-	-	?	-	-	-	?	-	-	-	?	-	-	-	?	-	-	+	?	-	-	-	-
<i>P. velutina</i>	-	-	-	?	+	?	-	?	+	-	-	?	-	-	-	?	++	+	+	?	+	?	-	?

Legenda: Sépalas (Se), Pétalas (Pe), Disco estaminal (Dis), Ovário (Ov). Quanto a classificação (-) para reação negativa para o teste, (+) para reação restrita a idioblastos e/ou com intensidade mediana, (++) reação em toda a estrutura e/ou com intensidade forte e (?) para reações não observadas, por ausência do verticilo floral ou dificuldade na visualização do mesmo.

Os testes histoquímicos realizados mostraram resultado positivo para a presença de compostos fenólicos (Figura 23 A-D), mucilagens (Figura 24 A-B), taninos e proteínas nas células do disco nectarífero, em todas as espécies com exceção de *P. ulei* e *P. velutina*. Com exceção de *P. multijuga*, todas as espécies deram resultado positivo para presença de lipídeos (Figura 24 C-D), na forma de gotas lipídicas dispersas nas células do parenquima cortical, nas pétalas e principalmente nas sépalas.

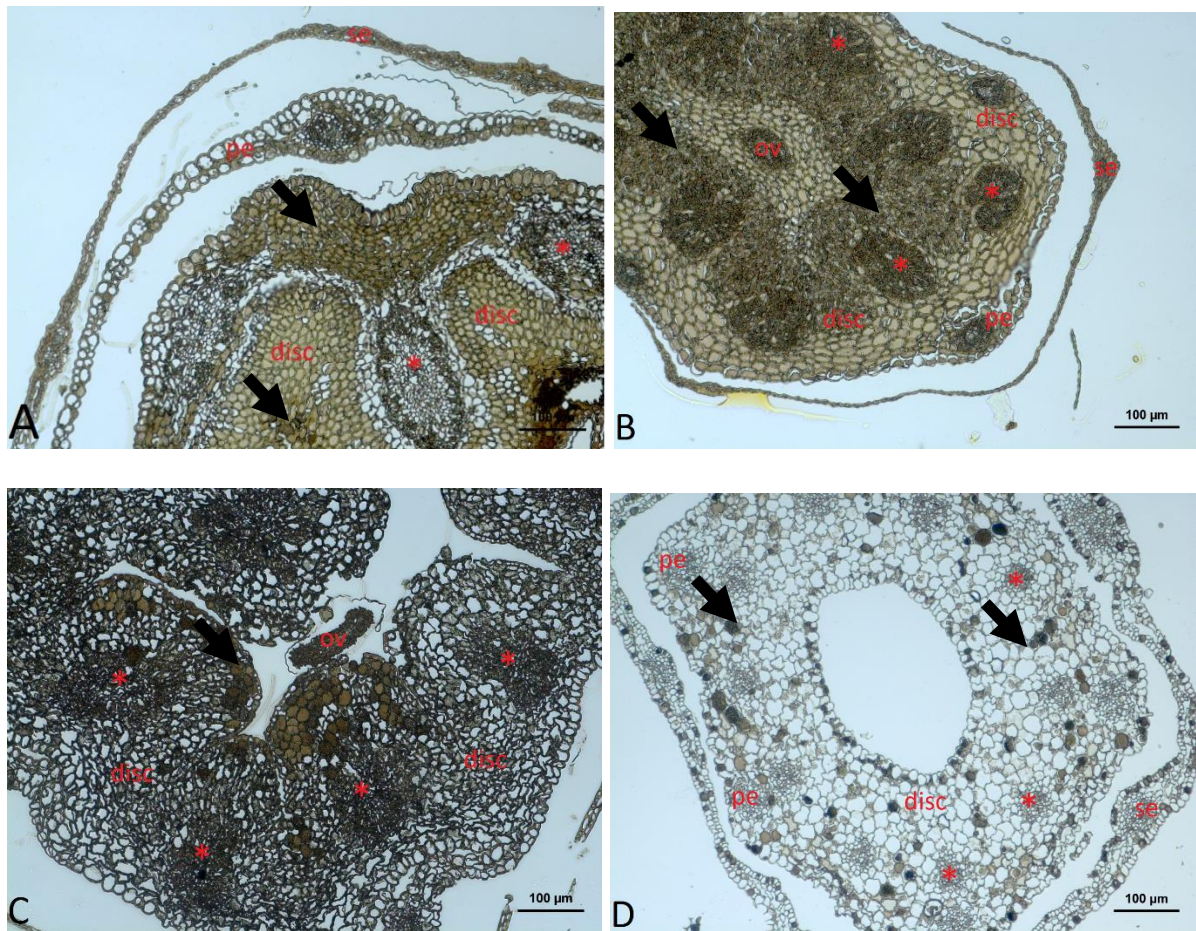


Figura 22 – Presença de compostos fenólicos no disco nectarífero de A – *P. decussata*, B – *P. discolor*, C – *P. nitida* e D – *P. multijuga*. Legendas: ovário (ov), disco nectarífero (disc), sépala (se), pétala (pe) e estames (*).

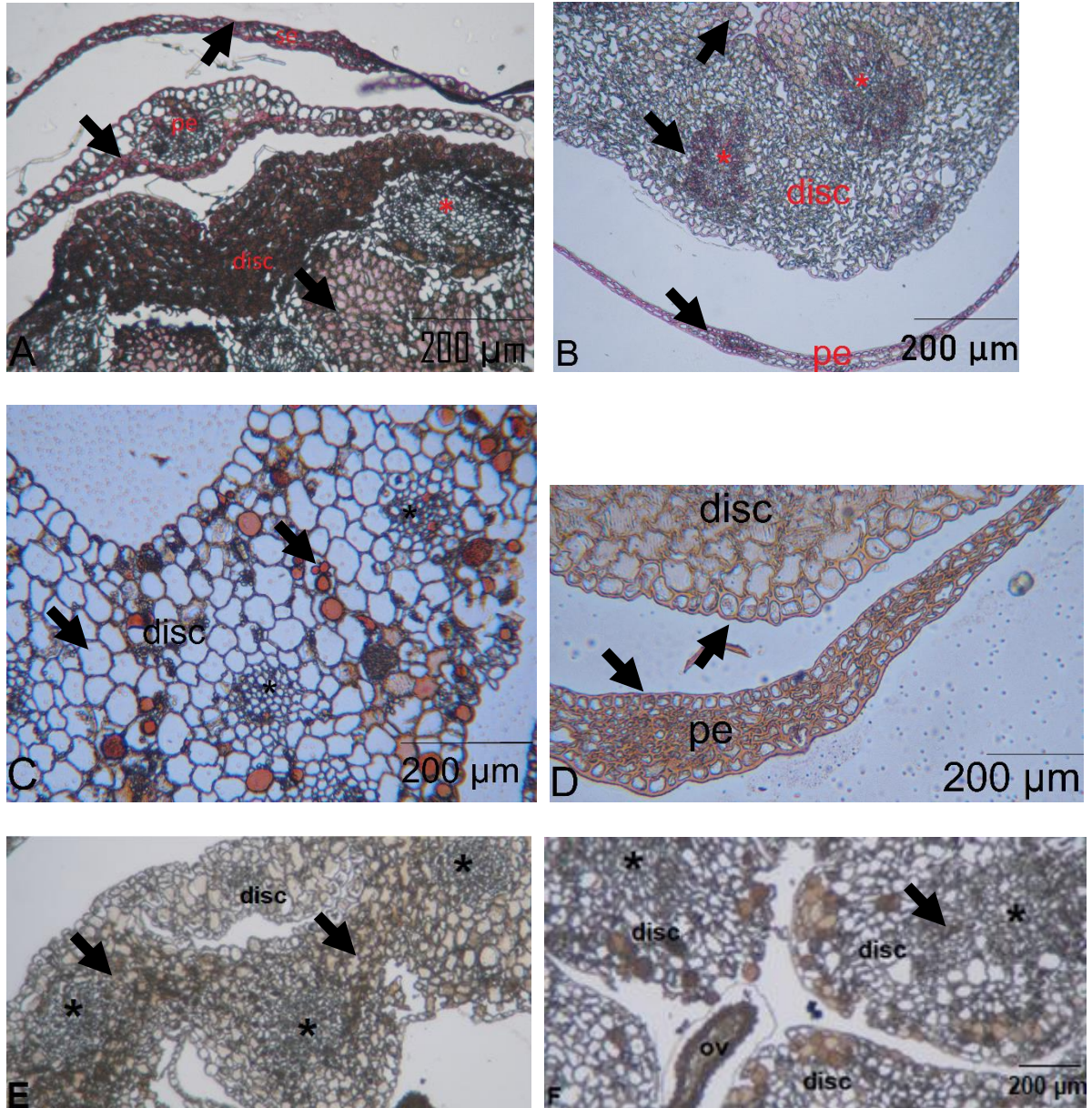


Figura 23 – Presença de mucilagens em A – *P. decussata*, B – *P. discolor*, lipídeos em C – *P. velutina* e D – *P. pendula* e taninos em E – *P. panurensis*, F – *P. nitida*. Legendas: ovário (ov), disco nectarífero (disc), sépala (se), pétala (pe) e estames (*).

4. Discussão

As espécies de *Parkia* neste estudo, apresentam uma morfologia floral semelhante com algumas variações entre as seções, relacionadas a sexualidade floral, o seu desenvolvimento, o tamanho do diâmetro das flores, a rigidez das flores (Hopkins, 1986). Uma das características compartilhadas entre as espécies é a presença de dez estames por flor, que são adnatos na base das pétalas, formando um disco nectarífero intraestaminal, também observado por Fortunato et al. (2008) em *Calliandra*, *Inga affinis* e *I. saltensis* e por Borges (2010) em *Calliandra parvifolia*, *Calliandra brevipes* e *Inga subnuda*. Em ambos os trabalhos é possível perceber que este é um caráter de interesse taxonômico, uma vez que, nem todas as espécies de Mimosoideae citadas os possuem.

Embora os autores descrevam o disco como secretor, neste estudo adotaremos o termo “tecidos de reserva” para tais estruturas, pois o termo secretor se aplica ao sítio de produção e exsudação e na presente pesquisa não foi observado a origem das substâncias armazenadas no mesófilo do disco e na epiderme dos verticilos florais, conseqüentemente, não foi possível classificar o tipo de nectário com base na secreção (Apezato-da-Glória e Carmello-Guerreiro, 2006; Nepi et al., 2007). Nas espécies analisadas, foi possível detectar duas áreas com presença de tricomas glandulares e concentração de substâncias como lipídeos e compostos fenólicos: a base do ovário, observado em *P. decussata* e em *P. multijuga* e no disco intraestaminal, observado nas espécies polinizadas por morcegos.

De acordo com Bernardello (2007), os nectários se classificam como: intraestaminal (disco estaminal) e ginecial (ovário). O autor em seu trabalho classifica os nectários de Leguminosae como intraestaminal e mesenquimatoso, o que não ocorre em *Parkia*, pois não foram observadas a presença de estômatos na epiderme dos verticilos. Na maioria das angiospermas, o néctar pode ser exsudado por tricomas, permeabilidade da cutícula, ou via estomática (Fahn, 1979; Nepi 2007). Em *Parkia* a ausência de estômatos, a presença de pelos glandulares e concentração de substâncias no mesófilo, indicam que o néctar é exsudado via cutícula e tricomas.

As observações feitas por Ancibor (1969), descrevem que em Mimosoidae, os nectários se apresentam na base dos filetes e do ovário e visualizados de cima, formam um disco lobado cujo desenvolvimento varia entre as tribos; em *Parkia*, o nectário se assemelha a uma pequena área de reserva de substâncias.

A organização dos tecidos de reserva e presença/ausência dos tricomas glandulares varia pouco entre as espécies das seções, mas quando comparado com os sistemas de polinização é possível visualizar a relação entre néctar e polinizador. De fato, as flores polinizadas por morcegos apresentam um volume e concentração de substâncias em seu tecido mais elevado, além da presença de tricomas glandulares próximas a cavidade do ovário, enquanto nas flores polinizadas por insetos, as substâncias se restringem a idioblastos e se apresentam dispersas no tecido do disco e sem a presença de tricomas glandulares, exceto nos lobos da corola e do cálice. Esta observação foi feita por Smith et al. (2007), em seu trabalho com *Lochroma* (Solanaceae), em que espécies com maior produção de recompensas eram polinizadas por beija-flores e menos propensas a serem polinizadas por insetos, dado o tamanho corpóreo, alto requisito de energia e habitats de alta altitude.

Os tecidos de armazenamento de substâncias das espécies de *Parkia* apresentam composição semelhantes, que correspondem a epiderme e ao parênquima nectarífero descrito por Nepi (2007) e se assemelham ao tecido secretor que compõe os nectários de *Hymenea stigonocarpa* Mart. (Leguminosae - Caesalpinoidae) mencionados por Paiva e Machado (2008); No trabalho de Ancibor (1969), em *Dinizia excelsa* Ducke, *Mimozyanthus carinatus* Gris. (Burk.), *Pentaclethra maculosa* (Willd.) Kuntze e *P. macrophylla* Benth. in Hook. e no estudo de Drewes (1998) com *Macroptilium erythroloma* (Mart. ex Benth.) Urb.

Entre as amostras analisadas, a histologia geral do parênquima permanece semelhante. Exceto na densidade e concentração de substâncias nos tecidos dos verticilos florais. Embora estejam presentes em todas partes, as substâncias se concentram no parênquima do disco, especialmente nas flores nectaríferas das seções *Parkia* e *Platyparkia*. Ancibor (1969), descreve a presença de taninos nestas regiões, o que foi corroborado em nosso estudo. Tanino é um metabólito secundário associada à proteção contra herbivoria (Kutchan 2001; Monteiro et al., 2005; Correa

et al., 2008). Os testes histoquímicos também detectaram a presença de outras substâncias associadas a essas regiões, como: proteínas, lipídeos, compostos fenólicos.

De acordo com Brown (1938) e Nepi (2007), a origem dos nectários ainda permanece obscura, uma vez que, surgiram de forma independente muitas vezes dentro das angiospermas, através de eventos de irradiação adaptativa. O néctar é a recompensa floral mais comum empregada pelas angiospermas para reforçar a visita por polinizadores. As plantas não produzem néctar para atrair seus polinizadores; as plantas que no passado produziam néctar, eram visitadas com maior frequência do que as que não fizeram (Stebbins, 1970; Endress, 1994; Proctor et al., 1996; Barbieri, 2003) e tais características afetam o forrageamento de polinizadores (Zimmerman e Cook, 1985; Harder e Thomson, 1989).

Em *Parkia*, as espécies secretoras de néctar apresentam densas inflorescências na forma de capítulos, que funcionam como unidades de polinização e embora possuam flores diminutas, são pré-adaptadas a serem polinizadas por morcegos, a unidade de polinização possui ântese noturna e secreta uma grande quantidade de néctar que pode chegar até 21 ml por noite em *Parkia pendula*, como observado por Piechowski (2007).

Do ponto de vista filogenético, segundo a filogenia de Luckow e Hopkins (1995) com base em dados morfológicos, o gênero teria se originado nos Neotrópicos e então teria ocorrido pelo menos um evento de dispersão para os Paleotrópicos, nesse trabalho a seção *Sphaeroparkia* foi recuperada como parafilética e basal em relação as demais seções, seção *Platyparkia* e seção *Parkia* recuperadas como monofiléticas. Desta forma em relação as síndromes de polinização do gênero, a entomofilia seria considerada plesiomórfica e a quiropterofilia seria derivada e teria surgido em um ou mais eventos evolutivos. Levando em consideração a teoria proposta por Luckow e Hopkins (1995), podemos levantar a hipótese de que as espécies inicialmente ofereceriam pólen como recompensa para os polinizadores, já que morfoanatomicamente as espécies da seção *Sphaeroparkia* não produzem néctar ou o fazem em concentrações imperceptíveis, o que de fato não é vantajoso para planta, uma vez que, reduz a probabilidade de reprodução das mesmas.

Enquanto no trabalho de Oliveira et al. (2017 – em revisão) com base em dados moleculares, das seções polinizadas por morcegos *Platyparkia* foi recuperada como monofilética e *Parkia* apresentou-se parafilética e seção polinizado por insetos *Sphaeroparkia* também se recuperou como monofilética. Entretanto a baixa amostragem do clado Paleotropical e a ausência de datação molecular das linhagens não permitem inferir a origem da diversificação do gênero. Segundo Johnson (2010), testar o processo da evolução dos sistemas de polinização requer uma perspectiva biogeográfica ou temporal. Sendo assim, é necessária uma hipótese filogenética mais robusta, com base em dados moleculares aliados a caracteres morfológicos, além de uma ampla amostragem das espécies e datação das linhagens para auxiliar na compreensão de como essas síndromes de polinização “orientam” (pressão seletiva) a diversificação dentro do grupo.

5. Conclusão

As características morfoanatômicas que definem os nectários das espécies selecionadas parecem de fato estarem ligados a mudança de polinizadores. As características das flores polinizadas por morcegos são fisiológicas e estruturais, a quantidade de substâncias presentes no mesófilo do disco estaminal e a presença de tricomas glandulares na epiderme do disco estaminal em algumas espécies. Mudanças evolutivas na concentração de substâncias e mudanças estruturais estão correlacionadas com as trocas de polinizadores, embora ainda não seja possível compreender o caminho evolutivo dos polinizadores (insetos – morcegos ou morcegos – insetos).

Portanto, levando em consideração a semelhança do desenvolvimento dos nectários e a morfoanatomia relatada no presente estudo, as mudanças de polinizadores estão associadas a características estruturais relacionadas à secreção ou liberação de néctar. As espécies não diferem entre si quanto a organização histológica, exceto em pequenas diferenças como: presença/ausência do carpelo, quantidade de substâncias armazenadas no tecido, presença/ausência de tricomas, formato das células da epiderme. Ainda serão necessários uma filogenia datada para compreender qual caminho evolutivo as espécies do gênero tomaram, além de um estudo ontogênico que permite verificar qual o sítio de produção do néctar em *Parkia* e o que acontece com o néctar não consumido após sua exsudação.

Referências Bibliográficas

APG III. 2009. An Update of the Angiosperm Phylogeny Group Classification for the Orders and Families of Flowering Plants: APG III. Bot. J. Linn. Soc., 161: 105–121.

APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B; CARMELLO-GUERREIRO, S.M. 2006. Anatomia vegetal. 2. ed. rev. atual. Viçosa: UFV. 438p.

ANCIBOR, E. 1969. Los nectarios florales en Leguminosas-Mimosoideas. Darwiniana. 15: 128- 142.

ARMBRUSTER, W.S. 2006. Evolutionary and ecological perspectives on specialization: from the arctic to the tropics. In: Waser N. Ollerton J. ed. Plant–pollinator interactions: From specialization to generalization. Chicago, IL: University of Chicago Press. pp. 260–282.

BAKER, H.G.; HARRIS, B.J. 1957. The pollination of *Parkia* by bats and its attendant evolutionary problems. Evolution. 11: 449–460.

BAKER, H.G, BAKER, I. 1983. Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type. In: Jones, C.E, Little, R.J, eds. Handbook of experimental pollination biology. New York: Van Nostrand Reinhold Company Inc., 117-141.

BARBIERI, R.L. 2003. Evolução dos organismos. In: de Freitas, L.B.; Bered, F. Genética e Evolução Vegetal. 1 ed. UFRGS, Porto Alegre, p 277-290.

BARROSO, G.M.; PEIXOTO, A.L.; COSTA, C.G.; ICHASSO, C.L.F.; GUIMARÃES, E.F. & LIMA, H.C. 1991. Sistemática das Angiospermas do Brasil. v.2. Viçosa, Imprensa Universitária.

BENTHAM, G. 1842. Notes on Mimoseae with a short synopsis of species. J. Bot. (Hooker) 4: 323-418.

_____. 1865. *Parkia*. In G. Bentham and J. D. Hooker (eds.), Genera plantarum 1(2): 588-589.

_____. 1875. Revision of suborder Mimoseae. Transactions of the Linnaean Society London 30: 335-664.

BERNARDELLO, G. 2007. A systematic survey of floral nectaries in Nectaries and Nectar, eds Nicolson, S.W.; Nepi, M.; Pacini, E. Dordrecht: Springer, 19–128.

BOBERG, E.; ALEXANDERSSON, R.; JONSSON, M.; MAAD, J.; ÅGREN, J.; ANDERS NILSSON, L. 2014. Pollinator shifts and the evolution of spur length in the moth-pollinated orchid *Platanthera bifolia*. Ann. Bot., 113: 267-275.

BORGES, L. A. D. A. P. 2010. Biologia reprodutiva de espécies lenhosas de Leguminosae na Caatinga. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) - Universidade Federal de Pernambuco, Recife. 2010.

BROWN, R. 1826. Appendix pages. Pp. 206-246 In Denham, D e Clapperton. H. Narrative of travels and discoveries in northern and central Africa.

BROWN, W. H. 1938. The bearing of nectaries on the phylogeny of flowering plants. Proc. Am. Philos. Soc., 79: 549–595.

BRUNEAU, A.; MERCURE, M.; LEWIS, G.P.; HERENDEEN, P.S. 2008. Phylogenetic patterns and diversification in the caesalpinoid legumes. Botany, 86: 697–718.

BUKATSCH, F. 1972. Bermerkungen zur Doppelfärbung Astrablau-Safranin. Mikrokosmos, 61: 255

CACHELIN, S. 2015. Morphology, anatomy and development of floral nectaries associated to pollinator shifts in neotropical gesneriaceae. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) - Université de Genève, Geneva.

CAPPELLARI, S. C., M. A. HALEEM, A. J. MARSALOLI, R. TIDON, AND B. B. SIMPSON. 2011. *Pterandra pyroidea*: a case of pollination shift within Neotropical Malpighiaceae. Ann. Bot., 107: 1323-1334.

CARVALHO, C. T. 1960. Das visitas de morcegos às flores (Mammalia, Chiroptera). An. Acad. Brasil. Ciênc., 32: 359-377.

CASPARY, R. 1848. *De nectariis*. Adolphum Marcum. Botanische Zeitung., 6: 628–630.

CHAPPILL, J.A. 1995. Cladistic analysis of Leguminosae: the development of an explicit hypothesis. Pp. 1 – 9 in Advances in legume systematics, phylogeny vol. 7, eds. Crisp, M. and Doyle, J. Richmond: Royal Botanic Gardens, Kew.

CHAVES, S. R. 2015. Biologia floral e polinização de *Parkia ulei* (Harms) Kuhl. e *Parkia multijuga* Benth. (FABACEAE-MIMOSOIDEAE). Dissertação (Mestrado em Botânica) – Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus.

CORREA, Priscila Gomes et al. Herbivoria e anatomia foliar em plantas tropicais brasileiras. Cienc. Cult., São Paulo , v. 60, n. 3, p. 54-57, Sept. 2008 . Available from http://cienciaecultura.bvs.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0009-67252008000300017&lng=en&nrm=iso>. Acesso em 22 Ago. 2017.

CRONQUIST, A. J. 1981. An Integrated System of Classification of Flowering Plants. New York, Columbia Univ. Press. 1262 p.

CRONQUIST, A.J. 1988. The Evolution and Classification of Flowering Plants. Second Edition. Bronx, NY: The New York Botanical Garden.

CRUDEN, R.W.; HERMANN, S.M.; PETERSON, S. Patterns of nectar production and plant-pollinator coevolution. In: Bentley, B.; Elias, T. editors. The biology of nectaries. New York: Columbia University Press; 1983. pp. 82–125.

DANSER, B. H. 1929. Bestuiving van *Parkia* door Vleermuizen. Trop. Natur., 18: 118–119.

DARWIN, C. 1862. The various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects. Murray, London, United Kingdom. 300 pp.

DAVIS, A.R.; PETERSON, R.L.; SHUEL, R.W. 1988. Vasculature and ultrastructure of the floral and stipular nectaries of *Vicia faba* (Leguminosae) Can. Jo. Bot., 66: 1435–1448.

DELPINO, F. 1886. Funzione mirmecofila nel regno vegetale. Memoire della R. Accademia delle Scienze dell'Istituto di Bologna, Serie 4 VII. 215–392.

DOCTERS van LEEUWEN, W. M. 1938. Observations about the biology of tropical flowers. Ann. Jard. bot. Buitenz, 48: 27–68.

DOYLE, J.J & LUCKOW, M. 2003. The rest of the iceberg- Legume diversity and evolution in a phylogenetic context. Plant Physiology, 131: 900-910.

DREWES, S.I. 1998. Nectaros en *Macroptilium erythroloma* (Fabaceae). Annales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica 69: 23–35.

DUCKE, A. 1932. Neue Arte naus der Hylea Brasiliens. Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem, 11: 471-483.

DURKEE, L.T. 1983. The ultrastructure of floral nectaries. In: Bentley, B.; Elias, T. S. (Eds.) The biology of nectaries. New York: Columbia University Press. p. 1-29.

EITERER, M.; COSTA, F. A. P. L. 2007. Néctar: água e uma pitada de.... La Insignia.

ELIAS, T.S.; GELBAND, H. 1975. Nectar: Its production and functions in trumpet creeper. Science 189: 289-291.

ENDRESS, P.K. 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge: University of Cambridge, 511p.

EVERT, R.F. 2013. Anatomia das Plantas de Esau: Meristemas, células e tecidos do corpo da planta: sua estrutura, função e desenvolvimento. Trad. da 3ª Edição Americana. 726p.

Fabaceae in Flora do Brasil 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB115>>. Acesso em: 16 ago. 2017.

FAEGRI, K.; van der PIJL, L. 1979. The principles of pollination ecology. 2.ed. Oxford: Pergamon Press.

FAHN, A. 1952. On the structure of floral nectaries. Bot. Gaz., 113: 464-470.

_____. 1953. The topography of the nectary in the flower and its phylogenetic

trend. *Phytomorphology* 3: 424–426.

_____. 1979a. *Secretory tissues in plants*. New York: Academic Press, New York, USA, 302 p.

_____. 1979b. Ultrastructure of nectaries in relation to nectar secretion. *Am. J. Bot.* 66: 977-985.

_____. 1988. Secretory tissues in vascular plants. *New Phytologist*, 108, 229–258.

_____. 2000. Structure and function of secretory cells. In: Hallahan DL, Gray JC, Callow JA, eds. *Advances in botanical research incorporating advances in plant pathology*, volume 31: plant trichomes. London: Academic Press.

FENSTER, C.B.; ARMBRUSTER, W.S.; WILSON, P.; DUDASH, M.R.; THOMSON, J.D. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Ann. Rev. of Ecol. Evol. and Syst.*, 35: 375-403.

FERNANDES, J. R. C; RODRIGUES, P. 2012. Importância da inoculação com bactérias *Rhizobium* e *Bradyrhizobium* na produção de leguminosas e o uso do azoto. *Agrotec: revista técnico-científica agrícola*. Nº 3.

FLEMING, T.H.; GEISELMEN, C.; KRESS, W.J. 2009. The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective. *Ann. of Bot.*, 104(6): 1017–1043.

FORTUNATO, R.H.; BEYHAUT, R.; BORTOLUZZI, R.L.C.; GÓMEZ-SOSA, E.V.; IZAGUIRRE, P.; LIMA, H.C.; MIOTTO, S.T.S.; BAPTISTA, L.R.M. & ULIBARRI, E. 2008. Fabaceae. In: Zuloaga, F.O.; Morrone, O.; Belgrano, M.J. *Catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur*. Vol. 2. Missouri Botanical Gardens Press, Saint Louis. Pp. 2287-2319.

GONZÁLEZ-TEUBER, M.; HEIL, M. 2015. Comparative anatomy and physiology of myrmecophytes: ecological and evolutionary perspectives. *Research and Reports in Biodiversity Studies*, 4:21-32.

GRANT V. 1994. Mechanical and ethological isolation between *Pedicularis groenlandica* and *P. attollens* (Scrophulariaceae). *Biologisches Zentralblatt*, 113:43–51.

Harder, L.D.; Thomson, J.D. 1989. Evolutionary options for maximizing pollen dispersal of animal-pollinated plants. *Am. Nat.*, 133: 323–344

HAUPT, A.W. 1930. A gelatin fixative for paraffin sections. *Stain Technol.*, 5, pp. 97-98

HEIL, M. 2011. Nectar: Generation, regulation and ecological functions. *Trends Plant Sci.* 16, 191–200.

- HOPKINS, H.C.F. 1983. The taxonomy, reproductive biology and economic potential of *Parkia* (Leguminosae: Mimosoideae) in Africa and Madagascar. – Bot. Jo. Linn. Soc., 87: 135-167.
- HOPKINS, H.C.F. 1984. Floral biology and pollination ecology of the neotropical species of *Parkia*. Jo. of Ecol., 72 (1): 1-23.
- HOPKINS, H.C.F. 1986. *Parkia* (Leguminosae: Mimosoideae), Monografia. Flora Neotropica 43, New York Botanical Garden.
- HOPKINS, H.C.F. 1994. The Indo-Pacific species of *Parkia* (Leguminosae: Mimosoideae) Kew Bull., 49: 181-234.
- HOPKINS, M.J.G.; HOPKINS, H.C.F.; SOTHERS, C.A. 2000. Nocturnal pollination of *Parkia velutina* by *Megalopta* bees in Amazonia and its possible significance in the evolution of chiropterophily. Jo. of Tr. Ecol., 16: 733-746.
- JOHANSEN, D.A. 1940. Plant microtechnique. Mc Graw Hill, New York.
- JOHNSON, S.D. 2010. The pollination niche and its role in the diversification and maintenance of the southern African flora. Phill. Transa. Royal Soc. B: Biol. Sci., 365:499–516.
- KÄSS, E.; WINK, M. 1996. Molecular evolution of the Leguminosae: phylogeny of the three subfamilies based on *rbcl* sequences. Biochemi. Syst. and Ecol., 24: 365-278.
- KAY K. M., SCHEMSKE D. W. 2003. Pollinator assemblages and visitation rates for 11 species of neotropical *Costus* (Costaceae). Biotropica 35: 198–207.
- KRÖMER, T.; KESSLER, M.; LOHAUS, G.; SCHMIDT-LEBUHN, A. N. 2008. Nectar sugar composition and concentration in relation to pollination syndromes in Bromeliaceae. Plant Biology, 10: 502- 511.
- KUTCHAN, T.M 2001. Herbal mixtures in the traditional medicine of Eastern Cuba. Plant. Physiol, 125: 58-62.
- LAWTON, J. H.; HEADS, P. A. 1984. Bracken, ants, and extrafloral nectaries. I. The components of the system. Jo. Ani. Ecol., 53: 995–1014.
- LEE, J.Y.; BAUM, S.F.; OH, S.H.; JIANG, C.Z.; CHEN, J.C.; BOWMAN, J.L. 2005. Recruitment of CRABS CLAW to promote nectary development within the eudicot clade. Development, 132: 5021–5032.
- LEITÃO, C.A.E. 2011. Caracterização estrutural dos nectários de *Triumfetta semitriloba* Jacq. (Tiliaceae). Dissertação (Mestrado em Botânica) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.
- LEWIS, G.P.; SCHRIRE, B.; MACKINDER, B. & LOCK, M. (eds.). 2005. Legumes of the world. Royal Botanic Gardens, Kew, 577p.

LPWG, LEGUME PHYLOGENY WORKING GROUP. 2013. Legume phylogeny and classification in the 21st century: Progress, prospects and lessons for other species-rich clades. *Taxon* 62: 217–248.

LPWG, LEGUME PHYLOGENY WORKING GROUP. 2017. A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. *Taxon* 66 (1): 44-77.

LUCKOW, M.; HOPKINS, H.C.F. 1995. A cladistic analysis of *Parkia* (Leguminosae: Mimosoideae). *Am. J. Bot.*, 82: 1300-1320.

_____; MILLER, J.; MURPHY, D.; T. LIVSHULTZ. 2003. A phylogenetic analysis of the Mimosoideae (Leguminosae) based on chloroplast DNA sequence data. In: Klitgaard, B.B.; Bruneau, A. (Eds.), *Advances in legume systematics. Part 10*. Royal Botanic Gardens, Kew. pp. 197–220.

MACE, M.E.; HOWELL, C.R. 1974. Histological and histochemical uses of periodic acid Stain Technol., 23: 99-108.

MONTEIRO, J.M.; LINS-NETO, E.M.F.; AMORIM, E.L.C.; STRATTMANN, R.R.; ARAÚJO, E.L.; ALBUQUERQUE, U.P. 2005. Teor de taninos em três espécies medicinais arbóreas simpátricas da caatinga. *Revista Árvore* 29: 999-1005.

NEILL, D.A. 2009. *Parkia nana* (Leguminosae, Mimosoideae), a new species from the sub-Andean sandstone cordilleras of Peru. *Novon* 19: 204–208.

NEPI M.; PACINI E. 1993. Pollination, pollen viability and pistil receptivity in *Cucurbita pepo*. *Ann Bot*, 72: 527–536.

NEPI, M.; PACINI, E.; WILLEMSE, M.T.M. 1996. Nectary biology of *Cucurbita pepo*: ecophysio-logical aspects. *Acta Bot. Neerl.* 45: 41–54.

NEPI, M. 2007. Nectary structure and ultrastructure. In: Nicolson, S.; Nepi, M.; Pacini, E, editors. *Nectaries and nectar*. Dordrecht: Springer; pp. 129–166.

NICOLSON, S.W., NEPI, M., PACINI, E. 2007 *Nectaries and nectar*. Dordrecht: Springer, pp.497.

NICOLSON, S.W.; THORNBURG, R.W. 2007. *Nectar Chemistry Nectaries and Nectar*. Springer Netherlands. pp 215-263.

O'BRIEN, T.P.; FEDER, N. & MCCULLY, M.E. 1965. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. *Protoplasma* 59: 368-373.

OLIVEIRA, L.C.; RODRIGUES, D.P.; HOPKINS, M.J.G. 2017. A molecular phylogeny of *Parkia* (Leguminosae, Mimosoideae): Towards an understanding of the evolutionary history of a pantropical genus. *Braz. Jo. Bot. Em revisão*.

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

- PACINI E; NEPI M. 2007. Nectar production and presentation. In: Nicolson, S.; Nepi, M.; Pacini, E., editors. Nectaries and nectar. Dordrecht: Springer. pp. 167–214.
- PAIVA, E.A.S.; MACHADO, S.R. 2008. The floral nectary of *Hymenaea stigonocarpa* (Fabaceae, Caesalpinioideae): structural aspects during floral development. *Ann. Bot.*, 101: 125-133.
- PEARSE, A.G.E. 1972. Histochemistry: Theoretical and Applied, 3rd edition, Volume 2, pp 761-1518. Churchill-Livingstone, London.
- PENNINGTON, T.D. 1997. The genus *Inga*. Royal Botanic Gardens, Kew. 844 p.
- PETER, C. I.; JOHNSON, S. D. 2014. A pollinator shift explains floral divergence in an orchid species complex in South Africa. *Ann. Bot.*, 13: 277–288.
- PIECHOWSKI, D. 2007. Reproductive Ecology, Seedling Performance, and Population Structure of *Parkia pendula* in a Atlantic Forest Fragment in Northeastern Brazil. Tese (Doutorado em Ciências Naturais) – Universität Ulm, Ulm.
- PROCTOR, M.; YEO, P.; LACK, A. 1996. The natural history of pollination. London, Harper Collins Publishers, 479p.
- RAVEN, P.H.; POLHILL, R.M. 1981. Biogeography of the Leguminosae. *In* Advances in Legumes Systematics. Polhill, R.M.; Raven, P.H. eds.). Royal Botanic Gardens, Kew, 1: 27-34.
- RAZEM, F.A.; DAVIS, A.R. 1999. Anatomical and ultrastructural changes of the floral nectary of *Pisum sativum* L. during flower development. *Protoplasma*, 206: 57–72.
- RECH, A.R.; AGOSTINI, K.; OLIVEIRA, P.E.; MACHADO, I.C. 2014. *Biologia da Polinização*. 532p.
- SCHMIDT, R. 1988. Reproductive versus extra-reproductive nectaries-historical perspective and terminological recommendations. *Botanical Review*, 54: 179–232.
- SMITH, S.D.; ANÉ, C.; BAUM, D.A. 2007. The Role of Pollinator Shifts in the Floral Diversification of *Lochroma* (Solanaceae). *Evolution*, 63(12): 1-14.
- SMITH, S.D. 2010. Using phylogenetics to detect pollinator-mediated floral evolution. *New Phytologist*. 188: 354–363.
- STEBBINS G.L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms. Pollination mechanisms. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1: 307–326
- STEVENS, P.F. 2001. Onwards. Angiosperm phylogeny website. Disponível em <http://www.mobot.org/MOBOT/research/Apweb/>.
- THOMSON, J.D, WILSON P. 2008. Explaining evolutionary shifts between bee and hummingbird pollination: convergence, divergence, and directionality. *International*

Journal of Plant Sciences. 2008;169:23–38.

van der PIJL, L. 1936. Fledermäuse und Blumen. *Flora*, 131:1–40.

VIDAL, B.C. 1970. Dichroism in collagen bundles stained with xylidine Ponceau 2R. *Anal Histochem.*, 15:289-296.

VIEIRA, C.M.; MENDES, K.R. 2007. Influência da temperatura na concentração do néctar de *Hibiscus rosa-sinensis*, alterando a frequência dos visitantes florais. Anais do VIII Congresso de Ecologia do Brasil. Caxambu - MG.

VOGEL, S. 1977. Nectaries and their ecological significance. *Apidologie*, 8: 321–336.

VOGEL, S. 1998a. Remarkable nectaries: structure, ecology, organophyletic perspectives: II. Nectarioles. *Flora*, 193: 1–29.

VOGEL, S. 1998b. Remarkable nectaries: structure, ecology, organophyletic perspectives III. Nectar ducts. *Flora*, 193: 113–131.

VOGEL, S. 1998c. Remarkable nectaries: structure, ecology, organophyletic perspectives. IV. Miscellaneous cases. *Flora*, 193: 225–248.

WEBSTER, T.C.; THORP, R.W.; BRIGGS, D.; SKINNER, J.; PARISIAN, T. 1985. Effects of pollen traps on honey bee (Hymenoptera: Apidae) foraging and brood rearing during almond and prune pollination, *Environ. Entomol.*, 14: 6, 683–686.

WHITTALL, J. B.; HODGES, S. A. 2007. Pollinator shifts drive increasingly long nectar spurs in columbine flowers. *Nature* 447: 706-709.

WISSOWZKY, A. 1876. Ueber das Eosin als reagenz auf Hämoglobin und die Bildung von Blutgefäßen und Blutkörperchen bei Säugetier und Hühnerembryonen. *Archiv. für mikroskopische Anatomie*. 13: 479-496

WOJCIECHOWSKI, M.F. 2003. Reconstructing the phylogeny of legumes (Leguminosae): an early 21st century perspective. In: B.B. Klitgaard & A. Bruneau (eds.). *Advances in Legume Systematics*. Royal Botanic Gardens, Kew, v. 10, pp. 5-35.

_____; LAVIN, M. & SANDERSON, M.J. 2004. A phylogeny of Legumes (Leguminosae) based on analysis of the plastid mat-K gene resolves many well-supported subclades within the family. *Am. Jo. of Bot.*, 91: 1846-1862.

YAN, A.; XU, G.; YANG, Z.B. 2009. Calcium participates in feedback regulation of the oscillating ROP1 Rho GTPase in pollen tubes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 106: 22002–22007.

YE, Z.-M.; JIN, X.-F.; WANG, Q.-F.; YANG, C.-F.; INOUE, D. W. 2017. Pollinators shift to nectar robbers when florivory occurs, with effects on reproductive success in *Iris bulleyana* (Iridaceae). *Plant. Biol. J.*, 19: 760–766.

ZIMMERMANN, J. G. 1932. Über die extrafloralen Nektarien der Angiospermen. Beih. Botanisch. Centralblatt, 49: 99–196.

ZIMMERMAN, M.; COOK, S. 1985. Pollinator foraging, experimental nectar-robbing and plant fitness in *Impatiens capensis*. American Midland Naturalist, 113: 84–91