

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

Diversidade morfológica e evolução de glândulas em anteras de Mimosoideae (Leguminosae)

THAIS CURY DE BARROS

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto-USP, como parte das exigências para obtenção do título de Doutor em Ciências - Área: Biologia Comparada

RIBEIRÃO PRETO / SP

2016

THAIS CURY DE BARROS

Diversidade morfológica e evolução de glândulas em anteras de Mimosoideae (Leguminosae)

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia,
Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, como parte
das exigências para a obtenção do título de Doutor em
Ciências, Área: Biologia Comparada.

Orientadora: Prof^ª. Dr^ª. Simone de Pádua Teixeira

RIBEIRÃO PRETO - SP

2016

Autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

Catálogo na Publicação

Serviço de Documentação

Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto

De Barros, Thais Cury

Diversidade morfológica e evolução de glândulas em anteras de Mimosoideae (Leguminosae). Ribeirão Preto, 2016. 220p.

Tese de Doutorado, apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto/USP. Área de concentração: Biologia Comparada.

Orientador: Teixeira, Simone de Pádua.

1. Estruturas secretoras 2. Apêndices em anteras 3. Emergências 4. Ontogenia. 5. Homologia.

De Barros, T. C. Diversidade morfológica e evolução de glândulas em anteras de Mimosoideae (Leguminosae). Tese apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto-USP para obtenção do título de Doutor em Ciências - Área: Biologia Comparada

Aprovado em:

Ribeirão Preto,.....de 2016.

Banca Examinadora:

Prof. Dr. _____

Instituição _____ Assinatura _____

Prof. Dr. _____

Instituição _____ Assinatura _____

Prof. Dr. _____

Instituição _____ Assinatura _____

Prof. Dr. _____

Instituição _____ Assinatura _____

Prof. Dr. _____

Instituição _____ Assinatura _____

À minha família, pela dedicação, amor e apoio incondicionais, e ao Edson, meu amor, por trazer brilho aos meus olhos todos os dias

Agradecimentos

À Profa. Simone de Pádua Teixeira, pelo carinho e cuidado com que me acompanha desde o mestrado, por seu comprometimento à pesquisa e ética profissional, pela confiança depositada em mim e no meu trabalho, e por todas as oportunidades de crescimento ao longo desses anos, a minha trajetória não seria a mesma sem a sua orientação, muito obrigada!

Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada da FFCLRP, pelo suporte durante a minha formação no mestrado e no doutorado.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo, que por meio dos processos no. 2012/01296-8, concedeu financiamento a este projeto.

À FCFRP, por conceder o espaço e a infra-estrutura utilizados durante o desenvolvimento do projeto.

Ao Prof. Milton Groppo Júnior, pelas sugestões como assessor do trabalho e ao Prof. Rodrigo Augusto Santinelo Pereira, pela concessão de equipamentos.

Ao Prof. Vidal de Freitas Mansano, pela receptividade com que sempre me acolheu no Jardim Botânico no Rio de Janeiro, e aos funcionários e pesquisadores do JBRJ pela ajuda nas coletas de *Adenantha pavonina*, *Entada polystachya*, *Pentaclethra macroloba* e *Tetrapleura tetraptera*.

À Brigitte Marazzi, pelo caloroso acolhimento durante o estágio em Corrientes/Argentina e por sua grande contribuição com o estudo de evolução das glândulas em anteras.

À João Carlos Galvão, Gustavo Shimizu e Fernanda Cabral, pela ajuda nas coletas de *Parapiptadenia pterosperma*, *Parapiptadenia rígida*, e *Parkia multijuga*.

Aos pesquisadores do Instituto de Botânica del Nordeste/CONICET que me receberam no instituto e á Walter Medina, técnico do laboratório de Taxonomia do CONICET, que me acompanhou durante a viagem de campo na Argentina.

Aos técnicos Maria Dolores Seabra Ferreira, José Augusto Maulin (Laboratório de Microscopia Eletrônica da FMRP/USP) e Rodrigo Ferreira Silva (Laboratório de Microscopia Eletrônica de Varredura do Departamento de Química/ FFCLRP), pelo processamento dos materiais e apoio técnico.

Ao Edimárcio da Silva Campos, técnico do laboratório de Botânica, pelo apoio técnico, amizade e companheirismo.

Aos amigos do laboratório de Botânica que me acompanharam ao longo dos anos e às novas amizades: Aline Rejane, Ana Paula Caetano, Camila Devicaro, Cristina Marinho, Flávia Leme, Giseli Pedersoli, Isabel Nascimento, João Paulo Alves, Juca San Martin, Juliana Milani, Juliana Paulino, Marina Bortolin, Priscila Cortez e Viviane Leite, pela amizade, carinho e apoio. Agradeço especialmente à Giseli, que contribuiu em muitos momentos com o projeto, e ao João que compartilhou comigo as angústias e alegrias da tese.

À Su e a Ru, por estarem presentes nos momentos mais importantes da minha vida.

Aos meus pais, aos meus irmãos Bruna e Fabio, e á Camila, pelo apoio e amor incondicionais, pela amizade que cresce a cada dia, pela inspiração, e por acreditarem sempre em mim.

Ao Edson, meu grande amor, por ter entrado na minha vida e feito dela mais feliz, por construir comigo uma família e um lar onde podemos crescer, onde nunca falta o amor, o respeito, a admiração e o companheirismo.

'Para ser grande, sê inteiro: nada
Teu exagera ou exclui.
Sê todo em cada coisa. Põe quanto és
No mínimo que fazes.
Assim em cada lago a lua toda
Brilha, porque alta vive.'

Fernando Pessoa

Resumo

De Barros, T. C. **Diversidade morfológica e evolução de glândulas em anteras de Mimosoideae (Leguminosae)**. 2016. 220 f. Tese (Doutorado) – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto. 2016.

Em Mimosoideae (Leguminosae), glândulas em anteras são estruturas de destaque, pois ocorrem em muitos de seus representantes e provêm caracteres com valor taxonômico no clado. O conhecimento a respeito destas glândulas era baseado principalmente em observações de morfologia externa, faltando dados a respeito de sua anatomia, ontogenia, seu funcionamento e seus aspectos evolutivos, o que contribuiria para uma caracterização mais detalhada e uma classificação mais natural dessas estruturas, além da inferência de funções ecológicas mais objetivas. Assim, o objetivo do estudo foi revisitar a estrutura das glândulas nas anteras, investigar sua origem meristemática e o seu desenvolvimento, acompanhar seu funcionamento, inferir funções ecológicas e, então, reconstruir sua evolução em Mimosoideae. Para contemplar os objetivos propostos, o presente estudo investigou aspectos das glândulas em anteras em 25 espécies de Mimosoideae, que representam grupos com divergências mais antigas e recentes no clado. Foram encontrados quatro tipos principais de glândulas: (1) O tipo Piptadenia, caracterizado por uma glândula pedunculada com ápice esférico e que inclui três subtipos: Piptadenia, com ápice composto de células isodiamétricas; Adenantha, com ápice composto de uma camada de células epidérmicas alongadas que delimitam células isodiamétricas; e Entada, com ápice composto de uma camada de células epidérmicas volumosas que delimitam um lúmen. (2) O tipo Pentaclethra, uma glândula robusta composta de uma camada de células epidérmicas em paliçada e células centrais isodiamétricas, com pedúnculo vascularizado. (3) O tipo Prosopis africana, uma

glândula robusta, séssil e vascularizada. (4) Finalmente o tipo Gagnebina, uma glândula acuminada com células alongadas. Apesar da diversidade morfológica, as glândulas de anteras compartilham uma origem meristemática comum. Elas surgem de divisões simultâneas nas primeiras três camadas de células meristemáticas que cobrem a porção apical da antera jovem, sendo classificadas como emergências. Os tipos de glândulas podem apresentar diferenças quanto a: (1) estrutura na pré-antese e antese; (2) longevidade; (3) aspecto e composição química do exsudato e (4) forma de liberação do exsudato. Baseados na caracterização e forma de liberação do exsudato, e no comportamento dos visitantes florais, nossos dados apontam que as glândulas atuam principalmente (a) na produção de substâncias que atuam na adesão do pólen ao corpo do polinizador ou à antera e (b) na produção de fragrância floral atuando como osmóforos. A presença de glândulas em anteras parece ter uma origem única em Mimosoideae, com alguns eventos de perda. O estado ancestral da estrutura das glândulas provavelmente corresponde ao tipo Piptadenia subtipo Adenantha. Ainda, parece existir uma relação positiva entre ausência de glândulas e a presença de inflorescências de eixo curto, de estames numerosos e de estames unidos. Nossos dados indicam que em Mimosoideae, as glândulas em anteras são caracteres com potencial significado filogenético. A origem meristemática conservada das glândulas além da origem única da presença de glândulas em anteras Mimosoideae favorece a hipótese de homologia dessas estruturas e apoia a monofilia do clado.

Palavras chave: 1. Estruturas secretoras 2. Apêndices em anteras 3. Emergências 4. Ontogenia. 5. Homologia

Abstract

De Barros, T. C. **Morphological diversity and evolution of anther glands in Mimosoideae (Leguminosae)**. 2016. 220 f. Tese (Doutorado) – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto. 2016.

In Mimosoideae (Leguminosae), anther glands are prominent structures because they occur in many taxa and provide characters with taxonomic value in the clade. The knowledge about the anther glands was mainly based on external morphological observations, lacking data concerning the anatomy, ontogeny, function and evolutionary aspects of the glands, which would contribute to a more detailed characterization and a more natural classification of these structures, as well as the inference of more objective ecological functions. The aims of this study were to revisit the structure of the anther glands, to investigate their meristematic origin, and their developmental stages, their functioning mechanisms, to infer ecological functions, and thus reconstruct the evolutionary history of these glands in Mimosoideae. For this, the present study investigated several aspects of the anther glands in 25 species of Mimosoideae representing groups with early and late divergences in the clade. We found four major types of glands in anther Mimosoideae: (1) Piptadenia type, characterized by a stalked gland with a spherical apex, and that includes three subtypes: Piptadenia, with the apex composed of isodiametrical cells; Adenantha, with the apex composed a layer of elongated epidermal cells which delimits isodiametric cells; and Entada with the apex composed of a layer of epidermal bulky cells delimiting a lumen. (2) Pentaclethra type, a robust gland comprised of a layer of epidermal and palisade cells isodiametric central cells with vascularized peduncle. (3) The *Prosopis africana* type, a robust sessile and vascularized gland. (4) Finally, the Gagnebina type, an acuminate gland with elongated

cells. Despite the morphological diversity, the anthers glands share a common meristematic origin. They arise from simultaneous divisions in the first three layers of meristematic cells covering the apical portion of the young anther, being classified as emergences. The types of glands may differ as to: (1) structure in the pre-anthesis and anthesis; (2) longevity; (3) aspect and chemical composition of exudate and (4) release form of exudate. Considering the characterization and release form of exudate, and behavior of floral visitors, our data show that the glands act mainly (a) in the production of substances that act on the accession of pollen to the bee body or anther and (b) in production of floral fragrance acting as osmophores. The presence of anther glands appears to have a single origin in Mimosoideae, with some loss events. The ancestral state of the structure of the glands probably corresponds to the type *Piptadenia* subtype *Adenantha*. Still, there seems to be a negative relation between the presence of the glands, the presence of inflorescences with short axis, numerous stamens and united stamens. Our data indicate that in Mimosoideae, the glands in anthers provide characters with potential phylogenetic significance. The conserved meristematic origin of the anther glands beyond the single evolutionary origin of the presence of glands in anthers favor the hypothesis of homology of these structures and support the monophyly of Mimosoideae.

Key words: 1. Secretory structures. 2. Anther appendages. 3. Emergences. 4. Ontogeny. 5. Homology.

Sumário

Introdução geral	15
Referências.....	25
Parte 1: Anatomia revisitada de glândulas em anteras de Mimosoideae.....	29
Resumo	29
Abstract.....	31
Introdução	32
Materiais e métodos	33
Exame de superfície.....	37
Anatomia.....	37
Resultados	38
Tipo Piptadenia.....	42
Subtipo Piptadenia	42
Subtipo Adenantha.....	45
Subtipo Entada	48
Tipo Pentaclethra.....	51
Tipo Prosopis africana.....	54
Tipo Gagnebina	54
Discussão	57
Referências.....	67
Parte 2: Ontogenia de glândulas em anteras de Mimosoideae.....	73
Resumo	73
Abstract.....	75
Introdução	77
Materiais e métodos	79
Resultados	82
Origem meristemática das glândulas em anteras	82
Estádios intermediários e finais de desenvolvimento das glândulas	86
Glândulas do tipo Piptadenia	86
Subtipo Piptadenia	86
Subtipo Adenantha.....	86
Subtipo Entada	84
Glândula do tipo Pentaclethra	89
Discussão	94

Referências.....	98
Parte 3: Funcionamento e função das glândulas em anteras de Mimosoideae.....	101
Resumo	101
Abstract.....	103
Introdução	105
Materiais e métodos	108
Espécies estudadas	108
Coleta de material	109
Exame de superfície	109
Anatomia.....	109
Ultraestrutura.....	110
Observações de campo.....	110
Resultados	111
Glândula do tipo Piptadenia subtipo Piptadenia	111
<i>Anadenanthera colubrina</i>	111
<i>Parapiptadenia rigida</i>	118
Glândula do tipo Piptadenia subtipo Adenanthera.....	125
<i>Tetrapleura tetraptera</i>	125
Glândula do tipo Piptadenia subtipo Entada	128
<i>Entada polystachya</i>	128
<i>Adenanthera pavonina</i>	130
Glândula do tipo Pentaclethra	134
<i>Pentaclethra macroloba</i>	134
Discussão	145
Referências.....	148
Parte 4: Evolução de glândulas em anteras de Mimosoideae	152
Resumo	152
Abstract.....	153
Introdução	154
Materiais e métodos	156
Diversidade de glândulas em anteras de Mimosoideae e análises percentuais preliminares.....	156
Codificação dos caracteres	157
Reconstruções de caráter ancestral e árvores espelhadas.....	158

Resultados	158
Ocorrência de glândulas em anteras de Mimosoideae	173
Morfologia externa.....	180
Estrutura da glândula (morfologia externa e anatomia).....	184
Relação entre caracteres	187
Ocorrência das glândulas vs. tipo de inflorescência.....	187
Ocorrência das glândulas vs. número de estames.....	192
Ocorrência das glândulas vs. união de estames	195
Diversidade de glândulas vs. tipo de dispersão polínica	198
Discussão	203
Evolução das glândulas em anteras de Mimosoideae	203
Relação da diversidade das glândulas com outros caracteres florais.....	206
Referências.....	211
Considerações finais	218

Introdução geral

Estruturas secretoras, ou glândulas, são responsáveis pela produção, armazenamento e liberação de uma grande variedade de compostos químicos nas plantas (Fahn 1979; Bourgaud et al. 2001). As glândulas podem ser células individuais especializadas ou estruturas multicelulares e exibem uma grande diversidade morfológica (Fahn 1979). Tal diversidade provê características de grande valor taxonômico, sendo que alguns grupos são reconhecidos pelo tipo de estrutura secretora que apresentam. Exemplos são as cavidades secretoras em Rutaceae, os laticíferos em Euphorbiaceae, e os tricomas secretores de óleo essencial em Lamiaceae (Judd et al. 2009).

Nas plantas vasculares, compostos químicos produzidos pelas glândulas fornecem meios de interação com animais, outras plantas e microorganismos para diversos processos, principalmente transporte de pólen e proteção da planta contra herbívoros (Fahn 2002), o que também confere às glândulas uma grande importância ecológica. O desenvolvimento dessas estruturas pode ocorrer a partir de diferentes tecidos meristemáticos ou de células diferenciadas do corpo vegetal e, em geral, a localização dos tecidos secretores na planta e o tipo de exsudato produzido variam de acordo com a sua função. Todas essas características fazem com que as estruturas secretoras ou glândulas tenham um interesse evolutivo especial (Fahn 2002).

Glândulas podem ocorrer em muitos órgãos vegetais, mas são pouco frequentes em anteras, onde são relatadas para algumas espécies de Clusiaceae (Dunthorn 2004), Myrtaceae (Beardsell et al. 1989; Ladd et al. 1999; Ciccarelli et al. 2008), Hypericaceae (Zobayed et al. 2006), Rutaceae (Engler 1931; Kubitzki 2011; Groppo et al. 2012) e

Leguminosae, na qual ocorrem principalmente no clado Mimosoideae (Rao 1954; Dilcher et al. 1992; Chaudhry e Vijayaraghavan 1992; Luckow e Grimes et al. 1997).

Leguminosae é a terceira maior família de angiospermas, composta por cerca de 19.500 espécies e 751 gêneros (LPWG 2013) e tradicionalmente dividida nas subfamílias Caesalpinioideae, Mimosoideae e Papilionoideae (Lewis et al. 2005). Caesalpinioideae é parafilética e posicionada na base de Leguminosae, a partir da qual derivam Mimosoideae e Papilionoideae, ambas monofiléticas (LPWG 2013). Após análises filogenéticas apontarem para a não monofilia de muitos grupos de destaque em Leguminosae (Luckow et al. 2000, 2003; Manzanilla e Bruneau 2012; LPWG 2013), a família passa atualmente por um momento de reclassificação e, provavelmente, sofrerá mudanças em sua hierarquia taxonômica, principalmente em relação às subfamílias e tribos. A subfamília Mimosoideae, grupo de interesse deste estudo, é atualmente composta por quatro tribos não monofiléticas - Acacieae, Mimoseae, Mimosygantheae e Ingeae (Luckow et al. 2000, 2003; Manzanilla e Bruneau 2012).

Caracteres relacionados ao androceu, incluindo as glândulas nas anteras, sempre tiveram destaque na taxonomia de Mimosoideae. Em 1975, Bentham remodelou os gêneros de Mimosoideae, criando três principais grupos: Eumimoseae, caracterizado por espécies que apresentavam um número definido de estames; Acacieae, caracterizado por espécies com número indefinido de estames livres ou levemente unidos na base; e Ingeae, com espécies que tinham número indefinido de estames unidos em forma de tubo ao redor do gineceu. Bentham (1975) ainda subdividiu esses grupos considerando, primeiramente, a presença de albumina nas sementes e, posteriormente, a presença de um apêndice glândular na antera.

Apesar das mudanças taxonômicas que aconteceram ao longo do tempo, atualmente os gêneros de Mimosoideae estão reunidos nas tribos tradicionais e podem

ser reconhecidos segundo os mesmos caracteres estaminais: Mimoseae (na base de Mimosoideae) e Mimosygantheae são compostas de espécies que apresentam flores com até dez estames livres; Acacieae é composta por espécies que possuem flores com estames numerosos e livres (ou levemente unidos na base); e Ingeae é composta de flores com estames numerosos unidos formando um tubo (Lewis et al. 2005). As glândulas em anteras são relatadas para a maioria dos gêneros da tribo tradicionalmente circunscrita como Mimoseae (Elias 1981; Luckow e Grimes 1997) e em algumas espécies de Acacieae (Rao 1954; Elias 1981; Dilcher et al. 1992). Mas apesar de seu aparente destaque na taxonomia, as glândulas não têm sido muito estudadas a respeito da sua diversidade morfológica.

As glândulas em anteras de Mimosoideae são consideradas extensões ou apêndices do conectivo com função secretora (Luckow e Grimes 1997). Sua estrutura foi estudada primeiramente por Rao (1954) em *Acacia catechu*. Rao (1954) observou que as anteras de *A. catechu* portam uma ou duas glândulas pedunculadas que surgem do conectivo. Quando maduras, as glândulas são compostas por uma massa de células com a superfície externa enrugada e liberam um exsudato amarelo e pegajoso no qual as políades ficam aderidas. Ainda neste estudo, Rao (1954) ilustrou algumas etapas do desenvolvimento da glândula, sendo este ainda o único registro sobre a origem das glândulas nas anteras de Mimosoideae.

Em 1992, a estrutura da glândula em anteras de *Prosopis juliflora* foi estudada mais detalhadamente por Chaudhry e Vijayaraghavan. Os autores caracterizaram-na por um pedúnculo multicelular longo e estreito que apoia uma cabeça globosa grande e multicelular, composta por uma massa de células envoltas por uma camada distinta de células epidérmicas retangulares. O exsudato é polissacarídico e proteico e sua liberação

acontece por lise das células da glândula e por pequenos poros cuticulares. Algumas poucas fases de desenvolvimento desta glândula foram registraram pelos autores.

Também em 1992, Dilcher e colaboradores relataram pela primeira vez o registro de um fóssil de *Acacia* com glândulas em anteras. O fóssil encontrado era um âmbar da República Dominicana com data provável entre o Eoceno e Mioceno, composto de flores estaminadas, com 60 a 90 estames livres, muito mais longos que as pétalas e portadores de uma glândula pedunculada em suas anteras. Neste estudo, os caracteres estaminais foram muito importantes no posicionamento do fóssil junto aos grupos de *Acacia*.

Em 1997, um amplo estudo de Luckow e Grimes abordou a diversidade morfológica das glândulas em anteras de representantes de 30 gêneros de Mimosoideae. Os autores classificaram as glândulas em quatro tipos principais: o tipo Piptadenia, que ocorre em quase todos os gêneros estudados, caracterizado por uma cabeça esférica a elíptica, geralmente pedunculada; o tipo Gagnebina, presente apenas em *Gagnebina* e *Alantsilodendron*, considerado o menos especializado, caracterizado como uma simples extensão do conectivo, com células projetadas irregularmente; o tipo Prosopis africana, encontrado apenas na espécie que lhe confere o nome, caracterizado como uma protuberância com formato em “V” localizada entre as tecas da antera; e o tipo *Pentaclethra*, que ocorre em *Pentaclethra macroloba*, caracterizado como uma estrutura cônica com um sulco mediano dorsal. Com base na anatomia da glândula, o tipo Piptadenia foi ainda dividido em dois subtipos: subtipo Piptadenia, caracterizado que não possui uma distinção clara entre as células de epiderme e da matriz secretora; e o subtipo Adenantha, em que as células da epiderme e da matriz são claramente distintas, sendo que na matriz ocorrem muitos espaços intercelulares. Apesar do grande número de táxons amostrados, a maioria foi descrita com base em observações de

morfologia externa, faltando dados até o momento a respeito da caracterização anatômica das glândulas.

O termo glândula é amplamente utilizado para designar diversos tipos de estruturas secretoras como tricomas, glândulas de sal, coléteres, glândulas digestivas e nectários (ver Lütge 1971; Fahn 1979, 1990), e não reflete a anatomia nem a origem das estruturas. Apesar dos métodos de classificação para as glândulas não serem totalmente satisfatórios (Werker 2000), estudos ontogênicos permitem determinar sua origem e seus processos de formação, além de permitir o acompanhamento das etapas envolvidas na secreção, contribuindo assim para uma classificação mais precisa das estruturas secretoras.

Embora as glândulas nas anteras de Mimosoideae tenham origem atribuída a uma extensão do conectivo (Beardsell 1989; Chaudry e Vijayaraghavan 1992; Luckow e Grimes 1997), exceto pela ilustração de Rao (1954) em *Acacia catechu*, nada se conhece sobre a origem ou as etapas de desenvolvimento destas glândulas. Considerando-se uma classificação de acordo com a origem, tais estruturas, se originadas de células da protoderme, seriam consideradas tricomas secretores, e se originadas de células da protoderme e do meristema fundamental, seriam emergências secretoras (vascularizadas ou não vascularizadas) (Ramayya 1964).

As principais funções sugeridas para as glândulas em anteras de Mimosoideae são relacionadas à polinização (Rao 1954; Chaudry e Vijayaraghavan 1992; Luckow e Grimes 1997). Acredita-se que elas possam atuar na secreção de (1) recompensa alimentar para polinizadores (*food bodies*) (Chaudhry e Vijayaraghavan 1992; Luckow e Grimes 1997); (2) substâncias aderentes, fazendo com que o pólen se prenda ao corpo do polinizador (Endress 1994; Luckow e Grimes 1997); (3) substâncias de defesa contra a ação de insetos durante o desenvolvimento de anteras e ovários (Luckow e Grimes

1997); (4) substâncias de atração e recompensa de visitantes florais, por exemplo, como osmóforos (Luckow e Grimes 1997); ou ainda, no caso de espécies de *Acacia* s.l., tenham um papel importante na produção de substâncias repelentes de formigas patrulheiras durante a floração e, também, contribuindo no mecanismo de deiscência da antera (Wilmer e Stone 1997; Stone et. al. 2003). Apesar das inúmeras sugestões apontadas, não foi possível determinar, até o momento, a função real das glândulas nas espécies em que ocorrem. Alguns autores acreditam que a função exercida por determinada estrutura secretora está fortemente relacionada com seu exsudato (Fahn 1979; ver estudos de caso de Melo *et al.* 2010; Lopes et al. 2002; Vogel 1997), que no caso das glândulas de anteras, ainda carece de estudos. Constam na literatura poucos relatos de produção de compostos de natureza hidrofóbica (lipídeos), fenólicos (Beardsell 1989) e carboidratos (Chaudry e Vijayaraghavan 1992).

Dada sua ampla ocorrência em anteras de representantes de Mimosoideae (Chaudry e Vijayaraghavan 1992; Luckow e Grimes 1997), e os seus significados taxonômico e ecológico, é surpreendente o pequeno número de trabalhos que aborde detalhes das glândulas em anteras. Diante disso, e de uma iminente reclassificação em Leguminosae, a presença de glândulas em anteras, antes restritas às tribos Mimoseae e Acaciae, passou a ser uma condição compartilhada por muitos gêneros de Mimosoideae que, provavelmente, serão incluídos em várias tribos, derivadas da fragmentação das tribos tradicionais de Mimosoideae.

Estudos mais completos, que contemplem a estrutura, origem e natureza do exsudato produzido, podem ampliar o conhecimento dessas glândulas tão interessantes e tão pouco conhecidas, contribuir significativamente para um avanço na área de pesquisa em estruturas secretoras, além de fornecer caracteres importantes que ajudem na circunscrição de novos grupos em Mimosoideae. Assim, o objetivo do estudo foi

revisitar a estrutura das glândulas, investigar sua origem meristemática e o seu desenvolvimento, acompanhar seu funcionamento e inferir funções ecológicas, e finalmente discutir aspectos evolutivos relacionados às glândulas para o grupo de plantas incluído em Mimosoideae.

Para contemplar os objetivos propostos, o presente estudo investigou aspectos das glândulas em anteras em 25 espécies (fig. 1), pertencentes a 21 gêneros de Mimosoideae que representam clados com divergências mais antigas e recentes no grupo (fig. 2): *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan, *Adenanthera pavonina* L., *Calpocalyx dinklagei* Harms, *Cylicodiscus gabunensis* Harms, *Dichrostachys cinerea* spp *africana* var. *africana* Brenan & Brummitt, *Elephantorrhiza elephantina*. (Burch.) Skeels, *Entada acaciifolia* Benth., *Entada polystachya* (L.) DC., *Gagnebina commersoniana* (Baill.) R. Vig., *Newtonia buchananii* (Baker f.) G.C.C. Gilbert & Boutique, *Parapiptadenia pterosperma* (Benth.) Brenan, *Parapiptadenia rigida* (Benth.) Brenan, *Parkia multijuga* Benth., *Parkia ulei* (Harms) Kuhlm., *Pentaclethra maculosa* (Willd.) Kuntze, *Piptadenia gonoacantha* (Mart.) J.F. Macbr., *Piptadeniastrum africanum* (Hook. f.) Brenan, *Plathymenia reticulata* Benth., *Prosopis africana* (Guill. & Perr.) Taub., *Pseudoprosopis fischeri* Harms, *Stryphnodendron adstringens* (Mart) Coville, *Stryphnodendron polyphyllum* Mart., *Tetrapleura tetraptera* (Schumach. & Thonn.) Taub., *Vachellia nilotica* (L.) P.J.H. Hurter & Mabb (= syn *Acacia nilotica*), *Xylia africana* Harms.

O presente estudo é apresentado em quatro partes: a primeira intitulada “ANATOMIA REVISITADA DE GLÂNDULAS EM ANTERAS DE MIMOSOIDEAE”, aborda de maneira detalhada a estrutura da glândula apical de anteras no grupo, e discute seus possíveis significados taxonômico e evolutivo em Leguminosae; a segunda intitulada “ONTOGENIA DE GLÂNDULAS EM ANTERAS

DE MIMOSOIDEAE”, aborda a origem e as etapas do desenvolvimento de quatro tipos de glândulas de anteras, proporcionando uma classificação mais natural para tais estruturas; a terceira intitulada “FUNCIONAMENTO E FUNÇÕES ECOLÓGICAS DAS GLÂNDULAS EM ANTERAS DE MIMOSOIDEAE”, que aborda o processo de secreção e discute as funções ecológicas mais prováveis para as glândulas no clado; e finalmente, a quarta parte intitulada “EVOLUÇÃO DE GLÂNDULAS EM ANTERAS DE MIMOSOIDEAE” que aborda a evolução das glândulas no clado e discute a relação da ocorrência das glândulas nas anteras com a ocorrência de outros caracteres relacionados a flor particulares de Mimosoideae.

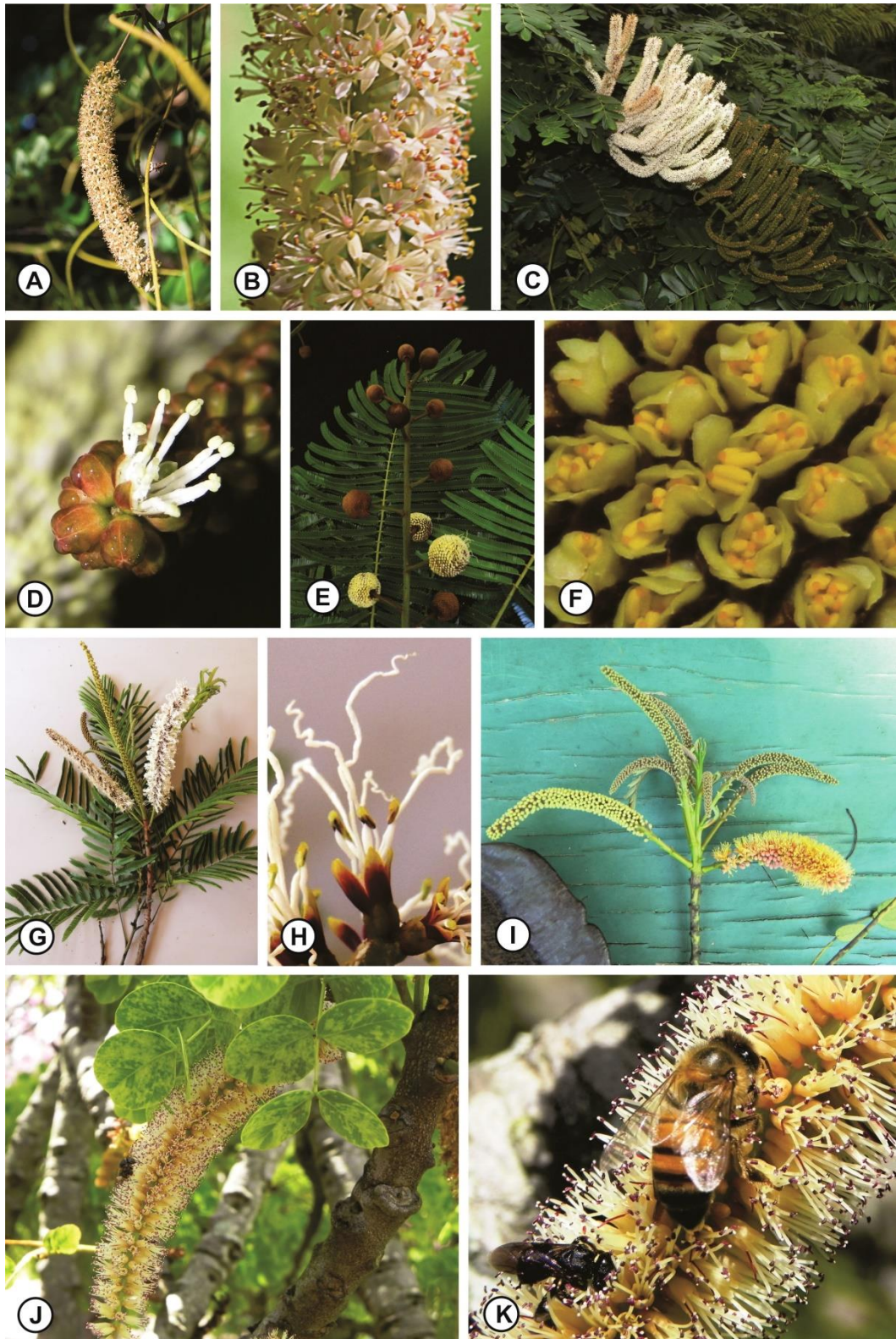


Figura 1 Algumas espécies selecionadas para este estudo. A - B. *Adenanthera pavonina*. C - D. *Entada polystachya*. E - F. *Parkia multijuga*. Fotos de Gustavo H. Shimizu. G - H. *Pentaclethra macroloba*. I. *Tetrapleura tetraptera*. J - K. *Stryphnodendron adstringens*.

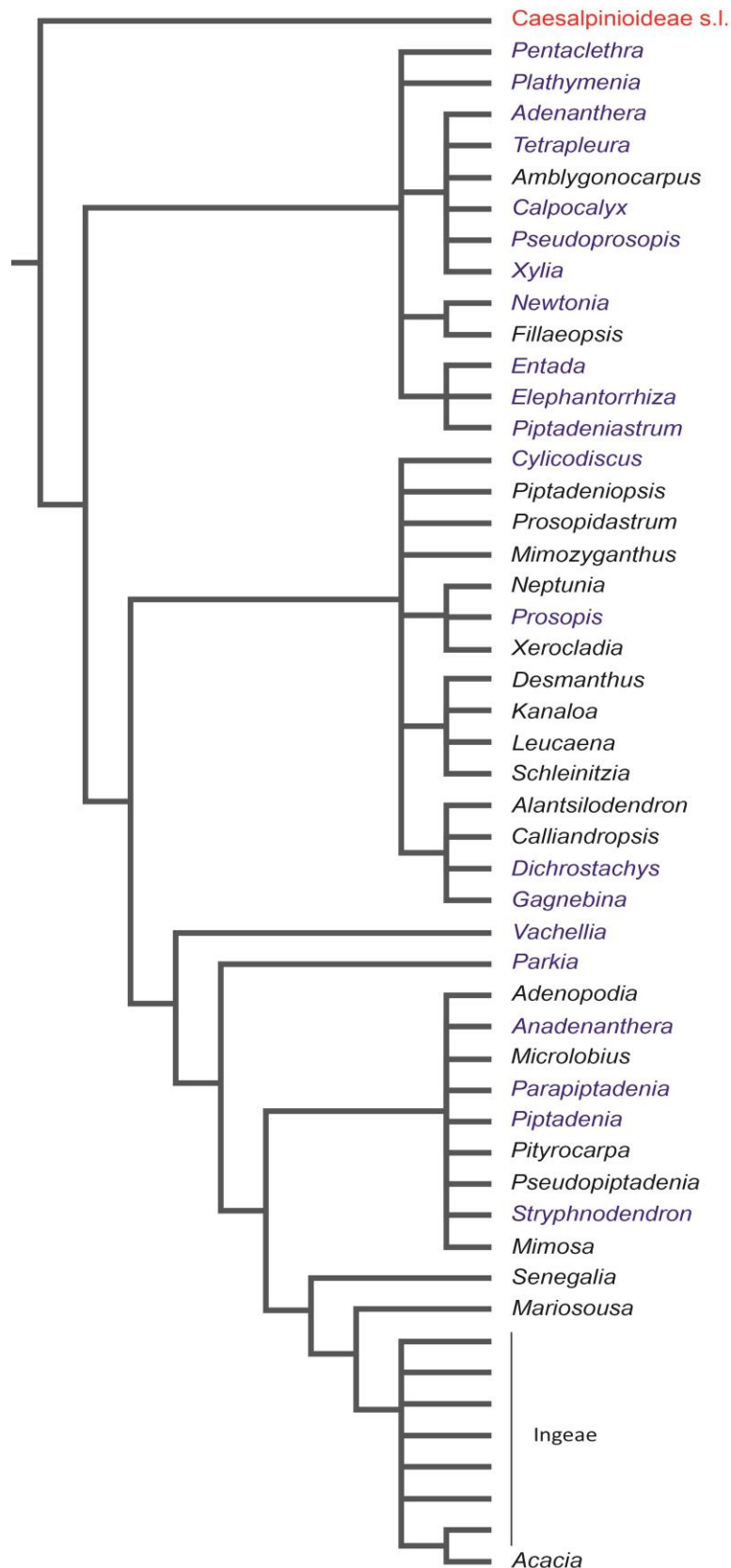


Figura 2 Hipótese filogenética dos gêneros de Mimosoideae modificada de LPWG (2013). Os gêneros em azul representam os gêneros amostrados neste estudo. Caesalpinioideae s.l. representa o grupo externo.

Referências

- Beardsell, D. V.; Williams, E. G.; Knox, R. B. 1989. The structure and histochemistry of the nectary and anther secretory tissue of the flowers of *Tryptomene calycina* (Lindl.) Stapf (Myrtaceae). Australian Journal of Botany, 37 (1): 65-80.
- Bentham, G. 1975. Revision of the suborder Mimoseae. Transactions of the Linnean Society, London 30: 335-664.
- Bourgaud, F.; Gravot, A.; Milesi, S.; Gontier, E. 2001. Production of plant secondary metabolites: a historical perspective. Plant Science, 161 (5): 839-851.
- Ciccarelli, D.; Garbari, F.; Pagni, A. M. 2008. The flower of *Myrtus communis* (Myrtaceae): Secretory structures, unicellular papillae, and their ecological role. Flora, 203 (1): 85-93.
- Chaudry, B.; Vijayaraghavan, M. R. 1992. Structure and function of the anther gland in *Prosopis juliflora* (Leguminosae, Mimosoideae): a histochemical analysis. Phytan Annales Rei Botanicae, 32 (1): 1-7.
- Dilcher, D. L.; Herendeen, P. S.; Hueber, F. 1992. Fossil Acacia flowers with anther glands from Dominican Republic amber. Pages 33-42 in Herendeen, P.S.; Dilcher, D. L. eds. Advances in legume systematics. Pt 4. The fossil record. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Dunthorn, M. 2004. Cryptic dioecy in *Mammea* (Clusiaceae). Plant Systematics and Evolution, 249 (3): 191-196.
- Elias, T. S. 1981. Mimosoideae. In: Polhill, R. M.; Raven, P. H. (eds.), Advances in legume systematics, part 1, 143-151. Royal Botanical Gardens, Kew.
- Endress, P. K. 1994 . Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

- Engler A (1931) Rutaceae. In: Engler HGA, Prantl K (Eds) Die natürlichen Pflanzenfamilien, ed. 2, T. 19a. Leipzig, Germany, Wilhelm Engelmann, 187-359.
- Fahn, A. 1979. Secretory Tissues in Plants. Academic Press, New York.
- Fahn, A. 1990 Plant anatomy, 4th ed. Pergamon Press, Oxford.
- Fahn, A. 2002. Functions and locations of secretory tissues in plants and their possible evolutionary trends. Israel Journal of Plant Sciences, 50: S59-S64.
- Groppo, M.; Kallunki, J. A.; Pirani, J. R.; Antonelli, A. 2012. Chilean Pitavia more closely related to Oceania and Old World Rutaceae than to Neotropical groups: evidence from two cpDNA non-coding regions, with a new subfamilial classification of the family. PhytoKey, 19 (X): 9-29.
- Judd, W. S.; Campbell, C. S.; Kellog, E. A.; Stevens, P. F.; Donoghue, M. J. 2009. Sistemática Vegetal: um enfoque filogenético. 3ª ed. Porto Alegre, Artmed.
- Kubitzki, K; Kallunki, J. A.; Duretto, M.; Wilson, P. G. 2011. Rutaceae. In: Kubitzki K (Ed) The families and genera of vascular plants, vol. 10: Flowering Plants: Eudicots (Sapindales, Cucurbitales, Myrtaceae). Berlin and Heidelberg, Germany, Springer Heidelberg, pp. 276-356.
- Ladd, P. G.; Parnell, J. A. N.; Thomson, G. 1999. Anther diversity and function in *Verticordia* DC. (Myrtaceae). Plant Systematics and Evolution, 219 (1): 79-97.
- Legume Phylogeny Working Group (LPWG). 2013. Legume phylogeny and classification in the 21st century: progress, prospects and lessons for other species-rich clades. Taxon, 62 (2): 217-248.
- Lewis, G.; Schrire B.; Mackinder, B.; Lock, M. 2005. Legumes of the World. Royal Botanic Gardens, Kew.

- Lopes, A. V.; Vogel, S.; Machado, I. C. 2002. Secretory trichomes, a substitutive floral nectar source in *Lundia* A. DC. (Bignoniaceae), a genus lacking a functional disc. *Annals of Botany*, 90 (2): 169-174.
- Luckow, M.; Grimes, J. 1997. A survey of anther glands in the mimosoid legume tribes Parkieae and Mimoseae. *American Journal of Botany*, 84 (3): 285-297.
- Luckow, M.; White, P. J.; Bruneau, A. 2000. Relationships among the basal genera of mimosoid legumes. Pages 165-180 in PS Herendeen, A Bruneau, eds. *Advances in legume systematics*. Pt 9. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Luckow, M.; Miller, J. T.; Murphy, D. J.; Livshultz T. 2003. A phylogenetic analysis of the Mimosoideae (Leguminosae) based on chloroplast DNA sequence data. *Advances in Legume Systematics, Part 10*. Klitgaard BB, Bruneau. Royal Botanic Gardens Kew, UK.
- Lüttge, U. 1971. Structure and function of plant glands. *Annual Review of Plant Physiology*, 22: 23-44.
- Manzilla, V.; Bruneau, A. 2012. Phylogeny reconstruction in the Caesalpinieae grade (Leguminosae) based on duplicated copies of the sucrose synthase gene and plastid markers. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 65 (1): 149-162.
- Melo, Y.; Machado, S. R.; Alves, M. 2010. Anatomy of extrafloral nectaries in Fabaceae from dry-seasonal forest in Brazil. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 163 (1): 87-98.
- Ramayya, N. 1964. Morphology of emergences. *Current Science India* 33: 577-580.
- Rao, H. S. 1954. Pollination mechanism in *Acacia catechu*. *Indian Botanical Society*, 33: 93-97.

- Stone, G. S.; Raine, E. N.; Prescott, M.; Wilmer, P. G. 2003. Pollination ecology of acacias (Fabaceae, Mimosoideae). *Australian Systematic Botany*, 16 (1): 103-118.
- Vogel, S. 1997. Remarkable nectaries: structure, ecology, organophyletic perspectives. I. Substitutive nectaries. *Flora*, 192 (4): 305-333.
- Werker, E. 2000. Trichome diversity and development. *Advances in Botanical Research*, 31: 1-35.
- Willmer, P. G.; Stone, G. N. 1997. How aggressive ant-guards assist seed-set in *Acacia* flowers. *Nature*, 388: 165-167.
- Zobayed, S. M.; Afreen, F.; Goto, E.; Kozai, T. 2006. Plant-environment interactions: accumulation of hypericin in dark glands of *Hypericum perforatum*. *Annals of Botany*, 98 (4): 793-804.

Parte 1 - Anatomia revisitada de glândulas em anteras de Mimosoideae

Resumo

Glândulas em anteras apresentam uma grande diversidade morfológica e provêm características com potencial valor ecológico e taxonômico no grupo Mimosoideae. O atual conhecimento sobre estas glândulas é baseado principalmente em observações de morfologia externa, faltando dados a respeito da anatomia das glândulas. O estudo detalhado da anatomia das glândulas é uma etapa crucial para um maior entendimento a respeito dessas estruturas porque fornece informações valiosas para futuros estudos sobre sua ontogenia, funções e homologia. Portanto, o objetivo deste estudo foi fornecer detalhes sobre a anatomia das glândulas em anteras de 25 espécies de Mimosoideae posicionadas em diferentes ramos na filogenia. Botões florais imediatamente anteriores à antese foram coletados e fixados em formalina neutra tamponada. As anteras foram removidas e processadas para análises de superfície e anatômica. Foram encontrados quatro tipos principais de glândulas em anteras de Mimosoideae: (1) O tipo Piptadenia é caracterizado por uma glândula pedunculada com ápice esférico e inclui três subtipos: Piptadenia, com ápice composto de células isodiamétricas; Adenantha, com ápice composto de uma camada de células epidérmicas alongadas que delimitam células isodiamétricas; e Entada, com ápice composto de uma camada de células epidérmicas volumosas que delimitam um lúmen. (2) O tipo Pentaclethra é uma glândula robusta composta de uma camada de células epidérmicas em paliçada e células centrais isodiamétricas, com pedúnculo vascularizado. (3) O tipo Prosopis africana é uma glândula robusta, séssil e vascularizada. (4) Finalmente o tipo Gagnebina é uma glândula acuminada com células alongadas. As glândulas em anteras de Mimosoideae são diversas em relação a características de morfologia externa e anatômicas. O tipo Piptadenia subtipo Piptadenia ocorre na maioria das espécies estudadas e,

provavelmente, é o tipo mais comum no grupo. Glândulas com similaridade anatômica ocorrem em grupos proximamente relacionados, sugerindo que o tipo de glândula é um caráter com potencial significado filogenético.

Abstract

Anther glands display great morphological diversity and features with potential ecological and taxonomic value in the Mimosoideae group. The current knowledge about these glands is mainly based on external morphological observations, lacking data on the anatomy of the glands. A detailed anatomical study of the glands is a crucial step toward a more comprehensive understanding about these structures because it provides valuable information for further studies about their ontogeny, functions, and homology. Therefore, the goal of this study was to revisit anther gland anatomy in Mimosoideae species to provide a more detailed characterization. We investigated anther glands from 25 species of Mimosoideae placed in different clades. Buds immediately preceding anthesis were collected and fixed in neutral buffered formalin solution. Anthers were removed and processed for surface and anatomical analyses. We found four main types of anther glands in Mimosoideae. (1) The general Piptadenia type is characterized by a stalked gland with rounded apex and includes three subtypes: Piptadenia, characterized by a gland composed of isodiametric cells; Adenantha, a gland composed of one epidermal layer and isodiametric central cells; and Entada, composed of one epidermal layer that delimits a lumen. (2) The Pentaclethra type is a robust gland composed of a palisade epidermal layer and isodiametric central cells, with vascularized stalk. (3) The *Prosopis africana* type is a robust sessile and vascularized gland. (4) Finally the Gagnebina type is an acuminate gland with elongated cells. The diversity of anther gland morphology lies in both external and anatomical features. Piptadenia subtype Piptadenia occurs in most of the studied species and likely is the common type for Mimosoideae. Glands with anatomical similarity occur in closely related groups, suggesting that the type of anther gland is a character with potential phylogenetic significance.

Introdução

Glândulas em anteras são restritas a poucas famílias de angiospermas, incluindo Clusiaceae (Dunthorn 2004), Hypericaceae (Zobayed et al. 2006), Leguminosae (Rao 1954; Chaudhry e Vijayaraghavan 1992; Luckow e Grimes 1997; Leite et al. 2014), Melastomataceae (Buchmann e Buchmann 1981), e Myrtaceae (Beardsell et al. 1989; Ladd et al. 1999; Ciccarelli et al. 2008). Em Leguminosae, glândulas em anteras têm sido encontradas nas tribos tradicionais Mimoseae (Chaudhry e Vijayaraghavan 1992; Luckow e Grimes et al. 1997) e Acacieae (parte de *Acacia* s.l.; Rao 1954; Dilcher et al. 1992; Leguminosae, Mimosoideae) e são geralmente pedunculadas com uma região apical esférica ou elíptica. Em um estudo amplo, Luckow e Grimes (1997) reconheceram quatro tipos de glândulas em Mimoseae: o tipo Piptadenia, uma glândula com uma cabeça esférica a elíptica, geralmente pedunculada; o tipo Gagnebina, caracterizado como uma simples extensão do conectivo com células projetadas irregularmente; o tipo Prosopis africana, uma glândula em formato de “V” localizada entre as tecas da antera; e o tipo Pentaclethra, uma glândula com um formato cônico.

Baseados na anatomia da glândula, Luckow e Grimes (1997) ainda dividiram o tipo Piptadenia em dois subtipos: subtipo Piptadenia, glândulas sem uma clara distinção entre a epiderme e as células centrais, e o subtipo Adenantha, glândulas em que a epiderme e as células centrais são claramente distintas. Apesar do número extensivo de táxons amostrados neste estudo, a maioria dos resultados foi obtida a partir de observações da morfologia externa, faltando descrições anatômicas para a maioria das glândulas.

Análises filogenéticas (Luckow et al. 2000, 2003; Manzanilla e Bruneau 2012; LPWG 2013) mostraram que Mimoseae e as outras três tribos (Mimozyantheae, Acacieae, and Ingeae) da subfamília Mimosoideae não são monofiléticas. Assim, é

provável que a presença de glândulas em anteras possa ser uma condição compartilhada por gêneros relacionados, independente de seu atual posicionamento nas tribos de Mimosoideae, o que suscita reinvestigação de seu valor taxonômico.

O objetivo deste estudo foi fornecer detalhes sobre a anatomia das glândulas em anteras de 25 espécies de Mimosoideae posicionadas em diferentes ramos na filogenia, um passo crucial em direção a um entendimento mais abrangente destas estruturas. Pretende-se fornecer subsídios valiosos para estudos posteriores a respeito da ontogenia, função e homologia destas glândulas.

Materiais e métodos

Anteras de 25 espécies (Tabela 1) pertencentes a 21 gêneros do grupo Mimosoideae foram examinadas. As amostras de flores foram obtidas de espécimes vivos e coleções de herbário. Espécimes de herbário de *Calpocalyx* Harms, *Cylicodiscus* Harms, *Dichrostachys* (DC.) Wight and Arn., *Elephantorrhiza* Benth., *Gagnebina* Neck. ex DC., *Newtonia* Baill., *Piptadeniastrum* Brenan, *Prosopis* L., *Pseudoprosopis* Harms, *Vachellia* Wight & Arn., e *Xylia* Benth. foram obtidos em cooperação com o National Herbarium (SANBI, Pretoria, África do Sul). Espécimes de *Anadenanthera* Speg., *Adenanthera* L., *Entada* Adans., *Parapiptadenia* Brenan, *Parkia* R. Br., *Pentaclethra* Benth., *Piptadenia* Benth., *Plathymenia* Benth., *Stryphnodendron* Mart., e *Tetrapleura* Benth. foram coletados em várias localidades do Brasil. Os táxons foram escolhidos para representar clados com divergências mais antigas e recentes em Mimosoideae, dando prioridade àqueles caracterizados pela presença de glândulas nas anteras.

Tabela 1. Informações sobre as espécies de Mimosoideae selecionadas neste estudo. Os vouchers estão depositados nos seguintes herbários: Universidade de São Paulo, Brasil (SPFR); National Herbarium, Pretoria, África do Sul (PRE); e Herbário do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA).

Espécie	Local de coleta	Data	Vouchers	Herbário
<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan	Universidade de São Paulo, campus de Ribeirão Preto, Brasil	3/10/2013	TC Barros 30	SPFR
<i>Adenanthera pavonina</i> L.	Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil	04/04/2012	SP Teixeira 73 & TC Barros	SPFR
<i>Calpocalyx dinklagei</i> Harms	Estação do Cacaoyer de N'Koemvone, 14 km na rodovia a partir de Ebolowa para Ambam	04/10/1974	Wilde, J.J.F.E. 7608	PRE
<i>Cylicodiscus gabunensis</i> Harms	Estação do Cacaoyer de N'Koemvone, 14 km na rodovia a partir de Ebolowa para Ambam	08/01/1975	Wilde, J.J.F.E. 7878	PRE
<i>Dichrostachys cinerea</i> spp <i>africana</i> var. <i>africana</i> Brenan & Brummitt	Suazilândia: Stegi Dist.; Malinda Hills.	10/12/1957	Compton, R.H. 27331	PRE
<i>Elephantorrhiza elephantina</i> . (Burch.) Skeels	África do Sul: Armoedsvlakte	12/10/1920	Mogg, A.O.D. 8060	PRE
<i>Entada acaciifolia</i> Benth.	Universidade de Campinas, campus de	16/12/2013	TC Barros 7	SPFR

	Campinas, Brasil			
<i>Entada polystachya</i> (L.) DC.	Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil	04/04/2012	SP Teixeira 71 & TC Barros	SPFR
<i>Gagnebina commersoniana</i> (Baill.) R. Vig.	Província Fianarantsoa. R.N. 7, 13 km S de Zazafotsy	11/03/1985	Dorr, L.J. 3929	PRE
<i>Newtonia buchananii</i> (Baker f.) G.C.C. Gilbert & Boutique	Região sul, Mt. Mulanje. Slopes abaixo de Chiphalombe Shelf.	22/09/1986	Chapman, J.D. & Chapman, E.G. 8082	PRE
<i>Parapiptadenia pterosperma</i> (Benth.) Brenan	Universidade de Campinas, campus de Campinas, Brasil	5/10/2012	TC Barros 32	SPFR
<i>Parapiptadenia rigida</i> (Benth.) Brenan	Universidade de Campinas, campus de Campinas, Brasil	10/10/2013	TC Barros 31	SPFR
<i>Parkia multijuga</i> Benth.	Universidade de Campinas, campus de Campinas, Brasil	16/12/2013	TC Barros 8	SPFR
<i>Parkia ulei</i> (Harms) Kuhlman	Parque Nacional do Viruá, Caracaraí, Roraima, Brasil	04/12/2009	MJG. Hopkins 2270, F N Cabral 111	INPA
<i>Pentaclethra maculoba</i> (Willd.) Kuntze	Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil	03/04/2012	SP Teixeira 72 & TC Barros	SPFR
<i>Piptadenia gonoacantha</i> (Mart.) J.F. Macbr.	Universidade de São Paulo, Ribeirão	12/05/2012	SP Teixeira 69 & TC	SPFR

	Preto, Brasil		Barros	
<i>Piptadeniastrum africanum</i> (Hook. f.) Brenan	Angola: Cazengo, E. Exp. do Cafe	13/06/1935	Gossweier, J. 10273	PRE
<i>Plathymenia reticulata</i> Benth.	Alto Paraíso de Goiás, Pantanal, Brasil	08/11/2012	TC Barros 4	SPFR
<i>Prosopis africana</i> (Guill. & Perr.) Taub.	Uganda: Payida Scarp Face. S.W. Distrito do Nilo	21/03/1945	Greenway, P.J.H & Eggeling, W.J. 7236	PRE
<i>Pseudoprosopis fischeri</i> Harms	Tanzânia: Província de Tanganyika. Distrito de Manyoni. T.5, M, 3.8, E da estação Itigi.	11/04/1964	Greenway & Polhill 11520	PRE
<i>Stryphnodendron adstringens</i> (Mart) Coville	Portal das Samambaias, Analândia, Brasil	11/10/2011	SP Teixeira 68 & TC Barros	SPFR
<i>Stryphnodendron polyphyllum</i> Mart.	Alto Paraíso de Goiás, Pantanal, Brasil	08/11/2012	TC Barros 3	SPFR
<i>Tetrapleura tetraptera</i> (Schumach. & Thonn.) Taub.	Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil	11/11/2012	TC Barros 05	SPFR
<i>Vachellia nilotica</i> (L.) P.J.H. Hurter & Mabb (= <i>syn Acacia nilotica</i>)	África do Sul: Kruger National Park, 14 km Noroeste de Skukuza.	05/12/1983	Van Greuning, J.V. 540	PRE
<i>Xylia africana</i> Harms	Moçambique: Manica e Sofala – Mucheve (Buzi).	12/09/1946	Simao, J. 893	PRE

Flores em pré-antese foram coletadas e imediatamente submetidas à fixação em solução de FNT (formalina neutra tamponada) por 48 h. Os materiais foram dissecados com o auxílio de lupa estereoscópica e preparados para os exames de superfície (microscopia eletrônica de varredura - MEV) e anatomia (microscopia de luz - ML).

Exame de superfície

A superfície das glândulas em flores em pré-antese foi estudada por microscopia eletrônica de varredura. Para isso os materiais previamente fixados foram desidratados em série etanólica (Tucker 1993), submetidos ao ponto crítico em um aparelho Bal Tec CPD 030, montados em suportes metálicos sobre fita adesiva de Carbono e cobertos com Ouro em um metalizador BalTec SCD 050 por 160 segundos. As observações e imagens foram realizadas na Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto/USP, em um microscópio eletrônico de Varredura Zeiss IVO-50 em 15kv, e as fotomicrografias obtidas em uma câmera digital acoplada.

Anatomia

Para o estudo anatômico das glândulas, anteras foram submetidas à desidratação em série etanólica, incluídas em resina histológica (Gerrits 1991) e seccionadas transversal e longitudinalmente em micrótomo rotativo (1,5 a 2 μ m de espessura). As seções seriadas foram coradas com Azul de Toluidina 0,05% em tampão fosfato (pH = 5,8) (O'Brien et al. 1964), montadas em água e observadas em microscópio de luz.

As fotomicrografias foram obtidas em fotomicroscópio Leica DM 4500 B acoplado a uma câmera digital Leica DFC 320, e as escalas nas mesmas condições ópticas.

A nomenclatura usada para a caracterização anatômica das glândulas de anteras seguiu a classificação prévia desenvolvida por Luckow e Grimes (1997), com modificações e atualizações quando necessário.

Resultados

Baseados na anatomia da glândula, ao menos quatro tipos e três subtipos de glândulas foram encontrados nas anteras das espécies de Mimosoideae estudadas (Tabela 2): o tipo Piptadenia (subtipos Piptadenia, Adenantha, e Entada), o tipo Pentaclethra, o tipo Prosopis africana, e o tipo Gagnebina (ver Figura 1).

Tabela 2. Morfologia das glândulas em anteras de espécies de Mimosoideae. A classificação da morfologia das glândulas segue Luckow e Grimes (1997). PENT: tipo Pentaclehtra; PIP: tipo Piptadenia; GAGN: tipo Gagnebina; PRO: tipo Prosopis africana. ¹dados obtidos no presente estudo; ²dados obtidos no estudo de Luckow e Grimes (1997); * a classificação anterior foi alterada no presente estudo após revisão anatômica.

Espécie	Morfologia externa	Anatomia	Figura
<i>Adenantha pavonina</i> ^{1,2}	PIP	PIP - subtipo Entada*	4
<i>Alantsilodendron alluaudianum</i> ²	GAGN	Não visível	
<i>Anadenanthera colubrina</i> ¹	PIP	PIP - subtipo Piptadenia	
<i>Calpocalyx dinklagei</i> ¹	PIP	PIP - subtipo Adenantha	
<i>Cylicodiscus gabunensis</i> ¹	PIP	PIP - subtipo Piptadenia	2
<i>Dichrostachys cinerea</i> spp <i>africana</i> var. <i>africana</i> ¹	PIP	PIP - subtipo Piptadenia	
<i>Dichrostachys cinerea</i> ²	PIP	PIP - subtipo Piptadenia	
<i>Dichrostachys spicata</i> ²	PIP	PIP - subtipo Piptadenia	
<i>Elephantorrhiza elephantina</i> ^{1,2}	PIP	PIP - subtipo Adenantha*	
<i>Elephantorrhiza goetzei</i> ²	PIP	PIP - subtipo Piptadenia	
<i>Entada acaciifolia</i> ¹	PIP	PIP - subtipo Adenantha	
<i>Entada polystachya</i> ¹	PIP	PIP - subtipo Entada	
<i>Gagnebina commersoniana</i> ¹	GAGN	GAGN	7
<i>Gagnebina pervilleana</i> ²	GAGN	GAGN	
<i>Newtonia buchananii</i> ¹	PIP	PIP - subtipo Piptadenia	
<i>Parapiptadenia pterosperma</i> ¹	PIP	PIP - subtipo Piptadenia	
<i>Parapiptadenia rigida</i> ¹	PIP	PIP - subtipo Piptadenia	
<i>Parkia multijuga</i> ¹	PIP	PIP - subtipo Piptadenia	2

<i>Parkia ulei</i> ¹	PIP	PIP - subtipo Piptadenia	
<i>Pentaclethra macroloba</i> ¹	PENT	PENT	5
<i>Piptadenia adiantoides</i> ²	PIP	PIP - subtipo Piptadenia	
<i>Piptadenia gonoacantha</i> ¹	PIP	PIP - subtipo Piptadenia	2
<i>Piptadenia viridiflora</i> ²	PIP	PIP - subtipo Piptadenia	
<i>Piptadeniastrum africanum</i> ¹	PIP	PIP - subtipo Adenantha	
<i>Plathymenia reticulata</i> ¹	PIP	PIP - subtipo Piptadenia	2
<i>Prosopis africana</i> ¹	PRO	PRO	6
<i>Prosopis juliflora</i> ²	PIP	PIP - subtipo Piptadenia	
<i>Prosopis pubescens</i> ²	PIP	PIP - subtipo Piptadenia	
<i>Pseudoprosopis fischeri</i> ¹	PIP	PIP - subtipo Adenantha	3
<i>Schleinitzia insularum</i> ²	PIP	PIP - subtipo Piptadenia	
<i>Stryphnodendron adstringens</i> ¹	PIP	PIP - subtipo Piptadenia	
<i>Stryphnodendron polyphyllum</i> ¹	PIP	PIP - subtipo Piptadenia	
<i>Stryphnodendron pulcherrimum</i> ²	PIP	PIP - subtipo Piptadenia	
<i>Stryphnodendron sp.</i> ²	PIP	PIP - subtipo Piptadenia	
<i>Vachellia nilotica</i> ¹	PIP	PIP - subtipo Piptadenia	
<i>Tetrapleura tetraptera</i> ¹	PIP	PIP - subtipo Adenantha	3
<i>Xylia africana</i> ¹	PIP	PIP - subtipo Adenantha	

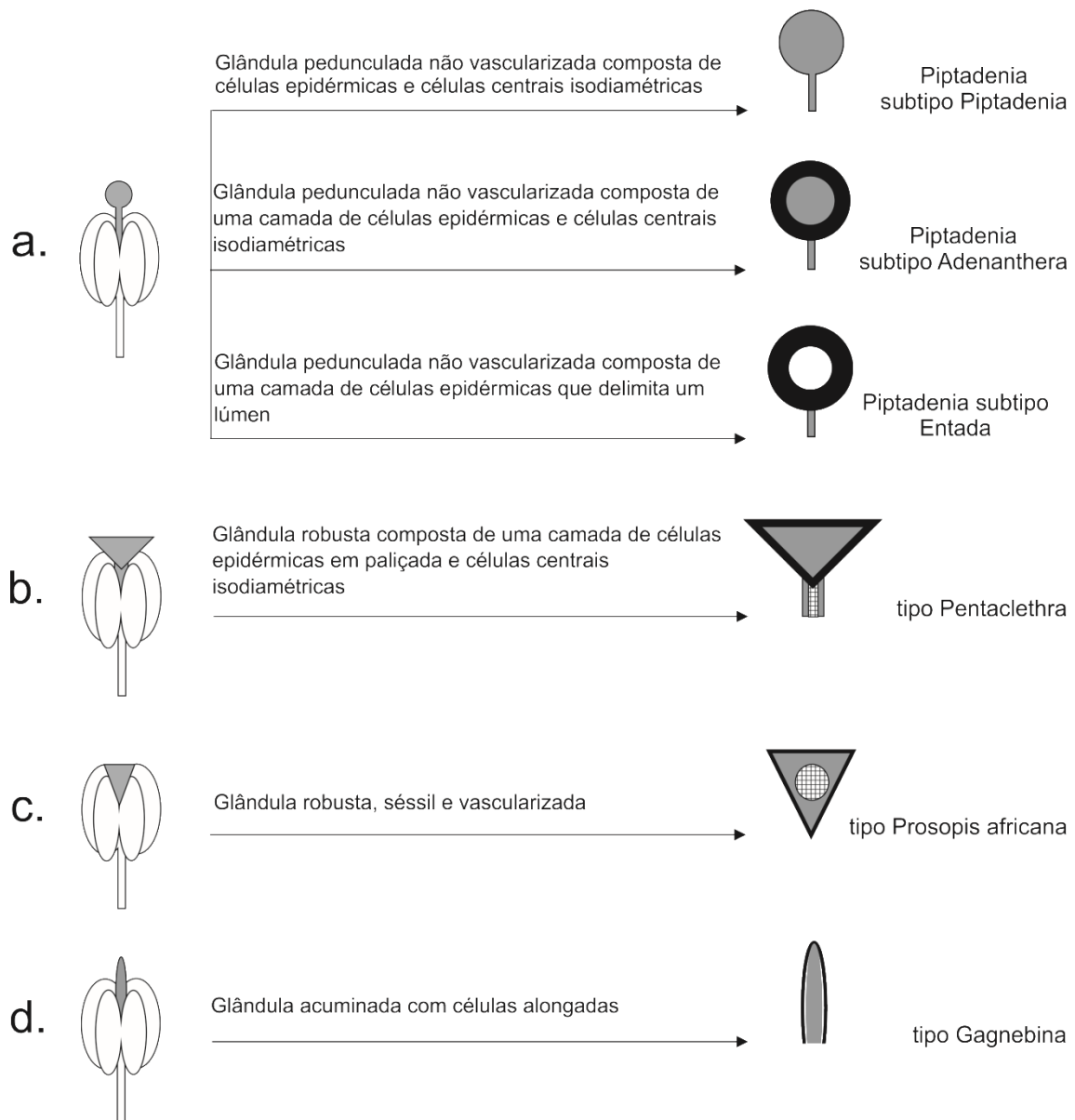


Figura 1 Sinopse dos tipos de glândulas em anteras encontrados em espécies de Mimosoideae. As áreas quadriculadas no tipo *Pentaclethra* (pedúnculo) e *Prosopis africana* (dentro da glândula) indicam a presença de tecido vascular na glândula madura.

Tipo Piptadenia

Este tipo é caracterizado como uma glândula pedunculada com a região apical esférica ou elíptica. A região apical esférica e o pedúnculo são multicelulares e o pedúnculo é multiestratificado. Este tipo inclui os subtipos Piptadenia, Adenanthera, e Entada, todos distintos por caracteres anatômicos.

Subtipo Piptadenia. Este tipo ocorre em 13 das 25 espécies estudadas: *Anadenanthera colubrina*, *Cylicodiscus gabunensis*, *Dichrostachys cinerea* spp. *africana* var. *africana*, *Newtonia buchanannii*, *Parapiptadenia pterosperma*, *Parapiptadenia rigida*, *Parkia multijuga*, *Parkia ulei*, *Piptadenia gonoacantha*, *Plathymenia reticulata*, *Stryphnodendron adstringens*, *Stryphnodendron polyphyllum*, e *Vachellia nilotica*. Ele consiste de uma glândula pedunculada não vascularizada com ápice esférico (fig. 2A), composta de células epidérmicas ornamentadas (fig. 2B). O pedúnculo é multicelular e multiestratificado. As células do pedúnculo apresentam paredes celulares finas e são menores quando comparadas às células da região apical. A porção apical da glândula é formada por células secretoras grandes com grandes vacúolos e citoplasma periférico (fig. 2C). As células da epiderme e do interior da glândula são isodiamétricas, o que resulta no aspecto uniforme do ápice da glândula (fig. 2D). As células epidérmicas são cobertas por cutícula (figs. 2E, 2F). Na parede periclinal externa, a cutícula é muito ornamentada e se torna mais lisa em direção às paredes anticlinais.

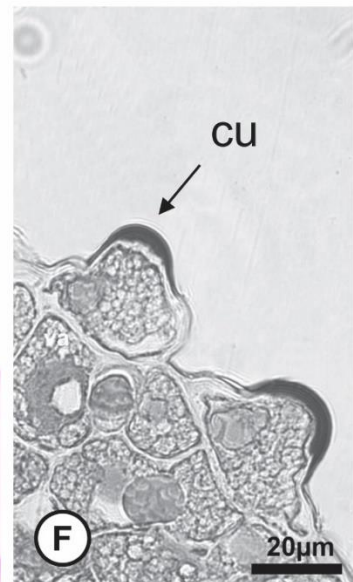
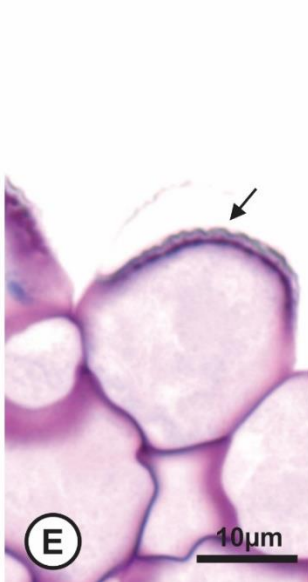
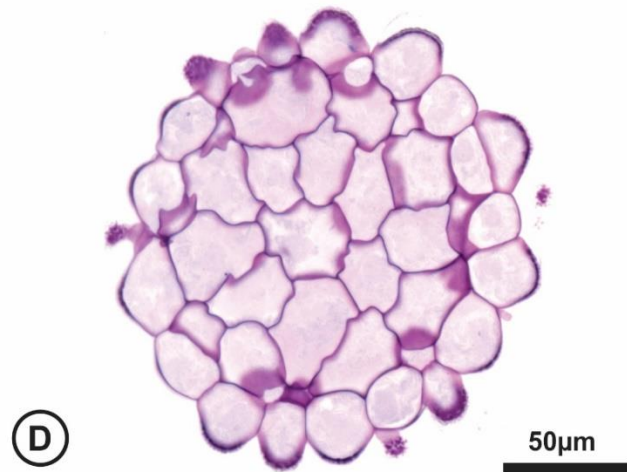
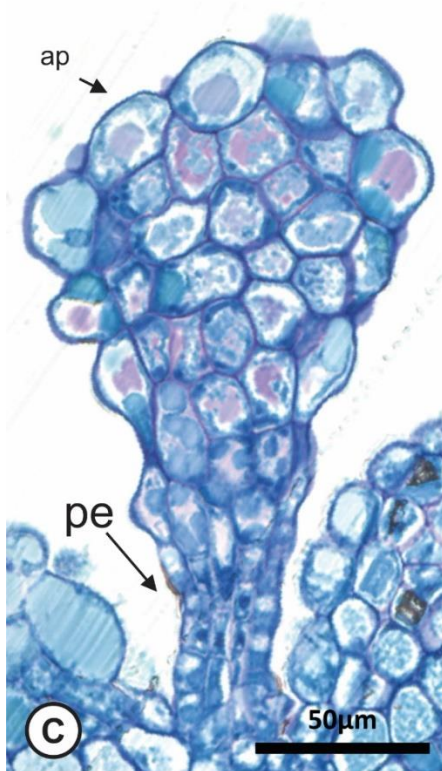
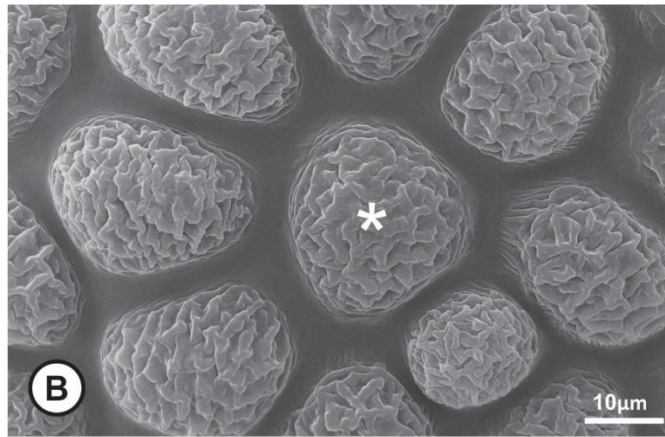
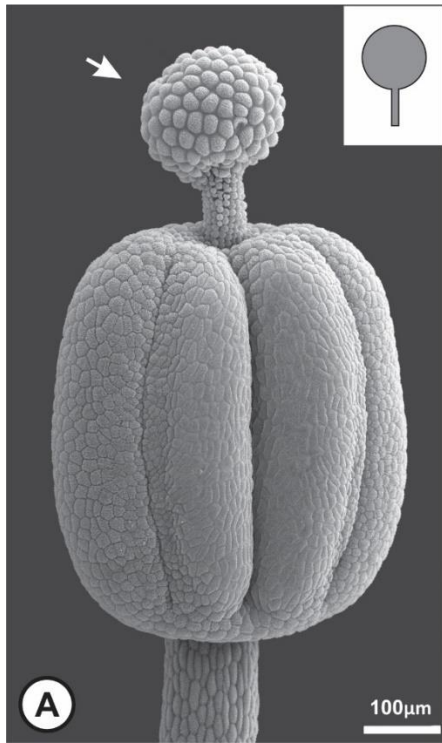


Figura 2 Glândula do tipo Piptadenia subtipo Piptadenia. A. Aspecto da morfologia externa da glândula de *Plathymenia reticulata* localizada no ápice da antera (seta) (MEV). A inserção mostra o diagrama do tipo da glândula. B. Detalhe da glândula de *P. reticulata* mostrando as células epidérmicas ornamentadas da região apical da glândula (asterisco) (MEV). C. Seção longitudinal da glândula de *Piptadenia gonoacantha* mostrando o pedúnculo (pe) e o ápice esférico (ap) da glândula (ML). D. Seção transversal de *Cylicodiscus gabunensis* mostrando as células isodiamétricas e a aparência uniforme da glândula (ML). E. Detalhe da glândula de *C. gabunensis* mostrando a ornamentação na parede celular periclinal externa (seta) (ML). F, Detalhe da glândula de *Parkia multijuga* mostrando a cutícula (cu) na parede das células epidérmicas (ML).

Subtipo Adenantha. Este tipo ocorre em sete das 25 espécies estudadas: *Calpocalyx dinklagei*, *Elephantorrhiza elephantina*, *Entada acaciifolia*, *Piptadeniastrum africanum*, *Pseudoprosopis fischeri*, *Tetrapleura tetraptera*, e *Xylia africana*. Consiste de uma glândula pedunculada não vascularizada com ápice esférico (fig. 3A), cujas células epidérmicas apresentam ornamentação (fig. 3B). O pedúnculo é multicelular e multiestratificado. As células do pedúnculo têm paredes celulares finas, são menores comparadas às células da porção. A região apical da glândula apresenta uma clara distinção entre a epiderme e as células centrais (fig. 3C), ambas secretoras. A epiderme é composta de uma única camada de células volumosas radialmente alongadas, com vacúolos grandes e citoplasma periférico. As células centrais são isodiamétricas e contínuas ao pedúnculo e apresentam grandes espaços intercelulares (fig. 3D). A epiderme é coberta por uma cutícula espessa e ornamentada (fig. 3E).

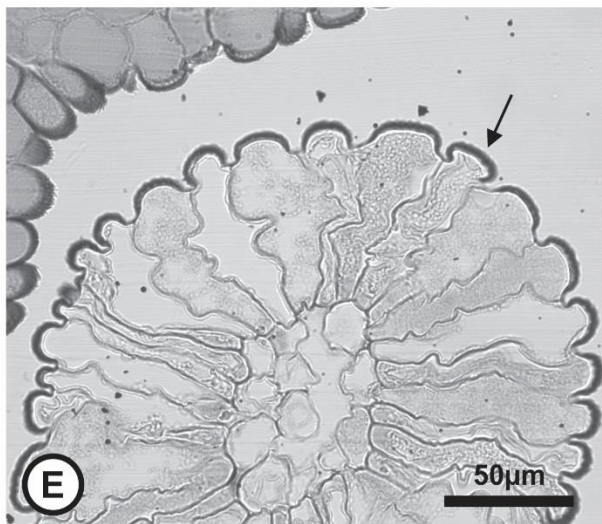
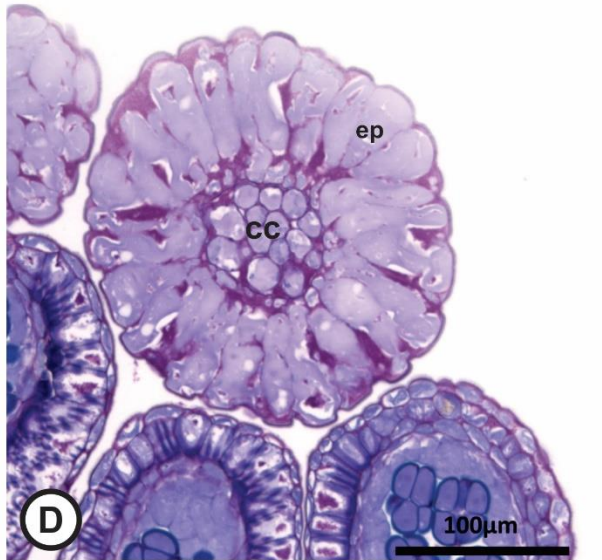
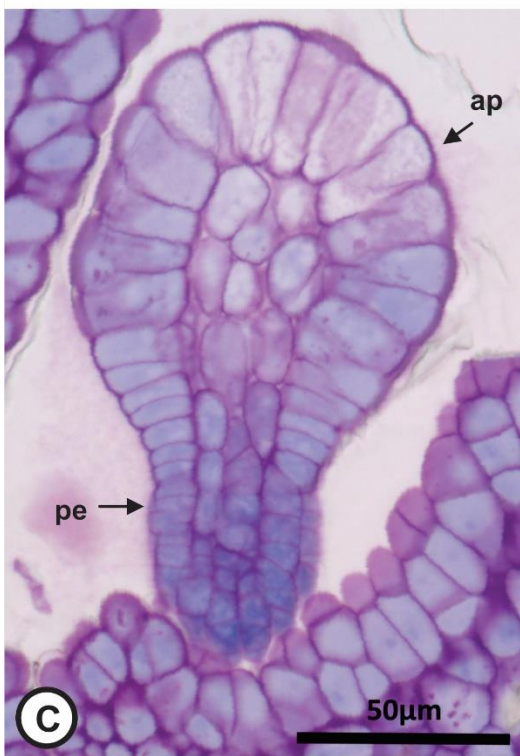
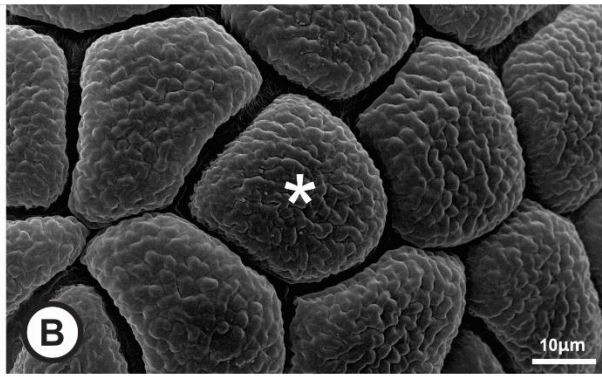
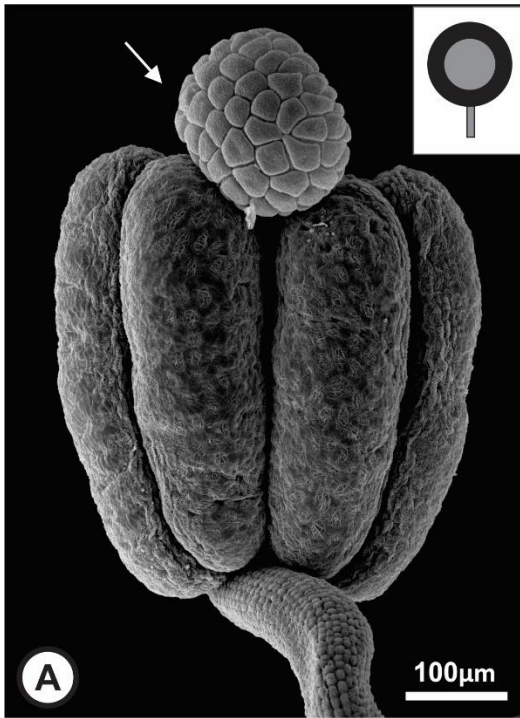


Figura 3 Glândula do tipo Piptadenia subtipo Adenantha. A. Aspecto da morfologia externa da glândula de *Tetrapleura tetraptera* localizada no ápice da antera (seta) (MEV). A inserção mostra o diagrama do tipo de glândula. B. Detalhe da glândula de *T. tetraptera* exibindo ornamentações na parede periclinal externa das células epidérmicas (asterisco) (MEV). C. Seção longitudinal da glândula de *Pseudoprosopis fischeri* mostrando o pedúnculo multicelular (pe) e ápice esférico (ap) (ML). D. Seção transversal da glândula de *P. fischeri* mostrando as células epidérmicas alongadas (ep) e as células centrais isodiamétricas (cc) (ML). E. Detalhe da glândula de *T. tetraptera* mostrando a cutícula na parede das células epidérmicas (seta) (ML).

Subtipo Entada. Este tipo ocorre em duas das 25 espécies estudadas: *Adenantha pavonina* e *Entada polystachya*. Ele consiste em uma glândula pedunculada não vascularizada com ápice esférico a elíptico (fig. 4A), cujas células apresentam ornamentação (fig. 4B). O pedúnculo é multicelular e multiestratificado. As células do pedúnculo têm paredes finas, são menores comparadas às células da região central. A epiderme da região central é composta de uma única camada de células volumosas radialmente alongadas (fig. 4C) que delimitam poucas células internas. Essas células internas são degradadas (fig. 4D) na maturidade da glândula, resultado em um glândula composta por uma única camada de células epidérmicas delimitando um lúmen (fig. 4E). As células epidérmicas contêm um vacúolo grande que ocupa todo o volume celular (como visto em seção transversal) e são cobertas por uma cutícula espessa e ornamentada (fig. 4F).

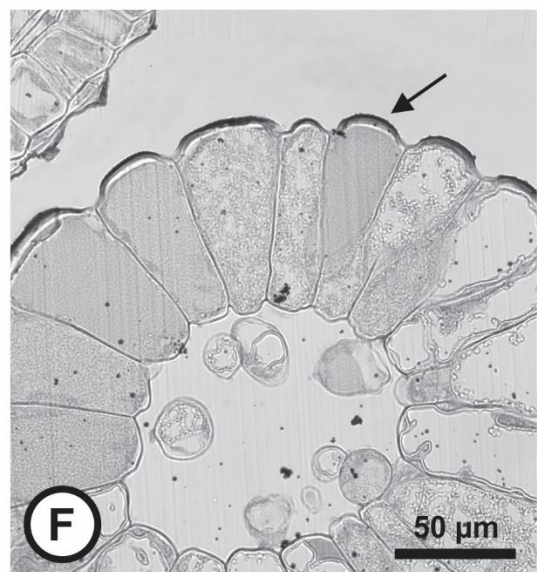
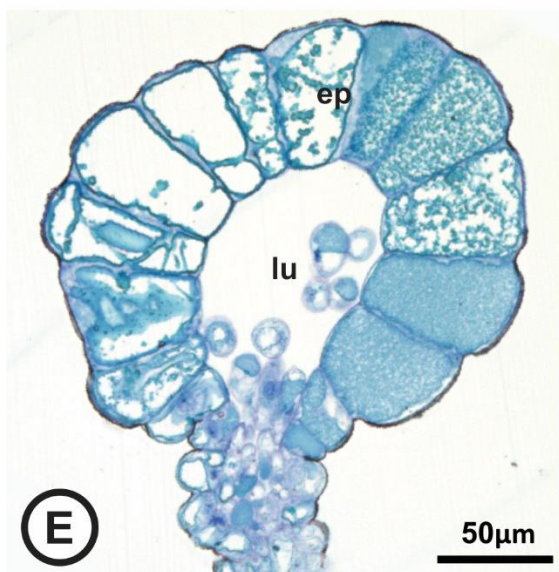
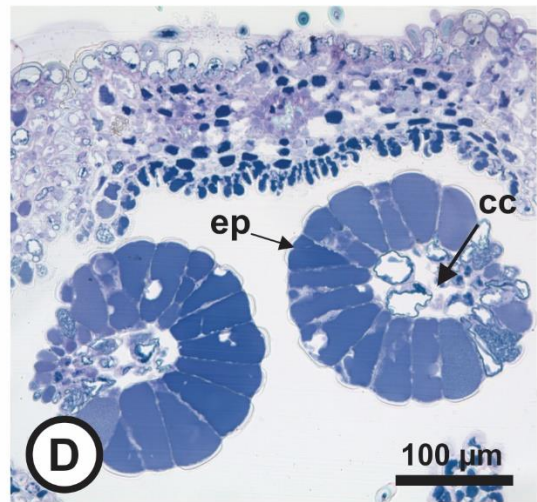
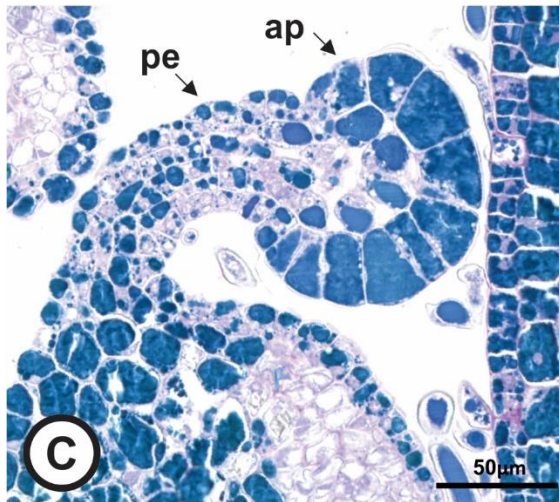
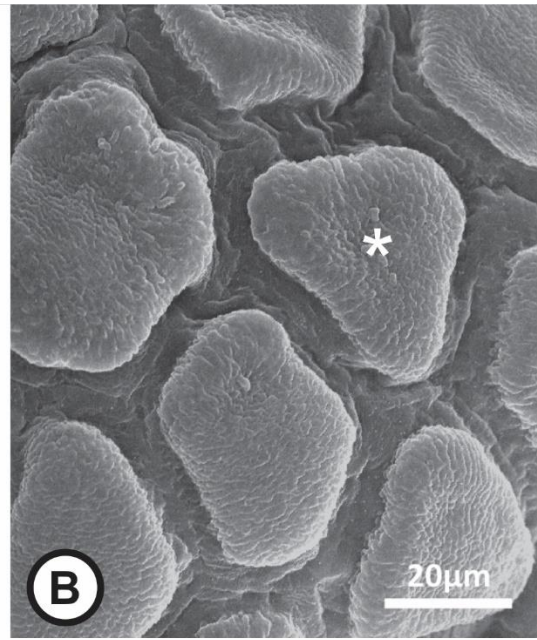
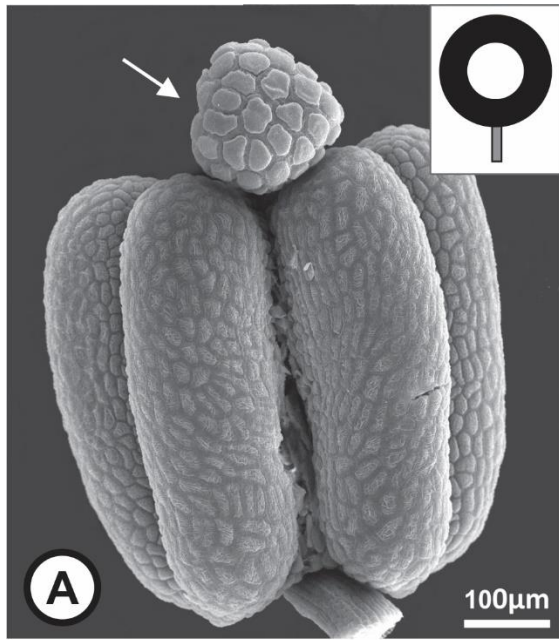


Figura 4 Glândula do tipo Piptadenia subtipo Entada em *Adenantha pavonina*. A. Aspecto da morfologia externa da glândula situada no ápice da antera (seta) (MEV). A inserção mostra o diagrama do tipo de glândula. B. Detalhe da glândula mostrando a região ornamentada da parede periclinal externa das células epidérmicas (asterisco) (MEV). C. Seção longitudinal da glândula mostrando o pedúnculo (pe) e o ápice esférico (ap) (ML). D. Seção longitudinal da região apical da glândula mostrando a degradação de células centrais (cc) e a epiderme volumosa (ep) (ML). E. Aspecto da glândula madura mostrando as células volumosas da epiderme (ep) delimitando o lúmen (lu) (ML). F. Detalhe da cutícula na parede das células epidérmicas (seta) (ML).

Tipo Pentaclethra

Este tipo ocorre em apenas uma das 25 espécies estudadas: *Pentaclethra macroloba*. Ele consiste de uma glândula vascularizada e robusta (ca. de 1/3 do tamanho da antera) posicionada entre as tecas, similar a um capuz (figs. 5A, 5B). A glândula é volumosa e apresenta uma projeção cônica na porção ventral e um pedúnculo multicelular robusto e vascularizado (fig. 5C) contendo somente elementos xilemáticos (fig. 5D). A porção apical (fig. 5E) é composta de uma epiderme em paliçada e células centrais isodiamétricas. Na glândula madura a projeção cônica apresenta um poro na região distal (fig. 5F, 5G), formado pela degradação das células epidérmicas (fig. 5H) e mantido apenas pelas paredes celulares anticlinais externas. Uma cutícula espessa e lisa cobre as paredes periclinais externas em toda a glândula (fig. 5I).

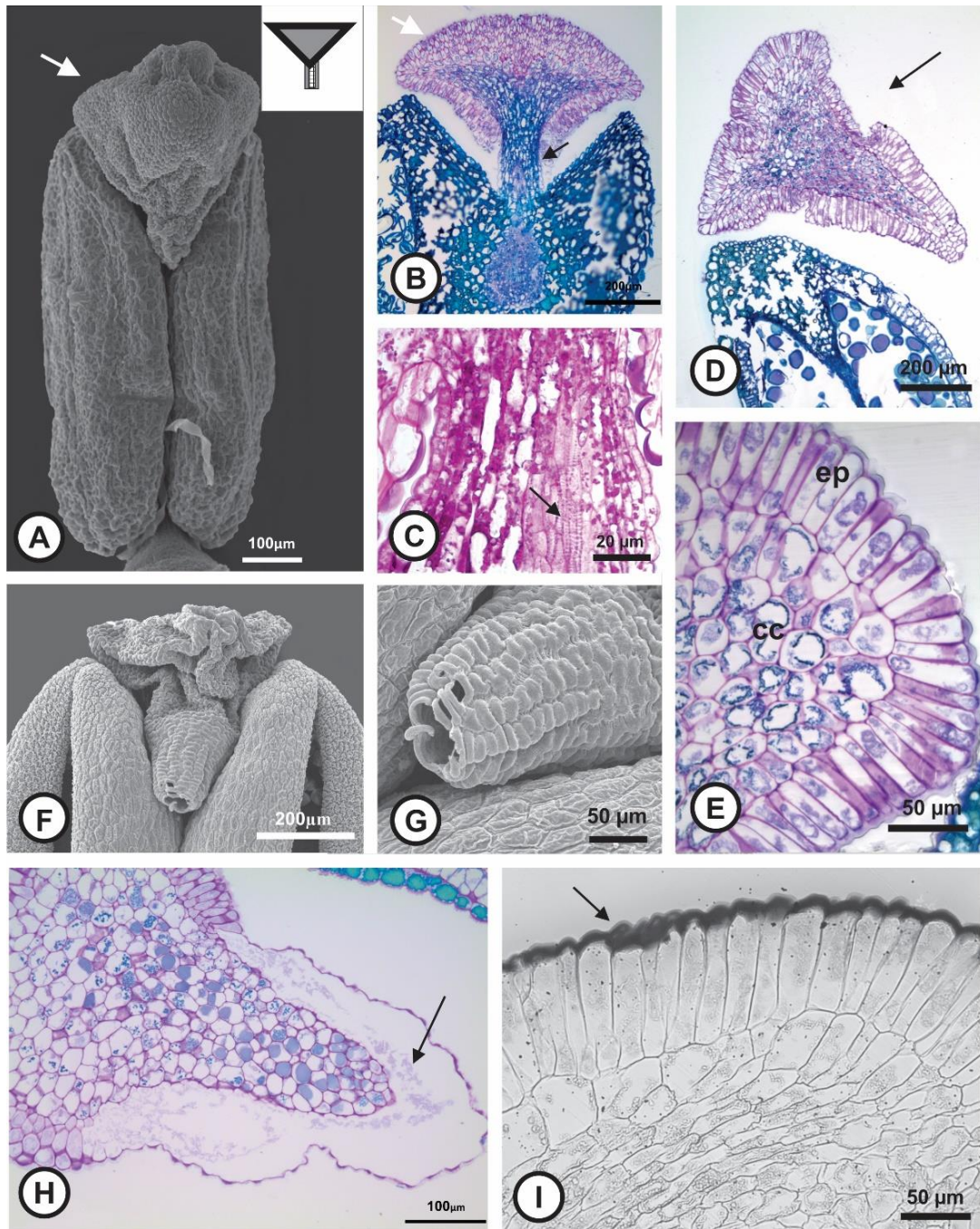


Figura 5 Glândula do tipo Pentaclethra em *Pentaclethra macroloba*. A. Visão ventral da glândula (seta) na região apical da antera (MEV). A inserção mostra o diagrama do tipo de glândula. B. Seção longitudinal da glândula (seta branca) mostrando o pedúnculo robusto (seta preta) (ML). C. Detalhe da vascularização do pedúnculo (seta) (ML). D. Seção longitudinal mostrando o aspecto triangular da glândula (seta) (ML). E. Detalhe mostrando a epiderme em paliçada (ep) e as células centrais isodiamétricas (cc) (ML). F. Visão ventral da glândula mostrando o poro na região distal da porção cônica (MEV). G. Detalhe do poro (MEV). H. Seção longitudinal mostrando a região do poro formado por degradação das células epidérmicas (seta) (ML). I. Detalhe da cutícula na parede periclinal das células epidérmicas (seta) (ML).

Tipo *Prosopis africana*

Este tipo ocorre em apenas uma das 25 espécies estudadas: *Prosopis africana*. Ele consiste de uma glândula robusta e séssil posicionada na região ventral da antera entre as tecas (figs. 6A, 6B). A glândula tem uma camada de células epidérmicas levemente volumosas (fig. 6C) e células centrais isodiamétricas. Existe uma distinção pequena entre as células da epiderme e as centrais (fig. 6D). Na região central da glândula, entre as células centrais, ocorre tecido vascular composto apenas de elementos xilemáticos (fig. 6D).

Tipo *Gagnebina*

Este tipo ocorre em apenas uma das 25 espécies estudadas: *Gagnebina commersoniana*. Ele consiste de uma projeção acuminada (figs. 7A-7C) cujas células epidérmicas e centrais são verticalmente alongadas (fig. 7D). As células secretoras da epiderme são levemente mais volumosas que as células centrais e podem apresentar uma cutícula frouxa (fig. 7D).

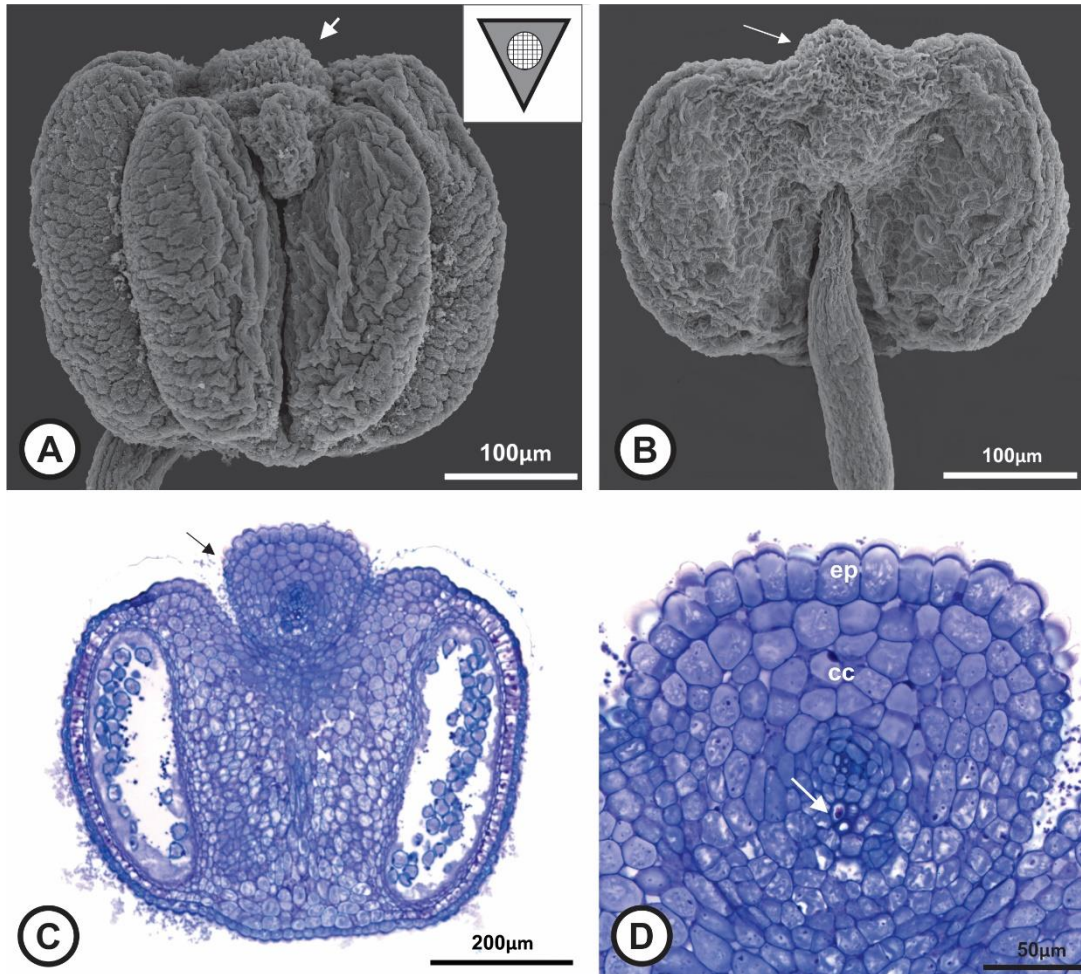


Figura 6 Glândula do tipo *Prosopis africana* em *Prosopis africana*. A. Vista ventral da antera mostrando a glândula localizada entre as tecas (seta) (MEV). A inserção mostra o diagrama do tipo de glândula. B. Vista dorsal da antera mostrando a glândula séssil (seta) (MEV). C. Seção longitudinal mostrando a morfologia interna da glândula (seta) (ML). D. Detalhe da glândula mostrando a epiderme (ep) com células um pouco volumosas, as células centrais isodiamétricas (cc), e o tecido vascular formado por elementos do xilema (seta) (ML).

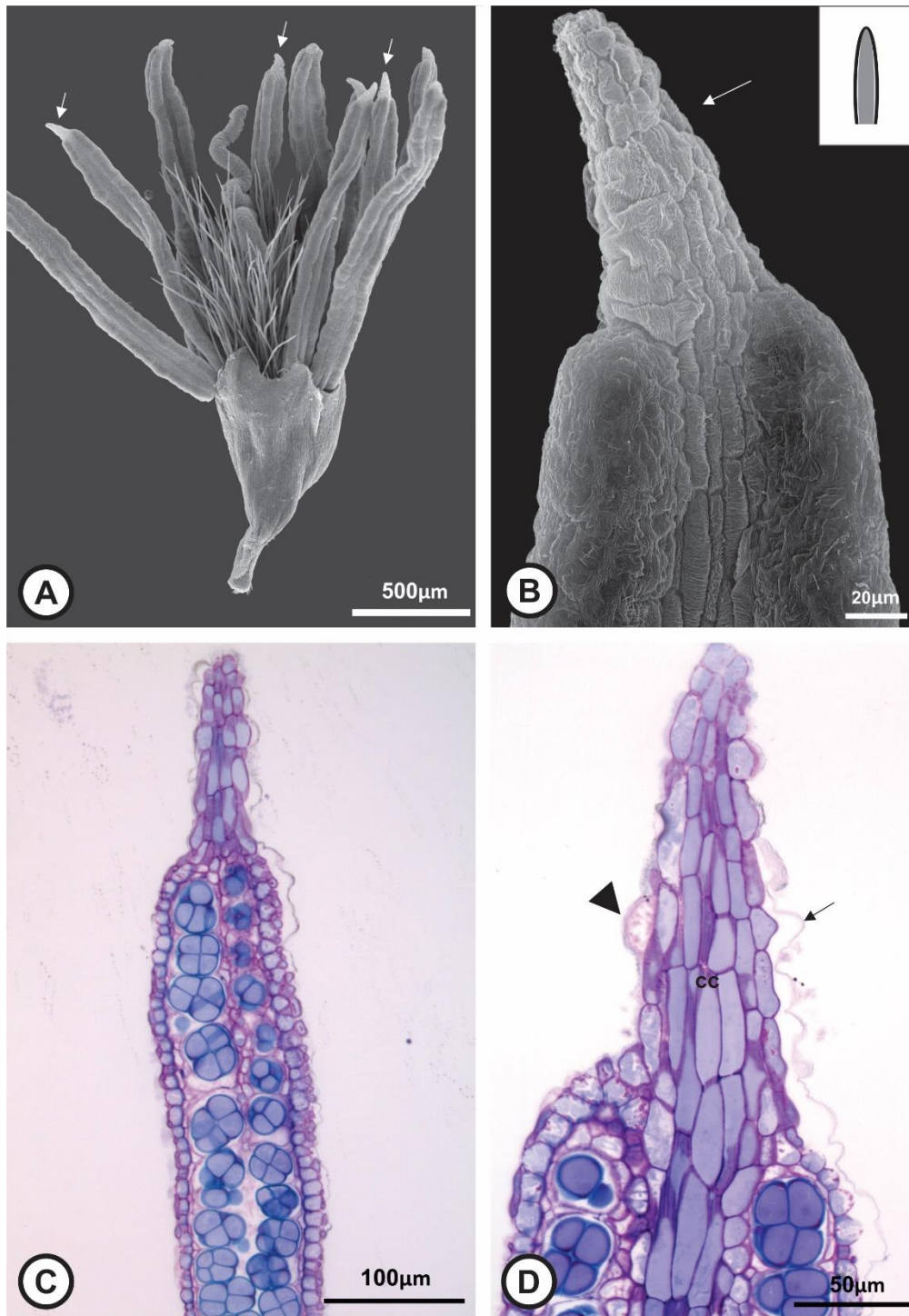


Figura 7 Glândula do tipo Gagnebina em *Gagnebina commersoniana*. A. Flor mostrando as glândulas acuminadas no ápice das anteras (setas) (MEV). B. Glândula acuminada no ápice da antera (seta) (MEV). A inserção mostra o diagrama do tipo de glândula. C. Seção longitudinal da glândula composta de células alongadas verticalmente (ML). D. Detalhe das células centrais alongadas (cc) e das células da epiderme mostrando o exsudato no espaço subcuticular (ponta de seta) e a cutícula frouxa (seta) (ML).

Discussão

Espécies de Mimosoideae são diversas em relação à estrutura das glândulas em anteras. A maioria das glândulas apresenta uma morfologia externa similar, geralmente uma estrutura pedunculada com ápice esférico. Diferente da morfologia externa, a anatomia mostrou que há distinção entre as glândulas.

Dentre as glândulas em anteras de Mimosoideae (ver figura 8), o tipo Piptadenia (incluindo os subtipos Piptadenia, Adenantha e Entada) aparece como o mais frequente nas espécies amostradas. Com morfologia externa similar, os subtipos Piptadenia, Adenantha e Entada são distinguíveis por meio de estudos anatômicos. Enquanto o subtipo Piptadenia tem uma glândula composta de células epidérmicas e centrais isodiamétricas, os subtipos Adenantha e Entada ambos apresentam uma clara distinção entre as células epidérmicas e as células do interior da glândula. O subtipo Entada é distinto do subtipo Adenantha por apresentar um lúmen na região central da glândula. O tipo Piptadenia subtipo Piptadenia foi o mais frequente nas espécies da tribo Mimoseae s.l. estudadas por Luckow e Grimes (1997) e em nosso estudo (ver Tabela 2; fig. 8), o qual incluiu o gênero *Vachellia* (posicionado tradicionalmente na tribo Acacieae s.l.; Lewis et al. 2005).

A maioria das espécies com glândulas do tipo Piptadenia subtipo Piptadenia pertence ao grupo informal Piptadenia, proximamente relacionado aos gêneros *Vachellia* e *Parkia* (LPWG 2013), os quais também têm táxons que apresentam o mesmo tipo de glândula. O tipo Piptadenia subtipo Piptadenia também ocorre em outros gêneros de Mimosoideae não proximamente relacionados ao grupo informal Piptadenia, tais como *Cylicodiscus*, *Dichrostachys*, *Newtonia*, *Schleinitzia*, *Plathymenia* (no presente estudo; Luckow e Grimes 1997), e *Prosopis* s.l. (Chaudhry e Vijayaraghavan 1992; Luckow e Grimes 1997). Esta ampla ocorrência do tipo Piptadenia subtipo

Piptadenia em Mimosoideae pode indicar que esta é a condição plesiomórfica das glândulas em anteras no grupo, hipótese que poderá ser testada quando dados adequados estiverem disponíveis.

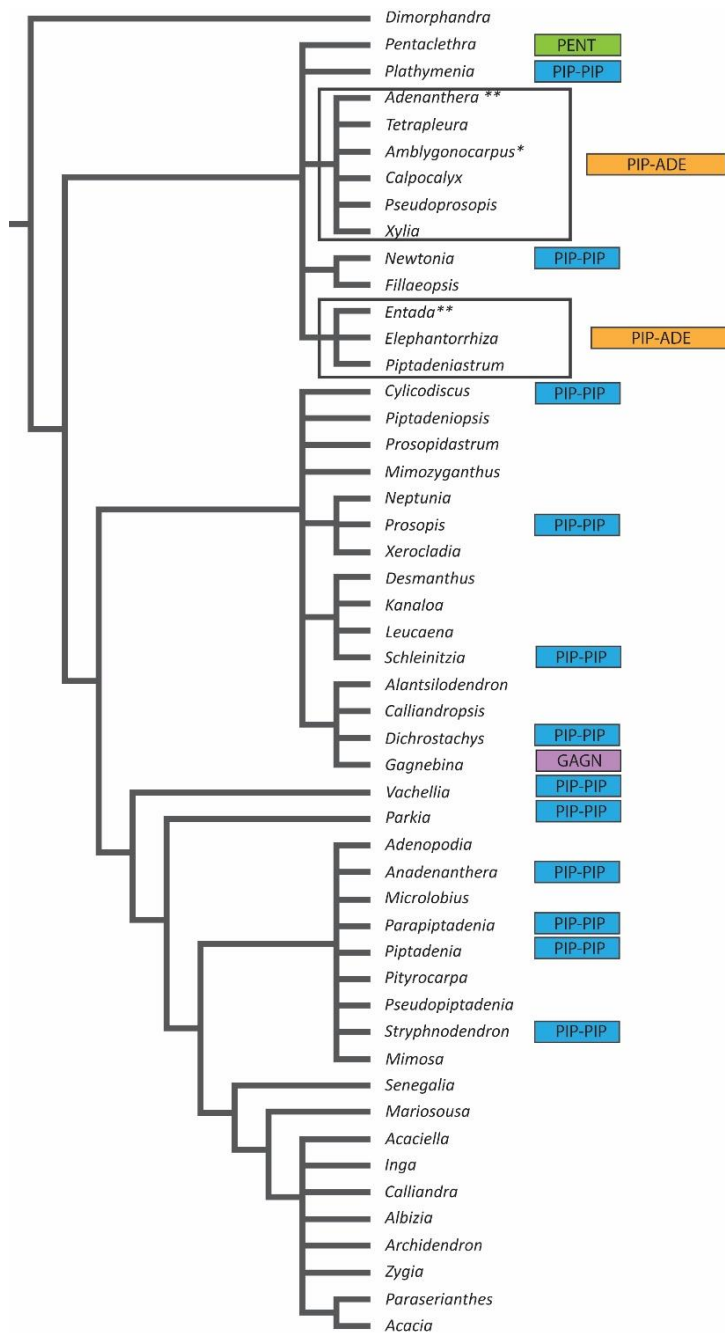


Figura 8 Cladograma mostrando a relação entre os gêneros de Mimosoideae segundo LPWG (2013). Os dados anatômicos das glândulas em anteras com base neste estudo e em Luckow e Grimes (1997) foram apontados. PIP-PIP = Piptadenia subtipo Piptadenia; PIP-ADE = Piptadenia subtipo Adenantha; PENT = tipo Pentaclethra; GAGN = tipo Gagnebina. Um único asterisco (*) indica ausência de glândulas em anteras; dois asteriscos (**) indicam o tipo Piptadenia subtipo Entada nas espécies *Adenantha pavonina* e *Entada polystachya*. O tipo *Prosopis africana* não foi apontado devido à posição filogenética atual incerta de *Prosopis africana*.

A similaridade anatômica das glândulas de *Calpocalyx dinklagei*, *Elephantorrhiza elephantina*, *Entada acaciifolia*, *Piptadeniastrum africanum*, *Pseudoprosopis fischeri*, *Tetrapleura tetraptera* e *Xylia africana* apoia a monofilia dos grupos Adenantha e Entada (LPWG 2013), exceto por *Adenantha pavonina* e *Entada polystachya*. Todos os gêneros do grupo Adenantha têm uma distribuição geográfica restrita ao continente Africano (incluindo Madagascar), exceto por *Adenantha*, o qual também ocorre na Ásia e Austrália (Nielsen e Guinet 1992) e que não compartilha o mesmo tipo de glândula com os outros membros do grupo.

Características das glândulas classificadas como Piptadenia subtipo Adenantha e Piptadenia subtipo Entada (ver figs. 1, 3, 4), tais como a camada epidérmica volumosa, sugerem que o subtipo Entada pode ser uma modificação do subtipo Adenantha, o que explicaria a ocorrência simultânea desses dois tipos de glândulas nos grupos monofiléticos Adenantha e Entada (LPWG 2013).

As glândulas encontradas nas anteras de *Pentaclethra macroloba* (tipo Pentaclethra) e *Prosopis africana* (tipo Prosopis africana) correspondem aos únicos registros de glândulas vascularizadas com cutícula não ornamentada em Mimosoideae. *Pentaclethra* pertence às linhagens mais antigas do clado Mimosoideae (Herendeen et al. 2003; Luckow et al. 2003), enquanto *P. africana* é a única espécie do gênero *Prosopis* seção *Anonychium* (ver Burkart 1976) e atualmente mantém um posicionamento filogenético incerto, distante de outras espécies de *Prosopis* (Catalano et al. 2008). A glândula que ocorre em *P. africana* é bastante diferente das glândulas que ocorrem em *Prosopis juliflora* e *P. pubescens*, as quais são pedunculadas, com ápice esférico, e não vascularizadas (Chaudhry e Vijayaraghavan 1992; Luckow e Grimes 1997). A estrutura similar da glândula dos tipos *Pentaclethra* and *Prosopis africana*

sugere que *P. africana* está mais proximamente relacionada ao gênero *Pentaclethra* e táxons afins.

O tipo Gagnebina é a glândula estruturalmente mais simples. Estruturas similares foram encontradas em *Burkea africana* (na subfamília tradicionalmente circunscrita como Caesalpinioideae; Luckow e Grimes 1997) e em algumas espécies de *Leucaena* (Hughes 1997). Anatomicamente, o tipo Gagnebina e o tipo Piptadenia subtipo Piptadenia são similares em composição. O gênero Gagnebina é um membro do grupo informal Dichrostachys, no qual glândulas do tipo Piptadenia subtipo Piptadenia também foram encontradas, como por exemplo, em *Dichrostachys cinerea* (presente estudo; Luckow e Grimes 1997). Essa ocorrência paralela reforça a hipótese de Luckow e Grimes (1997) que o tipo Gagnebina poderia ser uma modificação do tipo Piptadenia.

As glândulas que ocorrem nas anteras de outras famílias de angiospermas são, em geral, muito diferentes daquelas encontradas em Leguminosae, embora estudos sobre a anatomia e ontogenia dessas glândulas sejam raros (ver Tabela 3). Um tipo interessante de glândula ocorre nas anteras de espécies de *Verticordia* e *Myrtus* (Myrtaceae), caracterizadas como cavidades secretoras de óleo, geralmente localizadas internamente na região do conectivo (Ladd et al. 1999; Ciccarelli et al. 2008). As glândulas de *Thryptomene calycina* (Myrtaceae) se assemelham à glândula de *P. macroloba* (tipo *Pentaclethra*) devido ao seu formato cônico, à formação de um poro apical durante a antese, e à presença de tecido vascular. Espécies de Melastomataceae também apresentam uma variação significativa nas glândulas localizadas nas anteras. A tribo Memecyleae apresenta elaióforos epiteliais em diferentes regiões da antera (Buchmann e Buchmann 1981). Já no gênero *Axinaea*, por exemplo, as anteras portam uma glândula robusta e especializada, formada por uma epiderme que delimita um

aerênquima, que atrai aves por meio da produção de néctar e atua secundariamente na dispersão polínica (ver Dellinger et al. 2014).

As características anatômicas das glândulas em anteras de Mimosoideae ainda se assemelham a alguns tipos de estruturas secretoras descritas na literatura. O tipo Piptadenia subtipo Adenantha (= glândula com distinção entre as células epidérmicas e células centrais), por exemplo, assemelha-se estruturalmente a coléteres descritos para algumas espécies de Aquifoliaceae (Gonzalez e Tarragó 2009), Apocynaceae (Apezzato-da-Glória e Estelita 2000; Simões et al. 2006), Caryocaraceae (Paiva e Machado 2006), Rubiaceae (Lersten 1974; Klein et al. 2004; Barreiro e Machado 2007; Miguel et al. 2009), e Turneraceae (González 1998), os quais apresentam uma porção central parenquimática limitada por células epidérmicas radialmente alongadas.

Por outro lado, a estrutura complexa da glândula do tipo Pentaclethra, vascularizada e com uma epiderme em paliçada, é semelhante à estrutura típica dos nectários. Nectários são glândulas que secretam néctar, e embora eles possam variar muito em estrutura, a anatomia geral compreende uma epiderme especial (a qual media a liberação do néctar), um parênquima e tecido vascular (Fahn 1979; Pacini et al. 2003; Nepi 2007). As características anatômicas das glândulas de Pentaclethra e Prosopis africana também apresentam similaridades com os 'Beltian bodies', estruturas especiais encontradas no ápice dos folíolos de algumas espécies de *Vachellia* (anteriormente parte de *Acacia* s.l.), os quais são coletados por formigas devido ao seu alto teor de lipídeos e proteínas (Rickson 1969).

As principais funções sugeridas para as glândulas em anteras de Mimosoideae são relacionadas à polinização, produzindo substâncias que promovem a aderência do pólen ao corpo do polinizador (Rao 1954), atuando como recompensa alimentar para polinizadores (Chaudhry e Vijayaraghavan 1992), atraindo visitantes pela produção

Tabela 3. Registros de glândulas em anteras não relacionados ao clado Mimosoideae (Leguminosae) com suas respectivas características morfológicas. Células vazias indicam ausência de informação.

Família	Gênero	Espécie (s)	Posição na antera	Morfologia	Composição do exsudato	Liberação do exsudato	Função associada	Referência
Cephalotaceae	<i>Cephalotus</i>	<i>Cephalotus follicularis</i>	apical					Endress e Stumpf (1991)
Clusiaceae	<i>Mammae</i>	Não especificado	apical					Dunthorn (2004)
Hypericaceae	<i>Hypericum</i>	<i>Hypericum perforatum</i>	apical		hipericina			Zobayed et al. (2006)
Leguminosae (Papilionoideae)	<i>Dipteryx</i>	<i>Dipteryx alata</i>	apical	Apêndice filiforme com uma cavidade secretora				Leite et al. (2014)
Leguminosae (Papilionoideae)	<i>Pterodon</i>	<i>Pterodon pubescens</i>	apical	Apêndice filiforme com uma cavidade secretora				Leite et al. (2014)
Melastomataceae	<i>Axinaea</i>	<i>A. confusa</i> <i>A. costaricensis</i> <i>A. sclerophylla</i>	apical	Apêndice composto por aerênquima	açúcar	Exsudato permanece dentro da	Corpo de alimentação para aves e	Dellinger et al. (2014)

		<i>A. affinis</i>				glândula	mecanismo de	
		<i>A. macrophylla</i>					liberação de	
							pólen	
Melastomataceae	<i>Mouriri</i>	muitas (ver Buchmann e Buchmann 1981)	Variável de acordo com a espécie, raramente apical	Epiderme secretora, camadas sup epidérmic as providas por tecido vascular (elaióforo)	óleo	Gotas atravessam os poros cuticulares	Óleo coletado por abelhas, misturado ao pólen para fornecer suprimento às larvas	Buchmann e Buchmann (1981)
Myrtaceae	<i>Micromyrtus</i>	<i>M. hexamera</i> <i>M. hymenonema</i> <i>M. fimbrisepala</i> <i>M. helmsii</i> <i>M. serrulata</i> <i>M. stenocalyx</i> <i>M. flaviflora</i> <i>M. barbata</i>	apical					Green (1980)
Myrtaceae	<i>Myrtus</i>	<i>Myrtus communis</i>	apical	Apêndice com cavidade secretora	Óleo, terpenos e compostos	Exsudato permanece dentro do lumen		Ciccarelli et al. (2008)

				(posição subepidérmic a no conectivo, às vezes uma protuberância conspícua)	fenólicos	da cavidade		
Myrtaceae	<i>Thryptomene</i>	<i>T. maisonneuvei</i> <i>T. parviflora</i> <i>T. naviculata</i> <i>T. wittweri</i> <i>T. nealensis</i> <i>T. elliotii</i> <i>T. hexandra</i>	apical					Green (1980)
Myrtaceae	<i>Thryptomene</i>	<i>Thryptomene calycina</i>	apical		Exsudato hidrofóbico, lipídeos e compostos fenólicos	Por meio de um poro no final da glândula	Exsudato é misturado ao pólen e compõe alimento para insetos	Beardsell et al. (1989)
Myrtaceae	<i>Verticordia</i>	muitas (ver Ladd et al. 1999)	apical		lipídeos	Por meio de um poro em	Função protetora para	Ladd et al. (1999)

				algumas espécies	tecidos esporogênicos, mudança de função ou desaparecimento em alguns grupos; fonte de alimento para polinizadores no subgênero <i>Chrysoma</i>
Xanthoceraceae	<i>Xanthoceras</i>	<i>Xanthoceras sorbifolia</i>	apical		Endress e Stumpf (1991)

de perfume floral (Luckow e Grimes 1997), ou atuando na liberação do pólen (por exemplo, em algumas espécies de *Acacia*, durante a antese a deiscência da antera resulta do levantamento da glândula a partir da superfície da antera; Willmer 2011). A diversidade anatômica encontrada nas glândulas em anteras e sua respectiva correspondência com as características anatômicas de outras estruturas secretoras conhecidas na literatura indicam que as glândulas de anteras devem desempenhar diferentes funções para a planta, atuando como nectários, coléteres, osmóforos e outros, dependendo do tipo e atividade das glândulas e da natureza química do exsudato.

Apesar da diversidade estrutural das glândulas, algumas, tais como as do tipo Piptadenia subtipo Piptadenia, são muito difundidas em Mimosoideae e podem ser consideradas como o modelo para este grupo. Outras, como as do tipo Piptadenia subtipo Adenantha, têm ocorrência restrita e podem ser úteis para apoiar a monofilia de grupos, fornecendo caracteres de importância taxonômica e filogenética em Mimosoideae.

Referências

- Appenzato-da-Glória B.; Estelita, M. E. M. 2000. Development, structure and distribution of colleter in *Mandevilla illustris* and *M. velutina* (Apocynaceae). *Revista Brasileira de Botânica*, 23 (2): 113-120.
- Barreiro, D. P.; Machado, S. R. 2007. Coléteres dendróides em *Alibertia sessilis* (Vell.) K. Schum., uma espécie não-nodulada de Rubiaceae. *Revista Brasileira de Botânica*, 30 (30): 387-399.
- Beardsell, D. V.; Williams, E. G.; Knox, R. B. 1989. The structure and histochemistry of the nectary and anther secretory tissue of the flowers of *Tryptomene calycina* (Lindl.) Stapf (Myrtaceae). *Australian Journal of Botany*, 37 (1): 65-80.

- Buchmann, S. L.; Buchmann, M. B. 1981. Anthecology of *Mouriri myrtilloides* (Melastomataceae: Memecyleae), an oil flower in Panama. *Biotropica*, 13 (2): 7-24.
- Burkart, A. 1976. A monograph of the genus *Prosopis* (Leguminosae subfam. Mimosoideae). *Journal of the Arnold Arboretum*, 57 (3): 217-249.
- Catalano, S. A.; Vilardi, J. C.; Tosto, D.; Saidman, B. O. 2008. Molecular phylogeny and diversification history of *Prosopis* (Fabaceae: Mimosoideae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 93 (3): 621-640.
- Chaudhry, B.; Vijayaraghavan, M. R. 1992. Structure and function of the anther gland in *Prosopis juliflora* (Leguminosae, Mimosoideae): a histochemical analysis. *Phyton Annales Rei Botanicae*, 32 (1): 1-7.
- Ciccarelli, D.; Garbari, F.; Pagni, A. M. 2008. The flower of *Myrtus communis* (Myrtaceae): secretory structures, unicellular papillae, and their ecological role. *Flora*, 203 (1): 85-93.
- Dellinger, A. S.; Penneys, D. S.; Staedler, Y. M.; Fragner, L.; Weckwerth, W.; Schönenberger, J. 2014. A specialized bird pollination system with a bellows mechanism for pollen transfer and staminal food body rewards. *Current Biology*, 24 (14): 1615-1619.
- Dilcher, D. L.; Herendeen, P. S.; Hueber, F. 1992. Fossil Acacia flowers with anther glands from Dominican Republic amber. Pages 33-42 in P. S. Herendeen, D. L. Dilcher, eds. *Advances in legume systematics. Pt 4. The fossil record*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Dunthorn, M. 2004. Cryptic dioecy in *Mammea* (Clusiaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 249 (3): 191–196.

- Endress, P. K.; Stumpf, S. 1991. The diversity of stamen structures in “Lower” Rosidae (Rosales, Fabales, Proteales, Sapindales). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 107 (3): 217-293.
- Fahn, A. 1979. *Secretory tissues in plants*. Academic Press, New York.
- Gerrits, P. O.; Horobin, R. W. 1991. The application of glycol methacrylate in histotechnology: some fundamental principles. Department of Anatomy and Embryology, State University Groningen, Netherlands.
- González, A. M. 1998. Colleters in *Turnera* and *Piriqueta* (Turneraceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 128 (3): 215-228.
- González, A. M.; Tarragó, J. R. 2009. Anatomical structure and secretion compounds of colleters in nine *Ilex* species (Aquifoliaceae) from southern South America. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 160 (2): 197-210.
- Green, J. W. 1980. *Thryptomene* and *Micromyrtus* (Myrtaceae) in arid and semi-arid Australia. *Nuytsia*, 3 (2): 193-209.
- Herendeen, P. S.; Bruneau, A.; Lewis, G. P. 2003. Phylogenetic relationships in caesalpinoid legumes: a preliminary analysis based on morphological and molecular data. Pages 123-131 in B. B. Klitgaard, A. Bruneau, eds. *Advances in legume systematics*. Pt 10. Higher level systematics. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Hughes, C. E. 1997. Variation in anther and pollen morphology in *Leucaena* Benth. (Leguminosae-Mimosoideae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 123 (3): 177-196.
- Johansen, D. A. 1940. *Plant microtechnique*. McGraw-Hill, New York.

- Klein, D. E.; Gomes, V. M.; Silva-Neto, S. J.; Da Cunha, M. 2004. The structure of colleters in several species of *Simira* (Rubiaceae). *Annals of Botany*, 94 (5): 733–740.
- Ladd, P. G.; Parnell, J. A. N.; Thomson, G. 1999. Anther diversity and function in *Verticordia* DC. (Myrtaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 219 (1): 79-97.
- Legume Phylogeny Working Group (LPWG). 2013. Legume phylogeny and classification in the 21st century: progress, prospects and lessons for other species-rich clades. *Taxon*, 62 (2): 217-248.
- Leite, V. G.; Mansano, V. F.; Teixeira, S. P. 2014. Floral ontogeny in *Dipterygeae* (Fabaceae) reveals new insights into one of the earliest branching tribes in papilionoid legumes. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 174 (4): 529-550.
- Lersten, N. 1974. Morphology and distribution of colleters and crystals in relation to the taxonomy and bacterial leaf nodule symbiosis of *Psychotria* (Rubiaceae). *American Journal of Botany*, 61 (9): 973-981.
- Lewis, G.; Schrire, B.; Mackinder, B.; M, Lock. 2005. *Legumes of the world*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Luckow, M.; Grimes, J. 1997. A survey of anther glands in the mimosoid legume tribes Parkieae and Mimoseae. *American Journal of Botany*, 84 (3): 285-297.
- Luckow, M.; Miller, J. T.; Murphy, D. J.; Livshultz, T. 2003. A phylogenetic analysis of the Mimosoideae (Leguminosae) based on chloroplast DNA sequence data. Pages 197-220 in B. B. Klitgaard, A. Bruneau, eds. *Advances in legume systematics*. Pt 10. Higher level systematics. Royal Botanic Gardens, Kew.

- Luckow, M.; White, P. J.; Bruneau, A. 2000. Relationships among the basal genera of mimosoid legumes. Pages 165-180 in P. S. Herendeen, A. Bruneau, eds. *Advances in legume systematics*. Pt 9. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Manzanilla, V.; Bruneau, A. 2012. Phylogeny reconstruction in the Caesalpinieae grade (Leguminosae) based on duplicated copies of the sucrose synthase gene and plastid markers. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 65 (1): 149-162.
- Miguel, E. C.; De Moraes, D. G.; Da Cunha, M. 2009. Stipular colleters in *Psychotria nuda* (Cham. & Schltld.) Wawra (Rubiaceae): micromorphology, anatomy and crystals microanalysis. *Acta Botanica Brasilica*, 23 (4): 1034-1039.
- Nepi, M. 2007. Nectary structure and ultrastructure. Pages 129-166 in S.W. Nicolson, M. Nepi, E. Pacini, eds. *Nectaries and nectar*. Springer, Dordrecht.
- Nielsen, I.; Guinet, P. 1992. Synopsis of *Adenantha* (Leguminosae- Mimosoideae). *Nordic Journal of Botany*, 12 (1): 85-114.
- O'Brien, T. P.; Feder, N.; McCully, M. E. 1964. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. *Protoplasma*, 59 (2): 368-373.
- Pacini, E.; Nepi, M.; Vesprini, J. L. 2003. Nectar biodiversity: a short review. *Plant Systematics and Evolution*, 238 (1): 7-21.
- Paiva, E. A. S.; Machado, S. R. 2006. Colleters in *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae) ontogenesis, ultrastructure and secretion. *Brazilian Journal of Biology*, 66 (1): 301-308.
- Rao, H. S. 1954. Pollination mechanism in *Acacia catechu*. *Journal of the Indian Botanical Society*, 33: 93-97.
- Rickson, F. R. 1969. Developmental aspects of the shoot apex, leaf, and Beltian bodies of *Acacia cornigera*. *American Journal of Botany*, 56 (2): 195-200.

- Simões, A. O.; Castro, M. M.; Kinoshita, L. S. 2006. Calycine colleters of seven species of Apocynaceae (Apocynoideae) from Brazil. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 52 (3): 387-398.
- Smith, F. H.; Smith, E. C. 1942. Anatomy of the inferior ovary of *Darbya*. *American Journal of Botany*, 29 (6): 464-471.
- Tucker, S. C. 1993. Floral ontogeny in *Sophoreae* (Leguminosae, Papilionoideae). I. Myroxylon (Myroxylon group) and *Castanospermum* (Angylocalyx group). *American Journal of Botany*, 80 (1): 65-75.
- Willmer, P. 2011. *Pollination and floral ecology*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Zobayed, S.M.; Afreen, F.; Goto, E.; Kozai, T. 2006. Plant-environment interactions: accumulation of hypericin in dark glands of *Hypericum perforatum*. *Annals of Botany*, 98 (4): 793-804.

Parte 2: Ontogenia de glândulas em anteras de Mimosoideae

Resumo

Em Mimosoideae ocorrem pelo menos seis tipos anatomicamente distintos de glândulas em anteras. A maioria das glândulas é pedunculada com ápice esférico, inteiramente composta por células isodiamétricas ou, ainda, por uma camada de células epidérmicas volumosas delimitando células centrais ou um lúmen. Mas existem também glândulas robustas com pedúnculo vascularizado, glândulas sésseis e vascularizadas e projeções glandulares do conectivo. A origem das glândulas em Mimosoideae é atribuída a uma extensão do conectivo, entretanto, exceto por um registro ilustrativo com algumas etapas de desenvolvimento, nada se conhece sobre a origem e os estádios de formação das glândulas, o que impede a sua classificação correta. O objetivo deste estudo foi elucidar a origem e as principais etapas do desenvolvimento de quatro dos seis tipos de glândulas encontradas nas anteras de Mimosoideae. Pretende-se entender se a diversidade morfológica resulta de processos ontogenéticos diferentes. Para isso, foram coletados botões florais de vários tamanhos e flores de quatro espécies de Mimosoideae com diferentes tipos de glândulas em anteras: *Stryphnodendron adstringens* (Piptadenia subtipo Piptadenia), *Tetrapleura tetraptera* (Piptadenia subtipo Adenantha), *Adenantha pavonina* (Piptadenia subtipo Entada) e *Pentaclethra maculosa* (tipo Pentaclethra). As amostras foram processadas para análises de superfície (microscopia eletrônica de varredura) de anatômica (microscopia de luz). Apesar da diversidade morfológica, as glândulas de anteras compartilham uma origem meristemática comum. Elas surgem de divisões simultâneas nas primeiras três camadas de células meristemáticas que cobrem a porção apical da antera jovem. Após a formação da protuberância inicial, as glândulas em desenvolvimento passam por diferentes processos especializados, que incluem (1) o alongamento das células epidérmicas nos

tipos Piptadenia subtipo Adenantha e Piptadenia subtipo Entada; (2) a degradação das células centrais da glândula do tipo Piptadenia subtipo Entada; (3) mudança de forma arredondada para formato triangular no tipo Pentaclethra e (4) diferenciação das células em meristema procambial e, subsequentemente, em tecido vascular no tipo Pentaclethra; o que resulta na diversidade encontrada no grupo. A origem a partir de células da protoderme e do meristema fundamental caracteriza as glândulas de anteras de Mimosoideae como emergências. Nossos dados apontam para uma origem meristemática conservada das glândulas em Mimosoideae, o que favorece a hipótese de homologia dessas estruturas e apoia a monofilia do clado Mimosoideae.

Abstract

In Mimosoideae occur at least six anatomically distinct types of anther glands. Most glands are stalked with spherical apex, entirely composed by isodiametric cells or still by a voluminous layer of epidermal cells delimiting central cells or a central lumen. There are also robust glands with vascularized stalk, sessile and vascularized glands and glandular projections of connective. The origin of the glands in Mimosoideae is attributed to an extension of the connective, however, except for a single illustrative record containing some developmental stages nothing is known about the origin and the stages of anther gland formation, what becomes their correct classification difficult. The goal of this study was to elucidate the origin and main developmental stages of four of the six types of anther glands found in mimosoids. We intend to understand whether anther gland morphological diversity results from different ontogenetic processes. For this purpose, we sampled floral buds of several sizes and flowers of four species of mimosoids with different types of anther glands: *Stryphnodendron adstringens* (Piptadenia subtype Piptadenia), *Tetrapleura tetraptera* (Piptadenia subtype Adenanthera), *Adenanthera pavonina* (Piptadenia subtype Entada) and *Pentaclethra maculosa* (Pentaclethra type). The sampled material were processed for surface (scanning electron microscopy) and anatomical (light microscopy) analyses. Despite the morphological diversity, the anther glands share a common meristematic origin. They arise from simultaneous divisions in the three first layers of meristematic cells that cover the apical portion of the young anther. After the formation of the initial protuberance, the developing glands undergo different specialized processes that include (1) the elongation of epidermal cells in Piptadenia subtype Adenanthera and Piptadenia subtype Entada; (2) the degradation of the inner cells of the gland in Piptadenia subtype Entada; (3) the change from rounded shape to triangulate shape in the Pentaclethra type

and (4) the differentiation of some cells into meristematic procambium and subsequently into vascular tissue in Pentaclethra type; which results in the diversity found in the group. The origin from cells of protoderm and ground meristem characterize the anther glands of Mimosoideae as emergences. Our data point to a conserved meristematic origin of anther glands in Mimosoideae, which favors the hypothesis of homology of these structures and supports the monophyly of Mimosoideae clade.

Introdução

O termo glândula é amplamente utilizado para designar vários tipos de estruturas secretoras em plantas, como tricomas, glândulas de sal, coléteres, glândulas digestivas e nectários (ver Lütge 1971; Fahn 1979, 1990). Elas podem ser células individuais especializadas ou estruturas multicelulares que assumem diversos formatos e atuam na interação das plantas com seu ambiente por meio da secreção de exsudatos (Fahn 1979, 2002).

A classificação das glândulas pode ser baseada em diferentes critérios, como a localização da estrutura no corpo da planta, função, natureza do exsudato secretado, entre outros. Tais sistemas de classificação não têm sido considerados totalmente satisfatórios (Werker, 2000). A ontogenia comparada das glândulas, mostrando sua origem meristemática e as etapas de desenvolvimento, pode contribuir para uma classificação mais natural, além de prover informações sobre os mecanismos envolvidos na secreção. Determinar se projeções epidérmicas são tricomas ou emergências, por exemplo, pode ser muito difícil sem estudos ontogenéticos (Fahn 1990, Werker 2000, Souza et al. 2013). Considerando uma classificação de acordo com a origem meristemática das glândulas, diz-se que elas são tricomas se originadas de células protodérmicas, e emergências se originadas de células protodérmicas e tecidos subjacentes (Ramayya 1964; Fahn 1979, Souza et al. 2013).

As glândulas que ocorrem nas anteras de espécies de Mimosoideae (Leguminosae), em especial, apresentam uma grande diversidade morfológica e provêm caracteres com valor taxonômico (Luckow e Grimes 1997, De Barros e Teixeira 2016) e de significado filogenético potencial no clado, visto que glândulas com similaridades estruturais ocorrem em grupos proximalmente relacionados (De Barros e Teixeira 2016). No entanto, pouco se conhece sobre a origem e os estádios de desenvolvimento destas

glândulas, o que dificulta sua classificação mais natural e apropriada. Além da caracterização estrutural, resultados gerados por estudos ontogênicos proveem evidências para a definição de homologias e sinapomorfias nos grupos taxonômicos em que ocorrem, sendo, portanto, fundamentais para a classificação correta das glândulas (Souza et al. 2013).

Pelo menos seis tipos de glândulas nas anteras são descritos para espécies de Mimosoideae (De Barros e Teixeira 2016): (1) o tipo Piptadenia subtipo Piptadenia, uma glândula pedunculada com ápice arredondado, composta por células isodiamétricas; (2) o tipo Piptadenia subtipo Adenantha, uma glândula pedunculada com ápice arredondado, sendo o ápice constituído por uma epiderme de células alongadas radialmente que delimitam células centrais isodiamétricas; (3) o tipo Piptadenia subtipo Entada, uma glândula pedunculada com ápice arredondado, sendo o ápice constituído por uma epiderme de células alongadas radialmente que delimitam um lúmen; (4) o tipo Pentaclethra, uma glândula com formato triangular, robusta e com pedúnculo vascularizado, sendo o ápice constituído por uma epiderme em paliçada que delimita células centrais isodiamétricas; (5) o tipo Prosopis africana, uma glândula robusta, séssil e vascularizada, composta de uma epiderme pouco volumosa delimitando células centrais isodiamétricas e, finalmente, (6) o tipo Gagnebina, uma glândula de formato acuminado constituída por células alongadas.

A origem de tais glândulas foi atribuída a uma extensão do conectivo (Chaudry e Vijayaraghavan 1992; Luckow e Grimes 1997), informação esta documentada apenas com um esquema das etapas da ontogenia da glândula na antera em *Acacia catechu* (= *Senegalia catechu*) (Rao 1954), e poucas imagens da glândula em desenvolvimento de *Prosopis juliflora* (Chaudhry e Vijayaraghavan 1992) na literatura, o que é insuficiente

para explicar a diversidade morfológica exibida pelas glândulas em anteras que ocorrem em Mimosoideae.

Assim, o objetivo deste estudo foi elucidar a origem e as principais etapas do desenvolvimento de quatro dos seis tipos de glândula descritos previamente em Mimosoideae a fim de entender se a diversidade morfológica das glândulas resulta de processos ontogênicos distintos. As seguintes espécies, considerando seus tipos de glândulas, foram escolhidas como modelos: *Styphnodendron adstringens* (Mart.) Coville (Piptadenia subtipo Piptadenia), *Tetrapleura tetraptera* (Schumach. & Thonn.) Taub. (Piptadenia subtipo Adenantha), *Adenantha pavonina* L. (Piptadenia subtipo Entada) e *Pentaclethra maculosa* (Willd.) Kuntze (tipo Pentaclethra).

Materiais e métodos

Botões de vários tamanhos e flores de *Styphnodendron adstringens* (Piptadenia subtipo Piptadenia), *Tetrapleura tetraptera* (Piptadenia subtipo Adenantha), *Adenantha pavonina* (Piptadenia subtipo Entada) e *Pentaclethra maculosa* (tipo Pentaclethra) foram coletados e imediatamente submetidos à fixação em formalina neutra tamponada (FNT) por 48 h (Lillie 1954). As amostras foram dissecadas sob um estereomicroscópio e as anteras foram processadas para análises de superfície (microscopia eletrônica de varredura – MEV) e anatômicas (microscopia de luz – ML) da glândula em desenvolvimento.

O material testemunha foi depositado no Herbário SPFR (FFCLRP-USP, Ribeirão Preto, USP) sob os números de acesso: SP Teixeira 73 & TC Barros para *Adenantha pavonina* (fig. 1A), SP Teixeira 72 & TC Barros para *Pentaclethra maculosa* (fig. 1B), SP Teixeira 68 & TC Barros para *Styphnodendron adstringens* (fig. 1C) e TC Barros 05 para *Tetrapleura tetraptera* (fig. 1D). As amostras para MEV e

seções anatômicas estão armazenadas no Laboratório de Botânica, Faculdade de Ciências Farmacêuticas de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo.

Para a análise de superfície (MEV) as amostras previamente fixadas foram desidratadas em série etanólica (Tucker 1993), submetidas ao ponto crítico em um aparelho Bal Tec CPD 030, montadas em suporte metálico sobre fita adesiva de Carbono e cobertas com ouro em um metalizador Baltec SCD 050 sputter por 360 segundos. As observações e imagens foram feitas em um microscópio eletrônico de varredura Zeiss IVO-50 em 15 kv.

Para o estudo anatômico, as amostras foram submetidas à desidratação em série etanólica, incluídas em resina histológica (Gerrits 1991) e seccionadas longitudinalmente (2 a 3 μ m de espessura) em um micrótomo rotativo Leica RM2245. As seções seriadas foram coradas com Azul de Toluidina 0.05% em Tampão Fosfato (pH = 5.8) (O'Brien et al. 1964), montadas em água, observadas e registradas em um microscópio de luz Leica DM 4500 B acoplado a uma câmera digital Leica DFC 320.

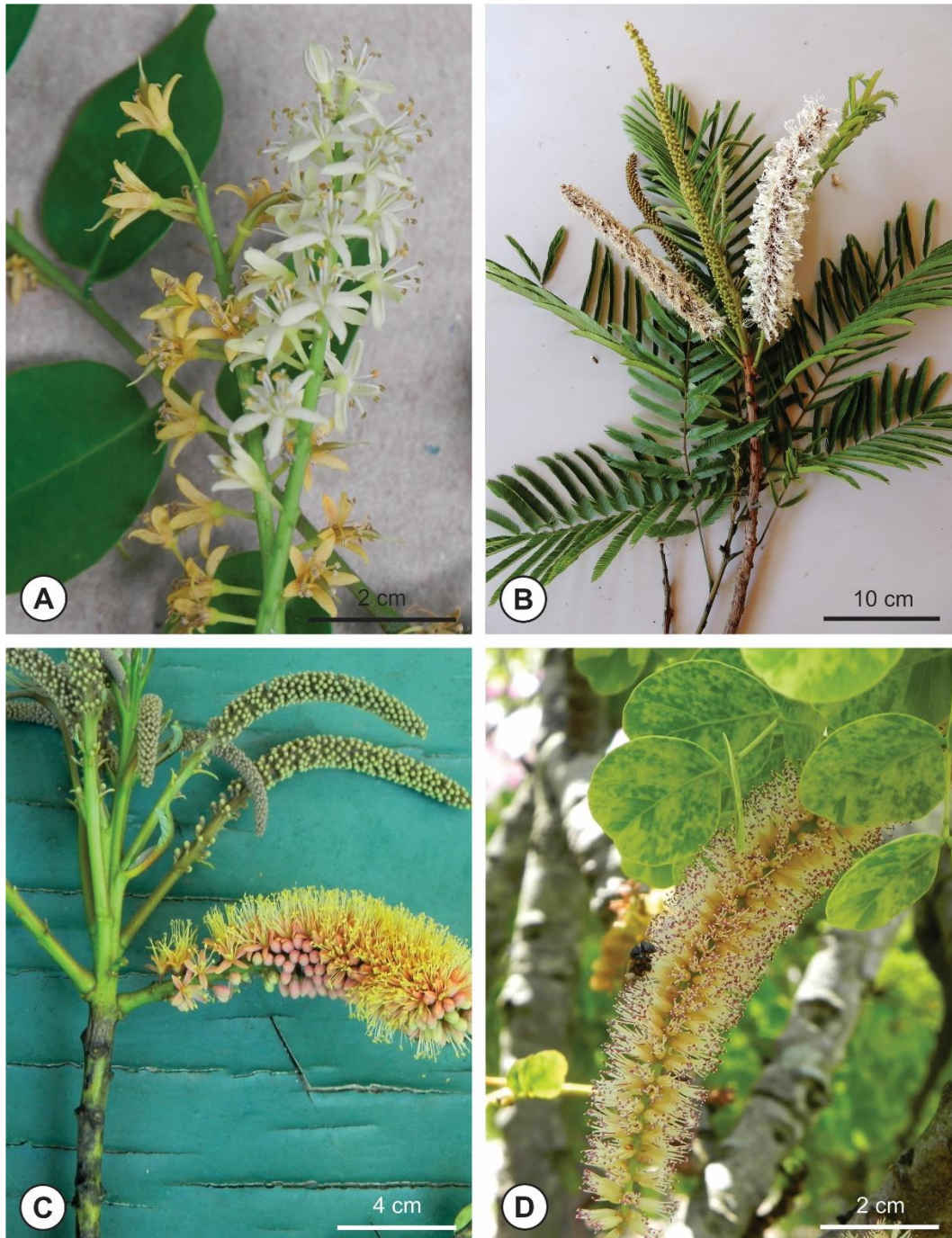


Figura 1 Ramos floridos de espécies de Mimosoideae selecionadas neste estudo. A. *Adenanthera pavonina*. B. *Pentaclethra macroloba*. C. *Tetrapleura tetraptera*. D. *Stryphnodendron adstringens*.

Resultados

Origem meristemática das glândulas em anteras

As glândulas surgem nos estádios intermediários do desenvolvimento dos estames e seu desenvolvimento completo é concomitante ao desenvolvimento dos estames (figs. 2A–2F).

Originam-se a partir de divisões simultâneas nas três primeiras camadas de células (L1, L2 e L3 - ver figs. 3A-C) que cobrem a porção apical da antera jovem (figs. 3B, 3Ca, 3Cb), antes da diferenciação das células mãe de micrósporo (pré-meiose) no gametângio.

As células que compõem a L1 passam apenas por divisões mitóticas anticlinais (fig. 3Cc). As células que compõem a L2 passam por divisões mitóticas anticlinais e periclinais, sendo que as divisões periclinais ocorrem frequentemente na região mais apical da antera jovem (fig. 3Cd). As células da L3 passam por divisões mitóticas em todos os planos (fig. 3Ce). A glândula jovem é caracterizada como uma pequena protuberância na região apical da antera em desenvolvimento.

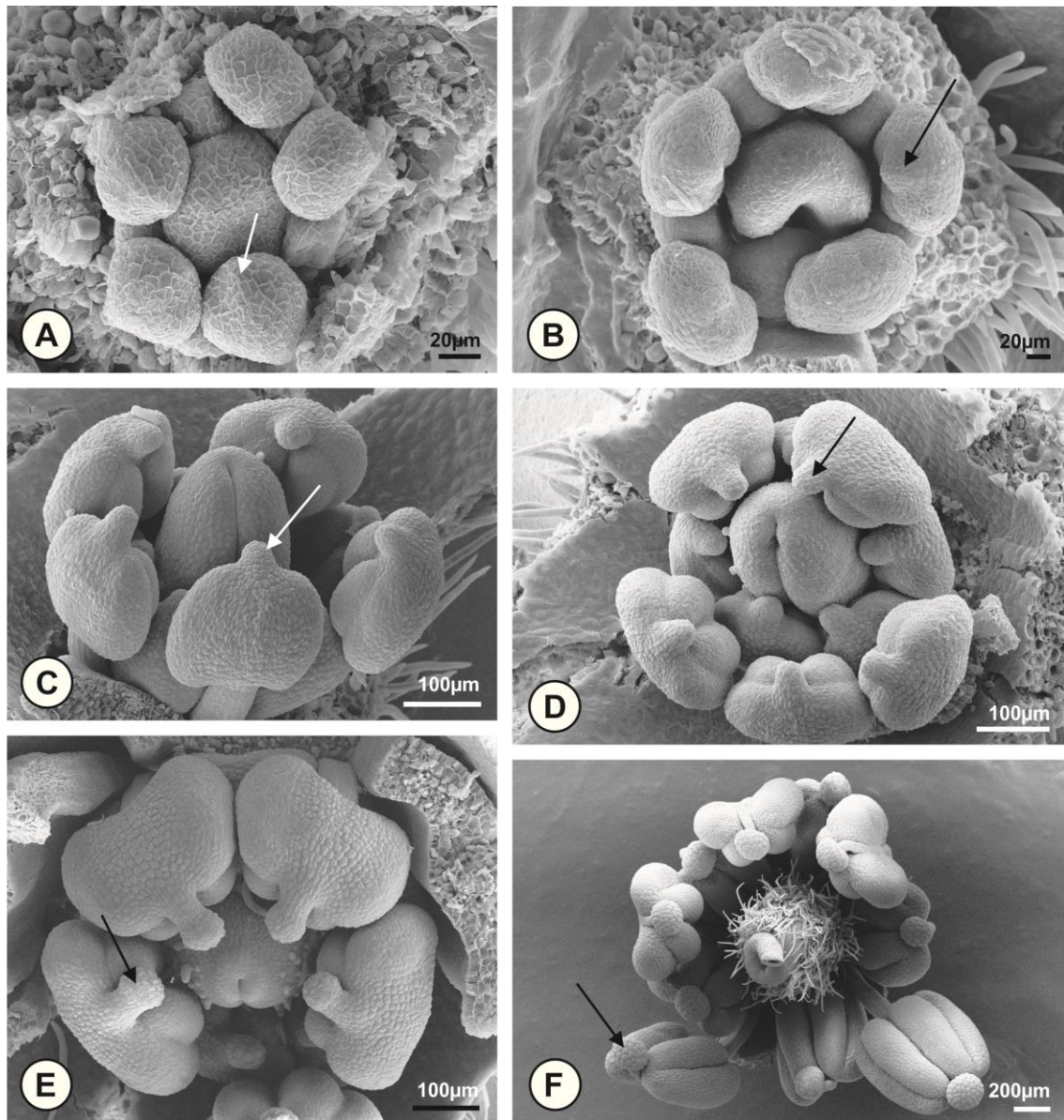


Figura 2 Estádios de desenvolvimento das glândulas nas anteras de *Adenantha pavonina* (MEV). A. Estádios intermediários de desenvolvimento do estame mostrando a região onde a glândula irá surgir (seta). B. Surgimento de uma protuberância glandular no ápice das anteras jovens (seta). C. A protuberância assume um formato arredondado (seta). D. Surgimento do pedúnculo (seta). E. Aumento de volume do ápice da antera. Note que as células epidérmicas tornam-se papilosas (seta). F. Estádios finais do desenvolvimento da glândula (seta), concomitante aos estádios finais do desenvolvimento da antera.

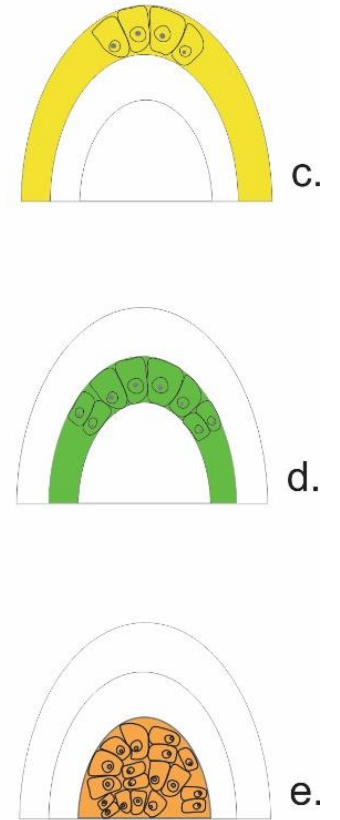
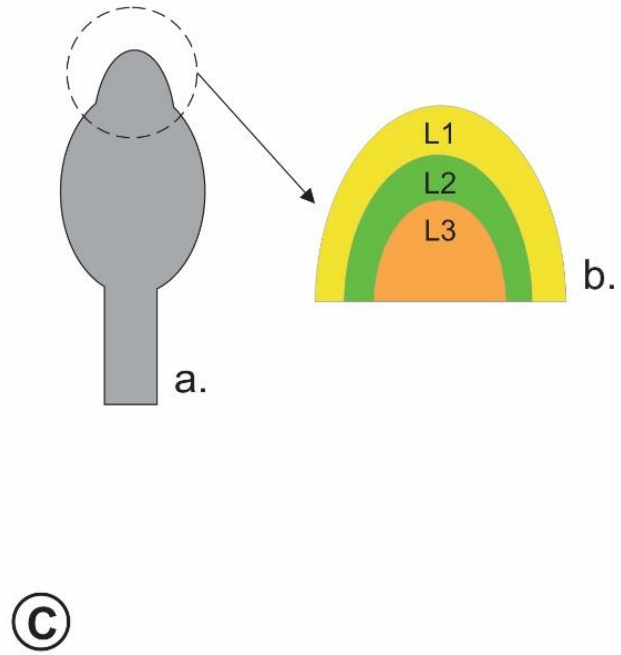
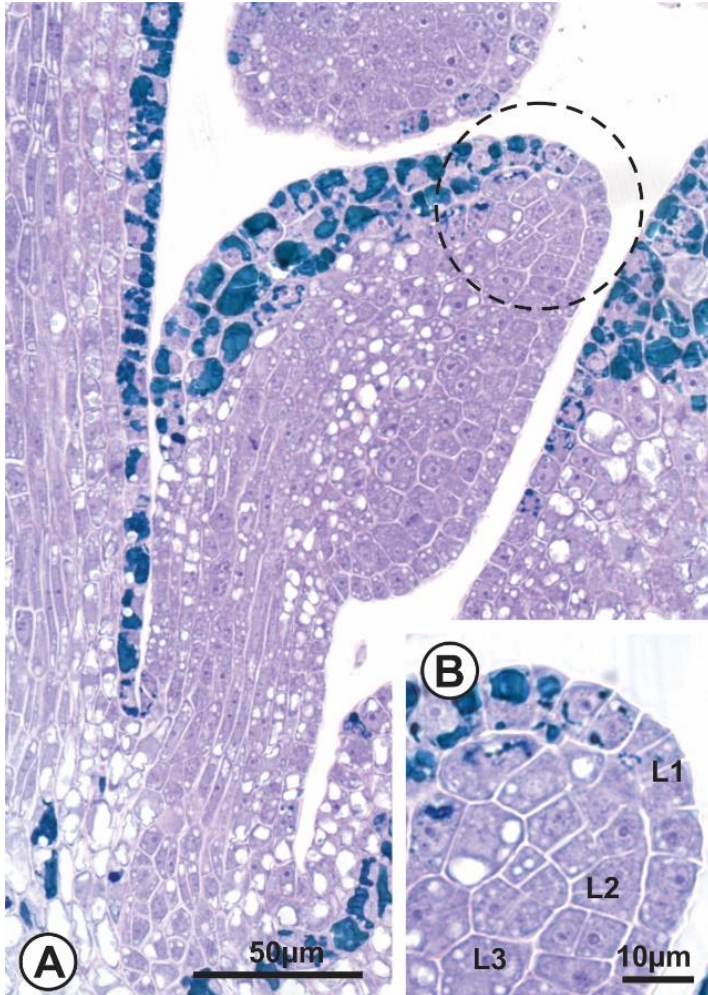


Figura 3 Origem meristemática das glândulas em anteras de Mimosoideae. A. Estame jovem de *Adenantha pavonina* mostrando a região apical (círculo pontilhado) onde ocorrem as primeiras divisões mitóticas celulares que resultam na glândula (ML). B. Detalhe da região apical da antera jovem mostrando as três camadas de células L1, L2 and L3 responsáveis pela formação da glândula (ML). C. Esquemas mostrando as três camadas celulares L1, L2 e L3 e seus planos de divisões mitóticas que originam a glândula. a. Estame jovem mostrando a região apical onde a glândula surge. b. Detalhe das três camadas de células da região apical da antera. c. Detalhe da L1 mostrando as divisões anticlinais. d. Detalhe da L2 mostrando as divisões anticlinais e periclinais. e. Detalhe da L3 mostrando que as células sofrem divisões em muitos planos.

Estádios intermediários e finais do desenvolvimento das glândulas

Após o surgimento da protuberância na antera jovem, as células apicais permanecem com alta atividade mitótica e a protuberância iniciada previamente assume um formato levemente acuminado e, depois, um formato arredondado.

Glândulas do tipo Piptadenia

subtipo Piptadenia: Após a formação da protuberância arredondada (figs. 4A, B) o pedúnculo inicia a sua diferenciação (fig. 4C). Concomitantemente, o ápice da glândula se torna cada vez mais arredondado. A glândula continua seu desenvolvimento por meio de divisões mitóticas sem alterar o formato assumido anteriormente ou passar por nenhum outro processo de especialização celular, o que resulta em uma glândula pedunculada com ápice esférico, composta de células isodiamétricas (fig. 4D).

subtipo Adenantha: Após a formação da protuberância inicial (fig. 4E), o pedúnculo inicia o seu alongamento concomitantemente ao aumento do volume e alongamento radial das células epidérmicas (fig. 4F). As células epidérmicas se tornam mais volumosas e mais distintas das células centrais da glândula, que permanecem isodiamétricas (figs. 4G, H). Esse processo resulta em uma glândula pedunculada com ápice esférico, composta de uma camada de células epidérmicas alongadas radialmente delimitando as células centrais isodiamétricas.

subtipo Entada: Este tipo de glândula segue o mesmo desenvolvimento da glândula do tipo Piptadenia subtipo Adenantha. Porém, após o aumento de volume e alongamento radial das células epidérmicas (fig. 4I), inicia-se a degradação das células centrais do ápice da glândula (fig. 4J), que culmina na formação do lúmen observado na glândula madura (fig. 4K). Esses processos resultam em uma glândula pedunculada com ápice esférico, composta de uma única camada de células epidérmicas alongadas radialmente que delimitam um lúmen.

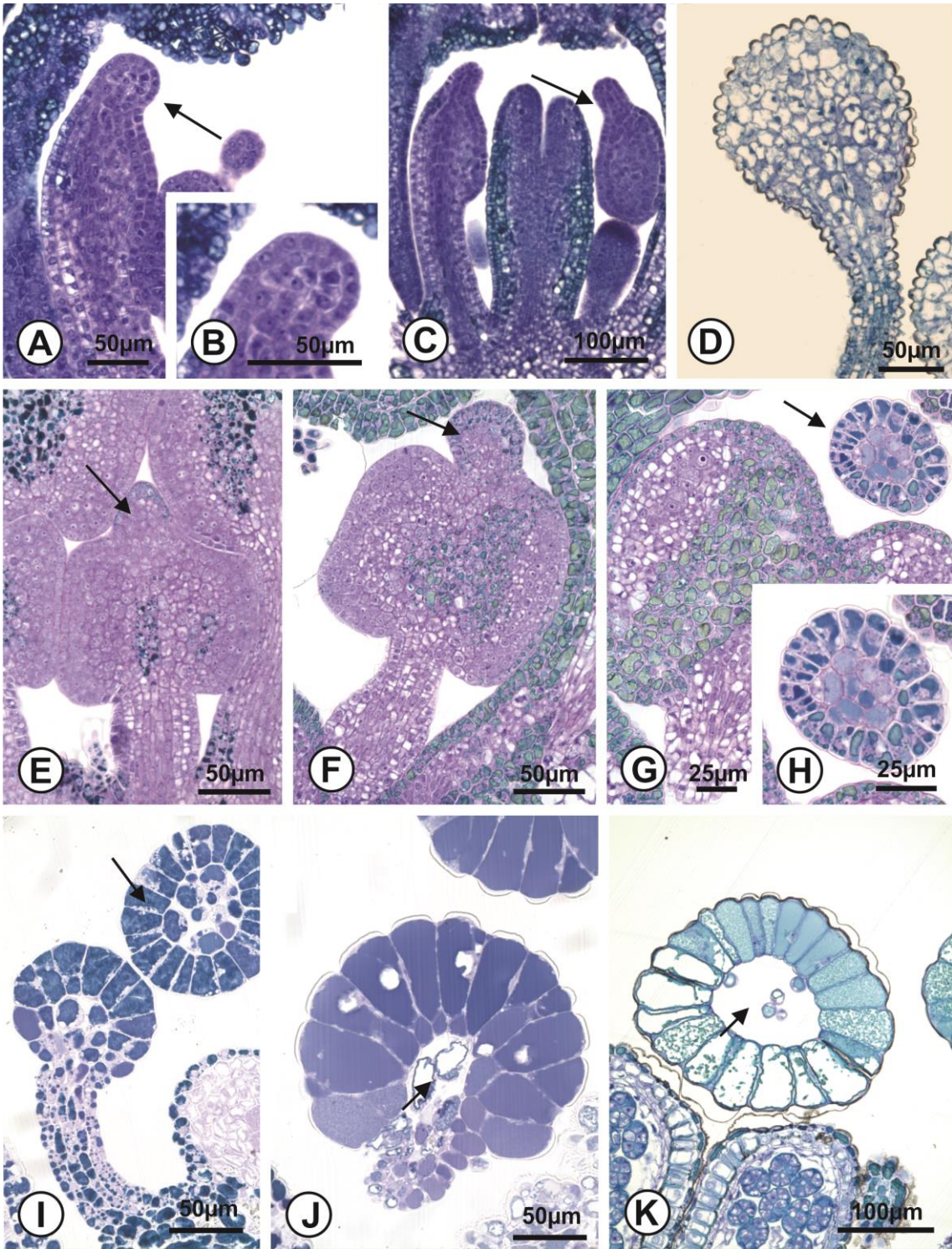


Figura 4 Estádios de desenvolvimento da glândula do tipo Piptadenia (subtipos Piptadenia, Adenantha e Entada) em anteras de Mimosoideae (ML). A-D. Glândula do tipo Piptadenia subtipo Piptadenia em *Stryphnodendron adstringens*. A. Glândula em formação mostrando a protuberância com formato arredondado. B. Detalhe da protuberância arredondada. C. Surgimento do pedúnculo. D. Glândula madura mostrando o aspecto isodiamétrico das células que a compõem. E-H. Glândula do tipo Piptadenia subtipo Adenantha em *Tetrapleura tetraptera*. E. Glândula em formação mostrando a protuberância inicial. F. A protuberância se torna mais arredondada e as células epidérmicas iniciam seu alongamento. G. Aspecto da glândula madura. H. Detalhe da glândula mostrando a distinção entre as células epidérmicas (radialmente alongadas) e as células centrais. I-K: glândula do tipo Piptadenia subtipo Entada em *Adenantha pavonina*. I. Glândula com as células epidérmicas radialmente alongadas e as células centrais. J. Degradação das células centrais da glândula. K. Aspecto da glândula madura mostrando as células epidérmicas volumosas e alongadas delimitando o lúmen.

Glândula do tipo Pentaclethra

A protuberância arredondada no ápice da antera (fig. 5A) assume um formato triangular (fig. 5B). Neste momento também se inicia a diferenciação de um cordão procambial no centro do pedúnculo. Posteriormente, as células epidérmicas tornam-se mais alongadas e justapostas (figs. 5C, D) enquanto as células centrais permanecem isodiamétricas. Nos últimos estádios de desenvolvimento ocorre a diferenciação das células do cordão procambial em elementos xilemáticos (figs. 5E, F). Esses processos resultam em uma glândula pedunculada e vascularizada, de formato triangular, composta de uma única camada de epiderme em paliçada delimitando um interior constituído de células isodiamétricas (fig. 5G).

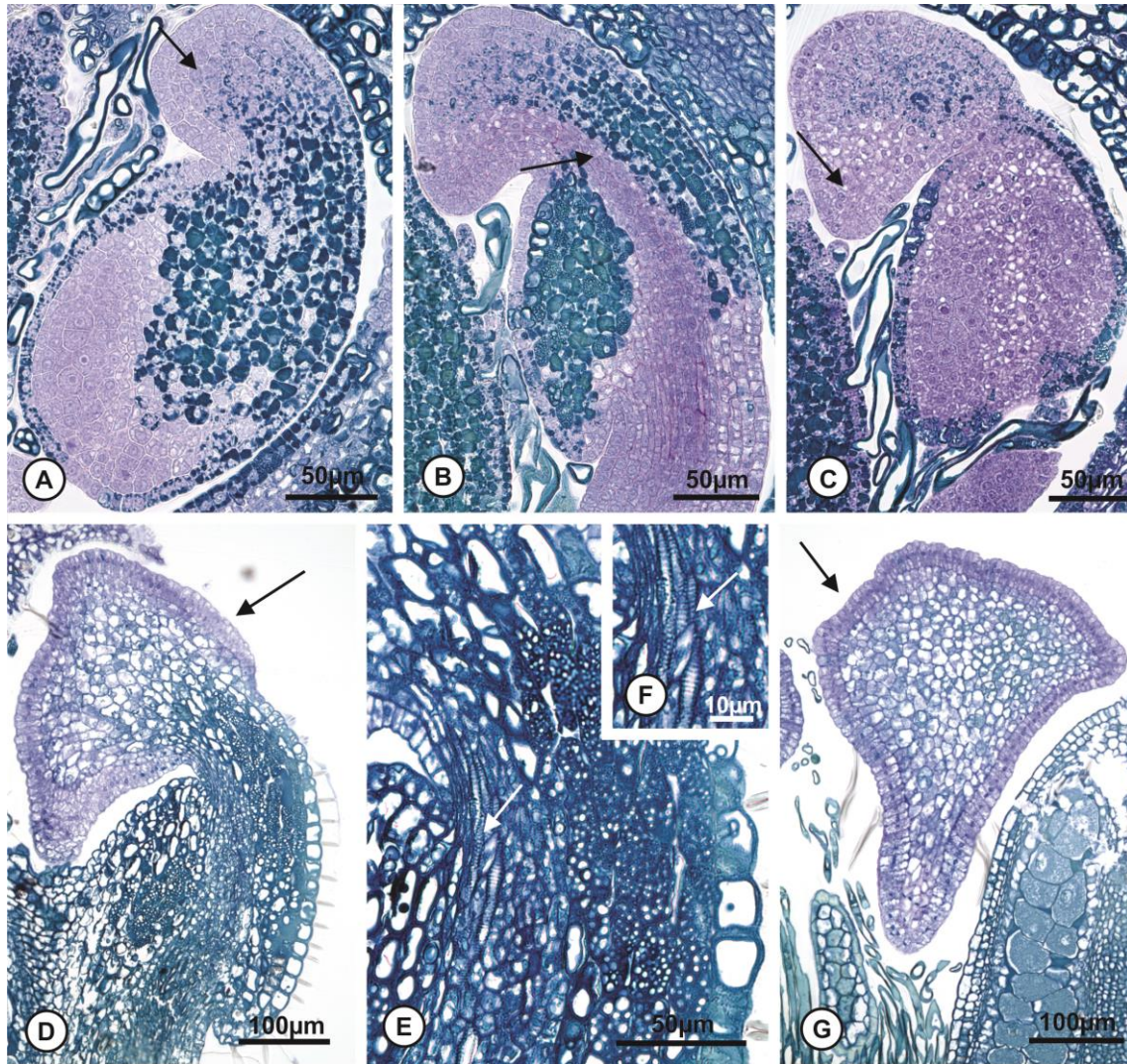


Figura 5 Desenvolvimento da glândula do tipo Pentaclethra em *Pentaclethra macroloba* (ML). A. Protuberância glandular inicial com formato arredondado (seta). B. A glândula começa a assumir um formato triangular. Note a diferenciação de um cordão procambial na região central do pedúnculo (seta). C. A região apical da glândula se torna mais conspícua (seta) e a epiderme inicia a sua especialização. D. A glândula assume um formato triangular com distinção entre as células epidérmicas (seta) e as células centrais. Note a formação do pedúnculo robusto. E. Detalhe do pedúnculo robusto e vascularizado (seta) da glândula do tipo Pentaclethra. F. Detalhe do tecido vascular do pedúnculo formado por elementos xilemáticos (seta). G. Aspecto da glândula madura (seta) mostrando a distinção entre a epiderme em paliçada e as células centrais isodiamétricas.

Resumindo, a partir da formação da protuberância glandular inicial em anteras (fig. 6 I – III) dois podem ocorrer: (1) a diferenciação e o alongamento do pedúnculo concomitante com a diferenciação do ápice esférico, que resulta nos tipos Piptadenia – subtipos Piptadenia, Adenantha e Entada (fig. 6 IV- IX); e (2) alteração do formato da protuberância de arredondada para triangular, seguido de diferenciação do pedúnculo e especialização dos tecidos da glândula, que resulta na glândula do tipo Pentaclethra (fig. 6 IV'- VI').

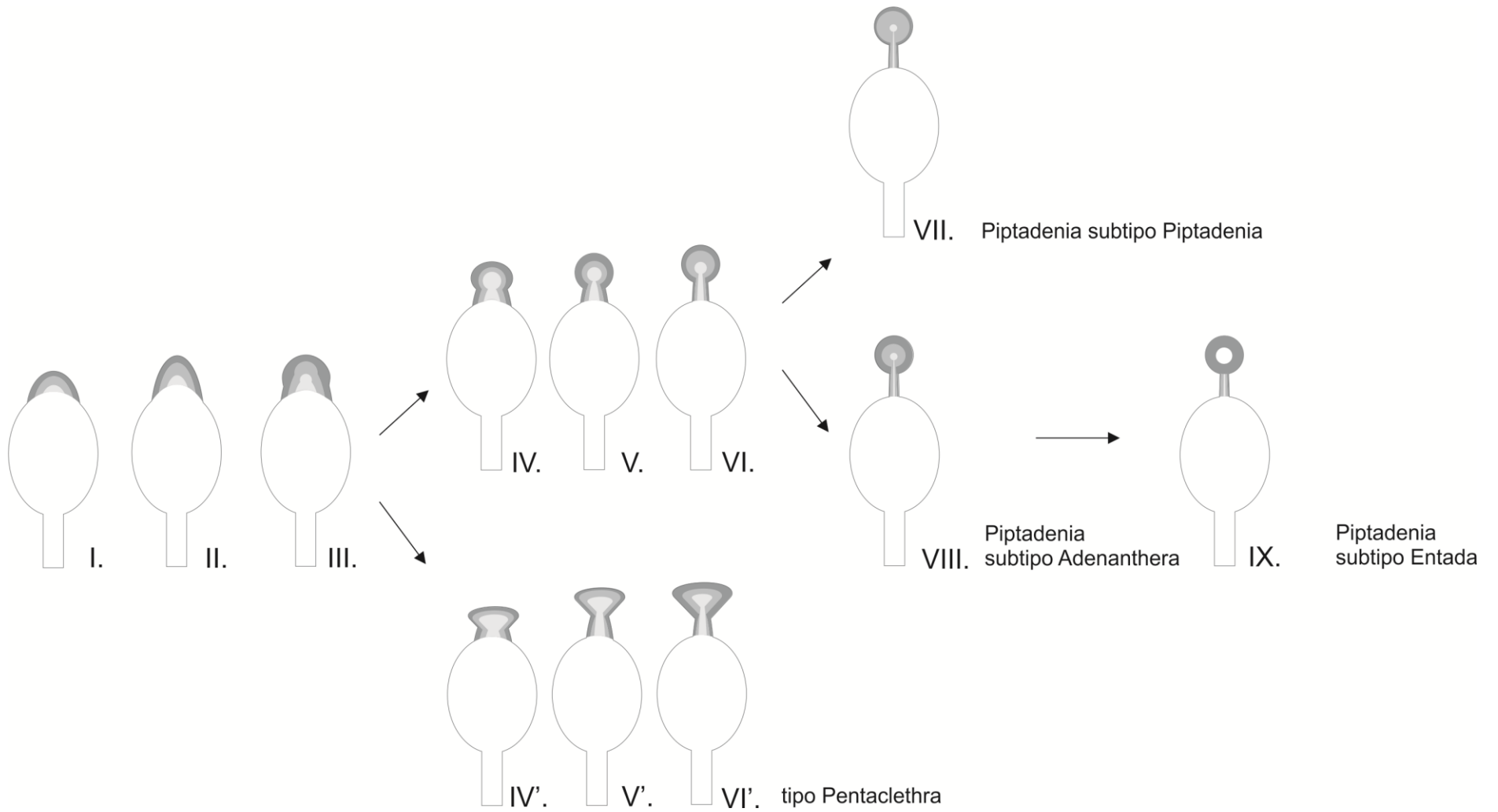


Figura 6 Síntese dos estádios de desenvolvimento das glândulas em anteras de Mimosoideae. I - III. Estádios de desenvolvimento compartilhados pelas glândulas das espécies estudadas – a protuberância inicial se torna gradualmente maior e arredondada. IV – VI. Diferenciação e alongamento do pedúnculo concomitante com a diferenciação do ápice esférico nos tipos Piptadenia (subtipos Piptadenia, Adenantha e Entada). IV' – VI'. Estádios do desenvolvimento exclusivos do tipo Pentaclethra – formato inicial triangular da protuberância, seguido pela diferenciação do pedúnculo e finalmente, a especialização dos tecidos da glândula. VII. Estádio final do desenvolvimento da glândula do tipo Piptadenia subtipo Piptadenia. VIII. Alongamento radial das células epidérmicas no tipo Piptadenia subtipo Adenantha e Piptadenia subtipo Entada. VII. Estádio do desenvolvimento exclusivo do tipo Piptadenia subtipo Entada, no qual as células centrais da glândula são degradadas. Os três tons diferentes de cinza representam as três camadas de células (L1, L2, L3) que participam da formação das glândulas.

Discussão

Apesar da diversidade morfológica (Luckow e Grimes 1997, De Barros e Teixeira 2016), as glândulas em anteras de Mimosoideae exibem similaridades quanto a sua origem meristemática e podem, portanto, serem consideradas estruturas homólogas, de acordo com a origem, em pelo menos quatro dos seis tipos de glândulas descritas.

As glândulas em anteras de Mimosoideae são consideradas emergências secretoras porque elas são formadas a partir de divisões simultâneas que ocorrem na protoderme (L1) e camadas subjacentes (L2 e L3), segundo o conceito de Ramayya (1964) e Fahn (1990). A glândula que ocorre em *Pentaclethra macroloba* (tipo *Pentaclethra*) ainda pode ser caracterizada como emergência vascularizada, devido à participação das células do procâmbio na sua formação. Já as que ocorrem em *Stryphnodendron adstringens* (Piptadenia subtipo *Piptadenia*), *Tetrapleura tetraptera* (Piptadenia subtipo *Adenantha*) e *Adenantha pavonina* (Piptadenia subtipo *Entada*) são caracterizadas como emergências não vascularizadas, visto que o procâmbio não participa da formação da glândula nessas espécies.

A origem das glândulas a partir de divisões simultâneas na protoderme e tecidos subjacentes no estame jovem não apoia a hipótese de que nas espécies estudadas de Mimosoideae as glândulas sejam originadas do conectivo (Chaudry e Vijayaraghavan 1992; Luckow e Grimes 1997). Isto porque o surgimento das glândulas ocorre antes da completa diferenciação das células meristemáticas do estame jovem em tecidos maduros da antera. Além disso, a localização das células que irão compor as glândulas é restrita ao ápice da antera jovem e não corresponde à localização do conectivo, posicionado entre as tecas da antera.

A caracterização das glândulas em emergências também é interessante ao considerarmos que o único registro de origem e desenvolvimento das glândulas, em *Acacia catechu* (= *Senegalia catechu*), sugere que tais glândulas seriam tricomas (ver

Rao 1954). No entanto, existe uma possibilidade dos nossos dados e os de Rao (1954) não serem conflitantes, porque espécies de *Senegalia* (syn.: *Acacia* subgenus *Aculeiferum* s. str.) e *Vachellia* (syn.: *Acacia* s. str.) têm flores com numerosos estames, e quando exibem glândulas, elas são geralmente diminutas (observação pessoal da autora; Dilcher et al. 1992). As glândulas encontradas em *Acacia eocaribbeanensis* (fóssil de *Acacia*; Dilcher et al. 1992), por exemplo, têm cerca de 30 µm de comprimento e são menores quando comparadas às glândulas de *Pentaclethra macroloba* (550 µm) ou das outras espécies estudadas de Mimosoideae (cerca de 150µm) (Luckow e Grimes 1997). Se a restrição espacial é um fator limitante ao desenvolvimento da glândula, é possível que nas espécies de *Acacia* s. l., contendo numerosos estames, as glândulas sejam de fato originadas apenas de células da protoderme, resultando em estruturas menos robustas, como a maioria dos tricomas.

Emergências não são comumente descritas para Mimosoideae. Existe um único estudo sobre a ontogenia de ‘Beltian bodies’ que mostra sua origem a partir da epiderme e células subepidérmicas (Rickson 1969), o que caracteriza os ‘Beltian bodies’ como emergências. Nectários extraflorais (NEFs), amplamente distribuídos entre as espécies de Mimosoideae, também poderiam ser citados como exemplos de emergências em potencial. NEFs são estruturas altamente diversas, e podem ser constituídos de diferentes tecidos como epiderme, parênquima e tecido vascular (Elias 1972; Pascal et al. 2000), o que indica sua origem a partir de diferentes meristemas.

Considerando que o tipo Piptadenia subtipo Piptadenia é o mais comum em Mimosoideae, ocorrendo em pelo menos 23 espécies de 11 gêneros (*Anadenanthera*, *Cylicodiscus*, *Dichrostachys*, *Elephantorrhiza*, *Newtonia*, *Parapiptadenia*, *Parkia*, *Piptadenia*, *Plathymenia*, *Prosopis*, *Schleitzia*, *Stryphnodendron* e *Vachellia*) (De Barros e Teixeira 2016) e os estádios de desenvolvimento compartilhados pelos

diferentes tipos de glândulas, uma hipótese em relação à evolução das glândulas em Mimosoideae foi elaborada (ver fig. 7).

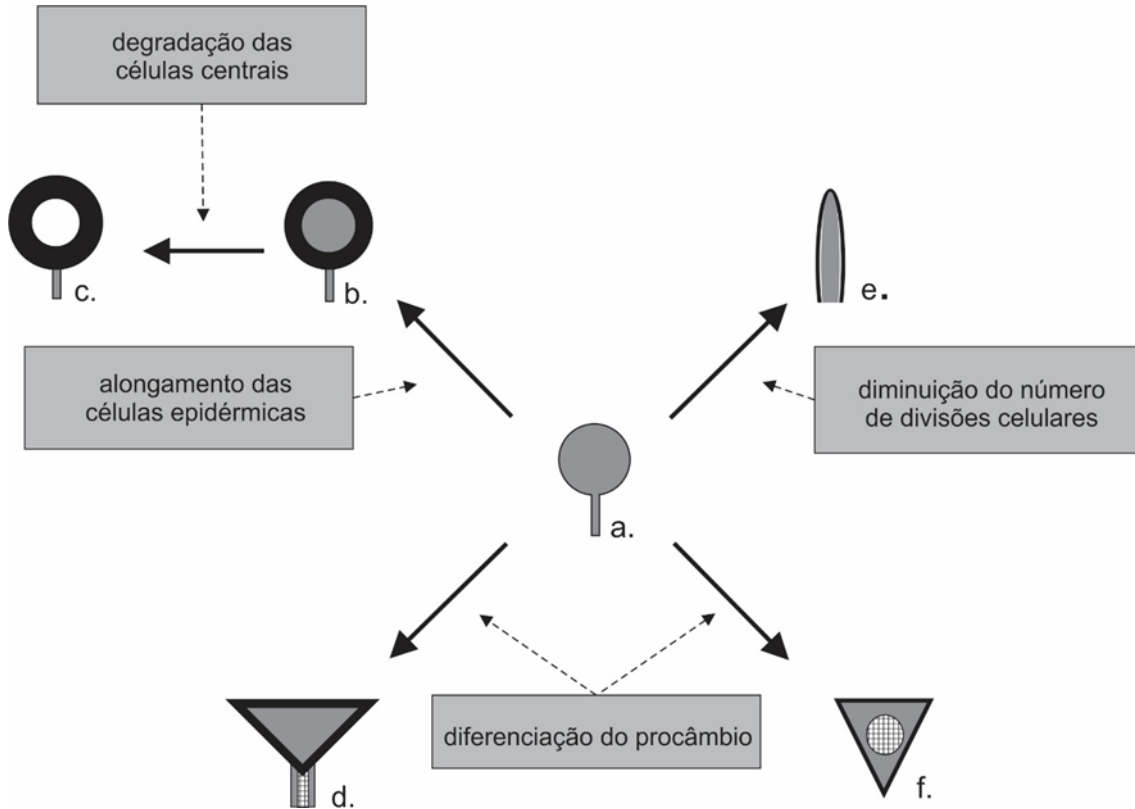


Figura 7 Hipótese evolutiva sobre as glândulas em anteras de Mimosoideae a partir do estudo ontogenético. Os diagramas são baseados no estudo de Barros e Teixeira (2016). O tipo Piptadenia subtipo Piptadenia (a) representaria o estado de caráter ancestral, a partir do qual surgiria a glândula do tipo Piptadenia subtipo Adenantha (b) por meio da especialização da epiderme e o tipo Gagnebina (e) pela diminuição do número de divisões celulares. A glândula do tipo Piptadenia subtipo Entada (c) seria originada do tipo Piptadenia subtipo Adenantha (b) por meio da degradação das células centrais da glândula. O tipo Piptadenia subtipo Piptadenia (a) também poderia originar os tipos Pentaclethra (d) Prosopis africana (f) por meio da aquisição de tecido vascular.

A maioria das espécies de Mimosoideae com glândulas em anteras exibiria o tipo Piptadenia subtipo Piptadenia (Luckow e Grimes 1997; De Barros e Teixeira 2016), que corresponde a glândulas que não passam por muitas especializações celulares durante o desenvolvimento, o que seria a condição ancestral para o grupo. Todos os tipos de glândulas seriam similares, com pedúnculo e ápice esférico, com mudanças a partir do tipo Piptadenia subtipo Piptadenia. A partir dessa primeira estrutura, por meio da diferenciação das células epidérmicas, surgiria uma estrutura similar ao tipo Piptadenia subtipo Adenantha, o qual por sua vez, por meio da degradação das células centrais originaria o tipo Piptadenia subtipo Entada. Estruturas similares ao tipo Piptadenia subtipo Piptadenia originariam os tipos Pentaclethra e Prosopis africana pela diferenciação das células procambiais e, subsequentemente, especialização da epiderme (no tipo Pentaclethra). O tipo Gagnebina seria originado do tipo Piptadenia subtipo Piptadenia pela diminuição no número de divisões celulares na região apical da glândula, o que resultaria em uma glândula de aspecto acuminado.

Estudos sobre a ontogenia de glândulas permitem ampliar a discussão sobre terminologia botânica (ver Souza et al. 2013), diagnose de táxons e homologias. Apesar da diversidade morfológica, nossos dados apontam que a origem meristemática das glândulas em anteras de Mimosoideae é um caráter conservado no grupo, o que favorece a hipótese de homologia das glândulas, e apoia a monofilia do clado Mimosoideae (LPWG 2013).

Referências

- Beardsell, D. V.; Williams, E. G.; Knox, R. B. 1989. The structure and histochemistry of the nectary and anther secretory tissue of the flowers of *Tryptomene calycina* (Lindl.) Stapf (Myrtaceae). Australian Journal of Botany, 37 (1): 65-80.
- Chaudhry, B.; Vijayaraghavan, M. R. 1992. Structure and function of the anther gland in *Prosopis juliflora* (Leguminosae, Mimosoideae): a histochemical analysis. Phyton Annales Rei Botanicae, 32 (1): 1-7.
- Ciccarelli, D.; Garbari, F.; Pagni, A. M. 2008. The flower of *Myrtus communis* (Myrtaceae): secretory structures, unicellular papillae, and their ecological role. Flora, 203 (1): 85-93.
- De Barros, T. C.; Teixeira, S. P. 2016. Revisited anatomy of anther glands in mimosoids (Leguminosae). International Journal of Plant Sciences, 177 (1): 18-33.
- Dunthorn, M. 2004. Cryptic dioecy in *Mammea* (Clusiaceae). Plant Systematics and Evolution, 249 (3): 191–196.
- Elias, T. S. 1972. Morphology and anatomy of foliar nectaries of *Pithecellobium macradenium* (Leguminosae). Botanical Gazette, 133 (1): 38-42.
- Fahn A. 1979. Secretory Tissues in Plants. Academic Press, New York.
- Fahn, A. 1990. Plant Anatomy. Pergamon Press, Oxford.
- Fahn, A. 2002. Functions and locations of secretory tissues in plants and their possible evolutionary trends. Israel Journal of Plant Sciences, 50: S59-S64.
- Gerrits, P. O. 1991. The application of glycol methacrylate in histotechnology; some fundamental principles. Department of Anatomy and Embryology, State University Groningen, Netherlands
- Ladd, P. G.; Parnell, J. A. N.; Thomson, G. 1999. Anther diversity and function in *Verticordia* DC. (Myrtaceae). Plant Systematics and Evolution, 219 (1): 79-97.

- Leite, V. G.; Mansano, V. F.; Teixeira, S. P. 2014. Floral ontogeny in *Dipterygeae* (Fabaceae) reveals new insights into one of the earliest branching tribes in papilionoid legumes. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 174 (4): 529-550.
- Lillie, R.D. 1954. *Histopathologic technic and practical histochemistry*. The Blakiston Division, McGraw-Hill Company, New York.
- Luckow, M.; Grimes, J. 1997. A survey of anther glands in the mimosoid legume tribes Parkieae and Mimoseae. *American Journal of Botany*, 84 (3): 285-297.
- Lüttge, U. 1971. Structure and function of plant glands. *Annual Review of Plant Physiology*, 22: 23-44.
- O'Brien, T. P.; Feder, N.; McCully, M. E. 1964. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. *Protoplasma*, 59 (2): 368-373.
- Pascal, L. M.; Motte-Florac, E. F.; Mckey, D. B. Secretory structures on the leaf rachis of Caesalpinieae and Mimosoideae (Leguminosae): implications for the evolution of nectary glands. *American Journal of Botany*, 87 (3): 327-338.
- Ramayya, N. 1964. Morphology of the emergences. *Current Biology*, 33 (19): 577-580.
- Rao, H. S. 1954. Pollination mechanism in *Acacia catechu*. *Journal of the Indian Botanical Society*, 33: 93-97.
- Rickson, F. R. 1969. Developmental aspects of the shoot apex, leaf, and Beltian bodies of *Acacia cornigera*. *American Journal of Botany*, 56 (2): 195-200.
- Souza, C. D.; Marinho, C. R.; Teixeira, S. P. 2013. Ontogeny resolves gland classification in two caesalpinoid legumes. *Trees*, 27 (3): 801-813.
- Tucker, S. C. 1993. Floral ontogeny in *Sophoreae* (Leguminosae, Papilionoideae). I *Myroxylon* (Myroxylon group) and *Castanospermum* (Angylocalyx group). *American Journal of Botany*, 80 (1): 65-75.

Werker, 2000. Trichome diversity and development. D. L. Hallahan, J. C. Gray, eds.

Plant trichomes. *Advances in Botanical Research*, 31: 1-35. Academic Press, San Diego, CA.

Zobayed, S.M.; Afreen, F.; Goto, E.; Kozai, T. 2006. Plant-environment interactions: accumulation of hypericin in dark glands of *Hypericum perforatum*. *Annals of Botany*, 98 (4): 793-804.

Parte 3: Funcionamento e função das glândulas em anteras de Mimosoideae

Resumo

Existem várias inferências sobre o papel desempenhado pelas glândulas nas anteras de espécies de Mimosoideae (Leguminosae). A maioria delas está associada à polinização, seja atraindo visitantes florais ou evitando a visita indesejada de herbívoros e formigas durante a floração. Apesar disto, pouco se conhece sobre a forma de liberação e a caracterização do exsudato das glândulas, o que auxiliaria a discussão sobre suas funções ecológicas. Assim, este estudo teve por objetivo revelar detalhes sobre o processo de secreção de glândulas em anteras de seis espécies de Mimosoideae (*Anadenanthera colubrina*, *Adenanthera pavovina*, *Entada polystachya*, *Pentaclethra macroloba* e *Tetrapleura tetraptera*) representando quatro (Piptadenia subtipo Piptadenia, Piptadenia subtipo Adenanthera, Piptadenia subtipo Entada e Pentaclethra) dos seis tipos de glândulas que ocorrem no grupo para, juntamente com observações de campo, entender o seu funcionamento e indicar funções às glândulas. Para isso, amostras de anteras foram processadas para análises de estrutura (microscopia de luz), superfície (microscopia eletrônica de varredura) e ultraestrutura (microscopia eletrônica de transmissão). Observações de campo foram realizadas para contribuir com o entendimento sobre o papel ecológico das glândulas. Os tipos de glândulas apresentam diferenças quanto a: (1) estrutura na pré-antese e antese; (2) longevidade; (3) aspecto e composição química do exsudato e (4) forma de liberação do exsudato. A diversidade morfológica das glândulas parece refletir as diferenças que ocorrem em seu funcionamento e na composição do exsudato. No entanto, glândulas com morfologias distintas podem eventualmente apresentar similaridades quanto ao funcionamento. Nossos dados apontam para duas funções principais: (1) a produção de substâncias que atuam na adesão do pólen ao corpo do polinizador ou à antera e (2) a produção de

fragrância floral atuando como osmóforos. Nosso estudo aponta que a combinação de dados de observação de campo com outros de microscopia avançada pode ser um instrumento valioso na elucidação de funções para estruturas secretoras.

Abstract

There are several inferences about the role played by the anther glands in Mimosoideae species (Leguminosae). Many of them is associated to the pollination, attracting flower visitors or avoiding unwanted visit like herbivores and ants during flowering. Despite this, little is known about the characterization and release of the exudate produced by anther glands, which would help the discussion about their ecological functions. Therefore, tis study aimed to reveal details of the secretion process of anther glands of six Mimosoideae species (*Anadenanthera colubrina*, *Adenanthera pavovina*, *Entada polystachya*, *Pentaclethra maculoba* and *Tetrapleura tetraptera*) representing four (Piptadenia subtype Piptadenia, Piptadenia subtype Adenanthera, Piptadenia subtype Entada and Pentaclethra type) of the six types of glands that occur in the group, along with field observations, understand its mechanism and infer functions to the glands. For this, sampled anthers were processed for structure (light microscopy), surface (scanning electron microscopy) and ultrastructure (transmission electron microscopy) analysis. Field observations were made to contribute to the understanding of the ecological role of the glands. The types of glands differ as to: (1) structural changes in the gland between the pre-anthesis and anthesis; (2) longevity of the gland; (3) appearance and chemical composition of the exudate and (4) release form of the exudate. The morphological diversity of glands seems to reflect the differences found in its secretion process and exudate composition. However, glands with different morphologies may eventually display some similarities related to secretion. Our data point to two main functions: (1) the production of substances that act on the adherence of pollen to the pollinator body (2) the production of floral fragrance acting as osmophores. Our study shows that the combination of field observations with

advanced microscopy can be a valuable tool for elucidating functions for secretory structures.

Introdução

Estruturas secretoras, ou glândulas, são responsáveis pela produção, armazenamento e liberação de compostos especiais nas plantas (Fahn 1979), tais como os fenólicos, alcaloides e terpenos (Bourgau et al. 2001). A riqueza de metabólitos produzidos pelas estruturas secretoras confere a elas funções associadas, principalmente, à atração de polinizadores e à proteção contra herbivoria (Fahn 1979; 2002).

Em Leguminosae, o grupo Mimosoideae é conhecido pela presença de glândulas localizadas no ápice das anteras em muitos de seus representantes (Rao 1954, Chaudry e Vijayaraghavan 1992; Luckow e Grimes 1997, De Barros e Teixeira 2016). Ocorrem pelo menos seis tipos de glândulas na subfamília (De Barros e Teixeira 2016): o tipo Piptadenia subtipo Piptadenia, uma glândula pedunculada de ápice esférico composta por células isodimétricas; o tipo Piptadenia subtipo Adenantha, uma glândula pedunculada de ápice esférico composta por uma epiderme de células alongadas radialmente que delimitam células centrais isodiamétricas; o tipo Piptadenia subtipo Entada, uma glândula pedunculada de ápice esférico composta por uma epiderme de células alongadas radialmente que delimitam um lúmen; o tipo Pentaclethra, uma glândula robusta com pedúnculo vascularizado composta de uma epiderme em paliçada que delimita as células centrais isodiamétricas; o tipo Prosopis africana, uma glândula robusta, séssil e vascularizada; e finalmente o tipo Gagnebina, uma glândula com aspecto acuminado composta por células alongadas.

Apesar de morfológicamente diversas (Luckow e Grimes 1997, De Barros e Teixeira 2016), as glândulas nas anteras de Mimosoideae compartilham uma origem meristemática comum, a partir de células meristemáticas das três primeiras camadas do ápice da antera em desenvolvimento, caracterizando-as como emergências (Parte 2).

Estruturas secretoras consideradas emergências, apresentam uma grande diversidade estrutural e podem desempenhar diferentes funções para a planta. Exemplos são os coléteres descritos para algumas espécies de Aquifoliaceae (Gonzalez e Tarragó 2009), Apocynaceae (Apezzato-da-Glória e Estelita 2000; Simões et al. 2006), Caryocaraceae (Paiva e Machado 2006), Rubiaceae (Lersten 1974; Klein et al. 2004; Barreiro e Machado 2007; Miguel et al. 2009) e Turneraceae (González 1998) que desempenham um papel de proteção de tecidos jovens; os nectários extraflorais que correm em Leguminosae (Elias 1972; Pascal et al. 2000), que produzem néctar, atraindo formigas para patrulhamento contra visitantes indesejados na planta; ou ainda os ‘Beltian bodies’, que atuam como corpos de alimentação para formigas patrulheiras (Rickson 1969). Essa diversidade indica que a origem meristemática conservada das glândulas provavelmente não é um fator determinante para a sua função ecológica.

As principais funções sugeridas para as glândulas em anteras de Mimosoideae são relacionadas à polinização (Rao 1954, Chaudry & Vijayaraghavan 1992, Luckow & Grimes 1997). Acredita-se que elas possam produzir substâncias capazes de atuar na adesão do pólen ao corpo do polinizador (Endress 1994, Luckow & Grimes 1997), fragrâncias que atuem na atração e recompensa de visitantes florais (Luckow & Grimes 1997), voláteis que possam repelir formigas patrulheiras durante a floração em espécies de *Acacia* s.l. (Willmer & Stone, 1997; Stone et al. 2003), e substâncias que atuem na proteção contra a ação de insetos durante o desenvolvimento de anteras e ovários (Luckow & Grimes 1997). A glândula inteira poderia ainda atuar como recompensa alimentar para polinizadores (*food bodies*) (Chaudhry & Vijayaraghavan 1992, Luckow & Grimes, 1997). Apesar das inúmeras funções sugeridas, existem poucas informações a respeito do processo de secreção e da caracterização do exsudato das glândulas nas anteras de Mimosoideae, o que dificulta a elaboração de hipóteses mais objetivas.

Alguns autores acreditam que a função exercida por determinada estrutura secretora está fortemente relacionada com seu exsudato (Fahn, 1979; ver estudos de caso de Melo *et al.*, 2010; Lopes *et al.*, 2002; Vogel, 1997), que no caso das glândulas em anteras, ainda carece de estudos. Consta na literatura o relato de produção de compostos de natureza proteica e polissacarídica em *Prosopis juliflora* (Chaudry & Vijayaraghavan 1992). Segundo os autores, o exsudato produzido pelas glândulas atuaria no agrupamento dos grãos de pólen, como fonte de alimento para polinizadores, além de facilitar dispersão de pólen pelo aumento da atração de visitantes florais. Em *Acacia catechu* é descrito que o exsudato amarelo brilhante e ‘pegajoso’ produzido pelas glândulas é responsável por atuar na adesão das políades à parede da antera, durante a deiscência das anteras (Rao 1954).

Dada sua diversidade estrutural em espécies de Mimosoideae (Rao 1954, Chaudry & Vijayaraghavan 1992; Luckow & Grimes 1997, Barros & Teixeira 2016) e o seu significado ecológico potencial, é surpreendente o pequeno número de trabalhos que abordem detalhes do funcionamento e da caracterização do exsudato das glândulas. Assim, o objetivo desse estudo foi investigar o processo de secreção em seis espécies de Mimosoideae (*Anadenanthera colubrina*, *Adenanthera pavonina*, *Entada polystachya*, *Parapiptadenia rigida*, *Pentaclethra macroloba* e *Tetrapleura tetraptera*) que representam quatro dos seis tipos de glândulas encontradas no grupo, para juntamente com dados de observações da flor em campo, entender o funcionamento e atribuir funções às glândulas. Espera-se que nas espécies que apresentam o mesmo tipo de glândula, a natureza do exsudato produzido e o comportamento dos polinizadores junto às glândulas sejam igualmente correspondentes resultando em funções específicas similares durante a polinização.

Materiais e métodos

Espécies estudadas

Neste estudo foram investigadas seis espécies de Mimosoideae (Tabela 1), representando quatro (tipo Piptadenia subtipo Piptadenia, tipo Piptadenia subtipo Adenanthera, tipo Piptadenia subtipo Entada e tipo Pentaclethra) dos seis tipos de glândulas encontrados no grupo.

Tabela 1 Informações sobre as espécies de Mimosoideae utilizadas no presente estudo.

Espécies estudadas	Estrutura da glândula (segundo Barros e Teixeira 2016)	Vouchers
<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan	Piptadenia subtipo Piptadenia	TC Barros 30 (SPFR)
<i>Parapiptadenia rígida</i> (Benth.) Brenan	Piptadenia subtipo Piptadenia	TC Barros 31 (SPFR)
<i>Tetrapleura tetraptera</i> (Schumach. & Thonn.) Taub.	Piptadenia subtipo Adenanthera	TC Barros 05 (SPFR)
<i>Adenanthera pavonina</i> L.	Piptadenia subtipo Entada	SP Teixeira 73 & TC Barros (SPFR)
<i>Entada polystachya</i> (L.) DC	Piptadenia subtipo Entada	SP Teixeira 71 & TC Barros (SPFR)
<i>Pentaclethra macroloba</i> (Willd.) Kuntze	Pentaclethra	SP Teixeira 72 & TC Barros (SPFR)

Coleta de material

Flores em estágio imediatamente anterior à antese e em antese foram coletadas e submetidas à fixação em solução de FNT (formalina neutra tamponada) por 48 h e em solução de Karnovsky em tampão fosfato 0,075 M (pH 7,2-7,4) por 24 h (Karnovsky 1965).

Anteras foram removidas com o auxílio de lupa estereoscópica para que as glândulas fossem examinadas quanto à superfície (microscopia eletrônica de varredura - MEV), anatomia (microscopia de luz - ML) e ultraestrutura (microscopia eletrônica de transmissão - MET).

Exame de superfície

Para o estudo da superfície das glândulas, anteras previamente fixadas em solução de FNT foram desidratadas em série etanólica (Tucker 1993), submetidas ao ponto crítico em um aparelho Bal Tec CPD 030, montadas em suportes metálicos sobre fita adesiva de Carbono e cobertas com Ouro em um metalizador BalTec SCD 050 por 160 segundos. As observações e imagens foram realizadas na Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto/USP, em um microscópio eletrônico de Varredura Zeiss IVO-50 em 15kv, e as fotomicrografias obtidas em uma câmera digital acoplada.

Anatomia

Para o estudo anatômico das glândulas, anteras previamente fixadas em solução de FNT foram submetidas à desidratação em série etanólica, incluídas em resina histológica (Gerrits 1991) e seccionadas transversal e longitudinalmente em micrótomo rotativo Leica RM2245 (3 a 4 µm de espessura). As seções seriadas foram coradas com Azul de Toluidina 0,05% em tampão fosfato (pH = 4,4) (O'Brien et al. 1964), montadas em resina sintética e observadas em microscópio de luz.

Para a verificação da natureza do exsudato produzido pelas glândulas, os cortes seriados foram submetidos aos seguintes reagentes: Sudan Black B (Johansen 1940) para detecção de lipídeos; reagente de PAS (McManus 1948) para polissacarídeos; e Xylidine Ponceau (Vidal 1970) para proteínas. As fotomicrografias foram obtidas em fotomicroscópio Leica DM 4500 B acoplado a uma câmera digital Leica DFC 320 e as escalas nas mesmas condições ópticas.

Ultraestrutura

As anteras previamente fixadas em solução de Karnovsky foram desidratadas gradualmente em série etanólica, incluídas em Araldite e seccionadas com auxílio de um ultramicrotomo Leica ultracut S Reichert para a obtenção de cortes semifinos (0,5 µm) e ultra-finos (60 a 70 nm). Os cortes semifinos foram corados com Azul de Toluidina 0,05% (O'Brien et al. 1964) e observados em microscopia fotônica com a finalidade de selecionar os melhores materiais para o exame ultraestrutural. Os cortes ultrafinos foram coletados em grade de malha fina, contrastados em solução aquosa de acetato de uranila 2% por 15 min (Watson 1958) e citrato de chumbo por 15 min (Reynolds 1963).

Observações de campo

Para obter informações e registros sobre as glândulas nas anteras e sua interação com visitantes florais, observações de campo foram realizadas em *Anadenanthera colubrina*, *Adenanthera pavonina*, *Entada polystachya* e *Pentaclethra macroloba*, durante os períodos de antese e pós-antese floral.

As observações ocorreram aproximadamente as 10 h da manhã, sendo registrados: cor dos órgãos florais e da glândula, posicionamento da glândula na antera (ereto ou procumbente), longevidade da glândula (caduca ou permanente), remoção da

glândula pelo visitante e localização da glândula no corpo do visitante (se houver remoção).

Resultados

Glândula do tipo Piptadenia subtipo Piptadenia

- Anadenanthera colubrina

As glândulas da antera de *Anadenanthera colubrina* são esbranquiçadas, eretas, presas a anteras amarelas e filetes brancos. Na pré-antese as glândulas são volumosas (fig. 1A) e apresentam um pedúnculo curto que se alonga durante a antese (fig. 1B).

Na pré-antese as células centrais do ápice da glândula apresentam paredes finas. Um exsudato osmiofílico ocupa grande parte do volume celular assumindo uma posição parietal (fig. 1C). Em meio ao exsudato osmiofílico há gotas de um segundo exsudato, menos elétron-denso e de aspecto liso (fig. 1D), provavelmente de natureza lipofílica. Ambos os exsudatos reagiram fracamente aos testes histoquímicos selecionados para este estudo.

As células epidérmicas da glândula na pré-antese são semelhantes às células centrais. Um vacúolo grande ocupa a região central da célula, pressionando o exsudato osmiofílico à região parietal da célula (fig 2A). Nas células epidérmicas também é possível observar a presença de gotas lipídicas próximas à parede celular. As gotas são direcionadas até as paredes anticlinais da célula epidérmica, onde se fundem à membrana plasmática para a liberação do conteúdo (fig. 2B).

As células epidérmicas podem apresentar ainda um exsudato volumoso de aspecto liso e menos elétron-denso, provavelmente de natureza lipofílica, que é acumulado próximo à parede periclinal externa (fig. 2C). A parede periclinal externa das células epidérmicas é ornamentada com regiões mais e menos espessas, resultado de

diferenças na deposição da parede celular, e apresenta cutícula homogênea que acompanha a ornamentação da parede (fig. 2D).

A liberação do exsudato para o ambiente ocorre de forma gradual e contínua através das células epidérmicas. A primeira etapa é o deslocamento de uma porção do exsudato mais osmiofílico em direção à parede periclinal externa. Sob a forma de pequenos grânulos, o exsudato atravessa a parede celular e se acumula em pequenas porções entre a parede celular e a cutícula. Posteriormente, o exsudato atravessa a cutícula, sendo liberado ao meio externo (figs, 3A – 3F).

As células do pedúnculo são mais alongadas que as células da região apical da glândula, possuem paredes finas, e um núcleo central com nucléolo conspícuo (figs. 4A, B). Foi possível observar que as células do pedúnculo também são secretoras (fig. 4C). O exsudato produzido pelas células do pedúnculo é liberado pelas próprias células epidérmicas do pedúnculo, através de pequenos canais na cutícula (fig. 4D).

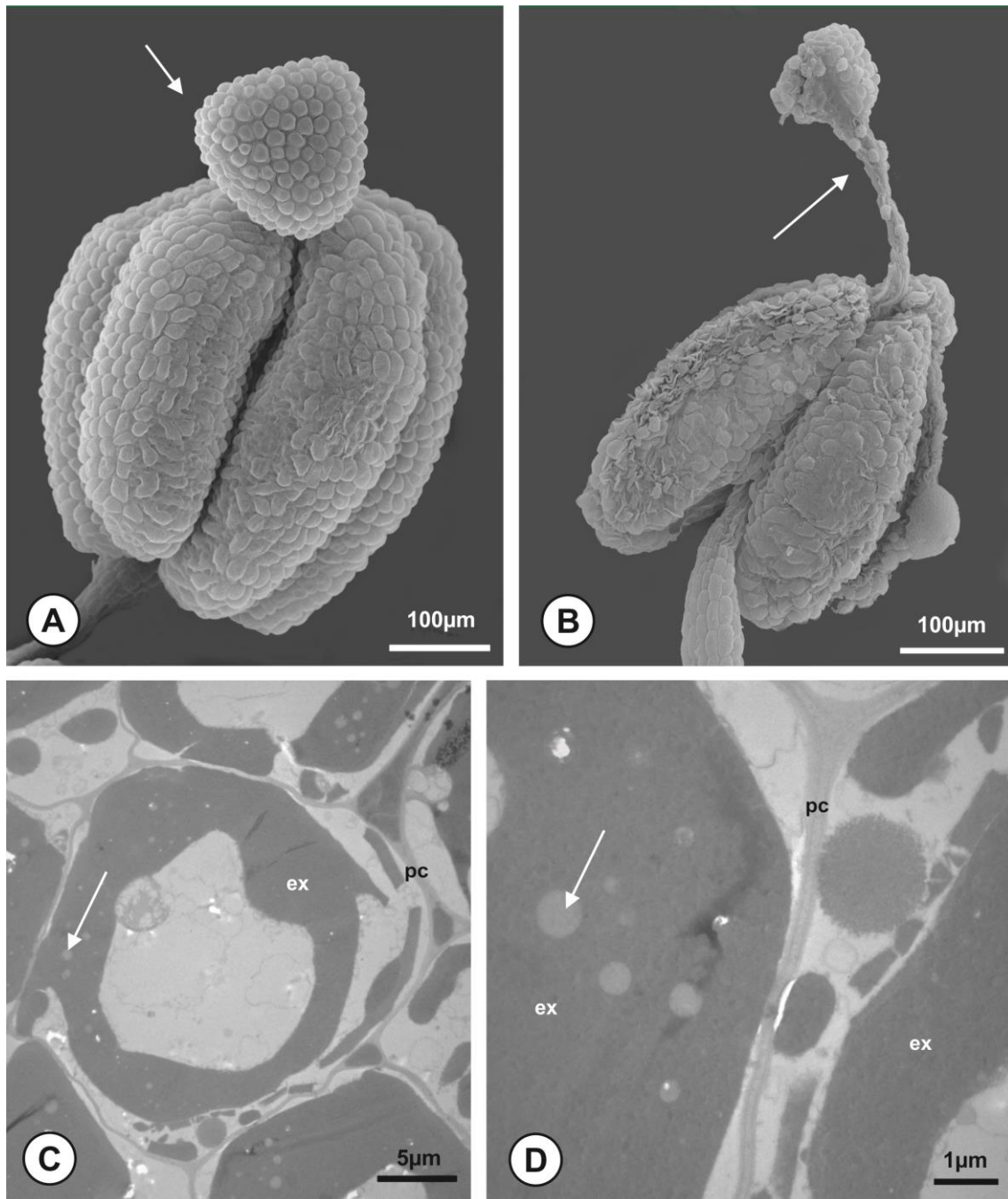


Figura 1 Glândula do tipo Piptadenia subtipo Piptadenia em *Anadenanthera colubrina*. A. Aspecto volumoso da glândula em pré-antese (MEV). B. Aspecto colabado da glândula na antese mostrando o pedúnculo longo (MEV). C. Células centrais da glândula na pré-antese mostrando o exsudato (ex) osmiofílico ocupando a região parietal da célula. Note as gotas lipídicas em meio ao exsudato osmiofílico (seta) (MET). D. Detalhe das gotas lipídicas (seta), menos eletrodensas, e da parede (pc) das células centrais (MET).

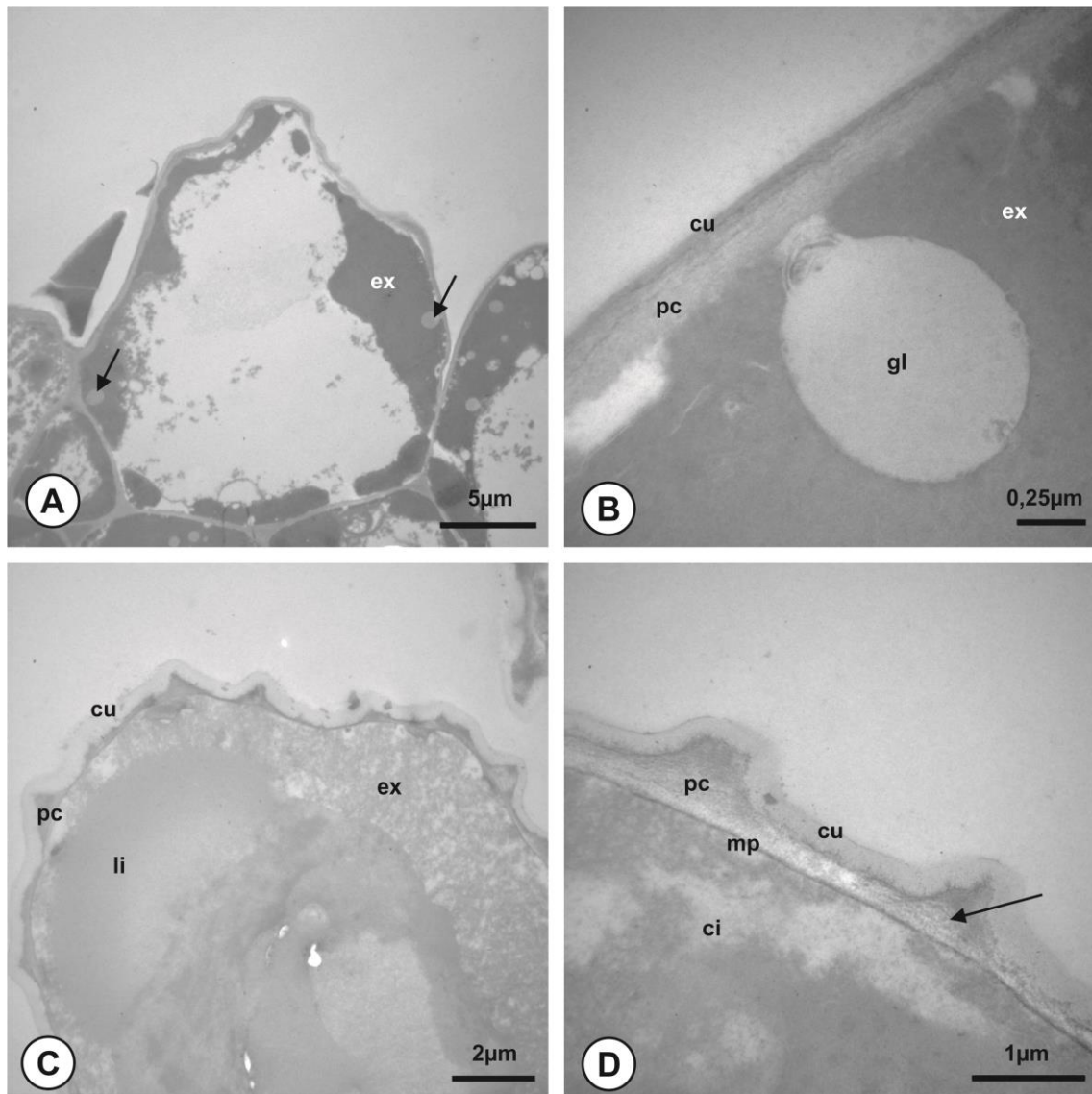


Figura 2 Aspecto das células epidérmicas da glândula do tipo Piptadenia subtipo Piptdenia em *Anadenanthera colubrina* (MET). A. Célula epidérmica mostrando a posição parietal ocupada pelo exsudato (ex) osmiofílico. Note que em meio a este exsudato ocorrem pequenas gotas lipídicas, menos elétron-densas (seta). B. Gota lipídica (gl) posicionada próxima à parede anticlinal da célula. Note o início do rompimento da gota para a liberação do exsudato. C. Célula epidérmica mostrando um exsudato volumoso de natureza lipídica (li) e pouco elétron-denso próximo à parede periclinal externa. D. Detalhe da parede periclinal externa mostrando que a ornamentação da célula é resultado de diferenças na deposição da parede celular (pc), que resulta em regiões mais (seta) e menos espessas. Note que a cutícula (cu) tem espessura homogênea e acompanha a parede periclinal externa. mp: membrana plasmática; ci: citoplasma.

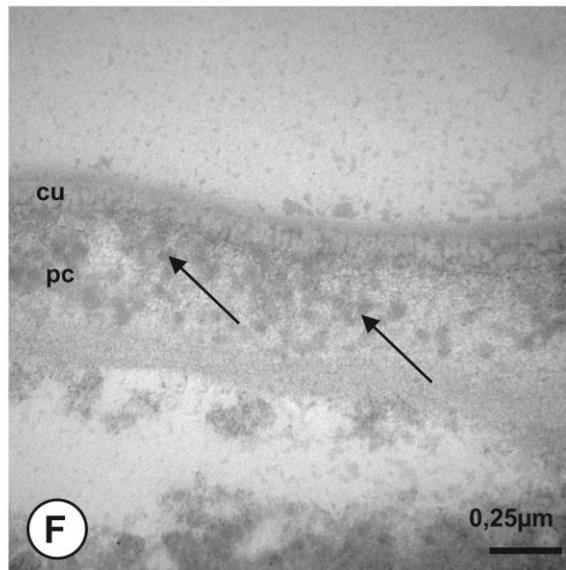
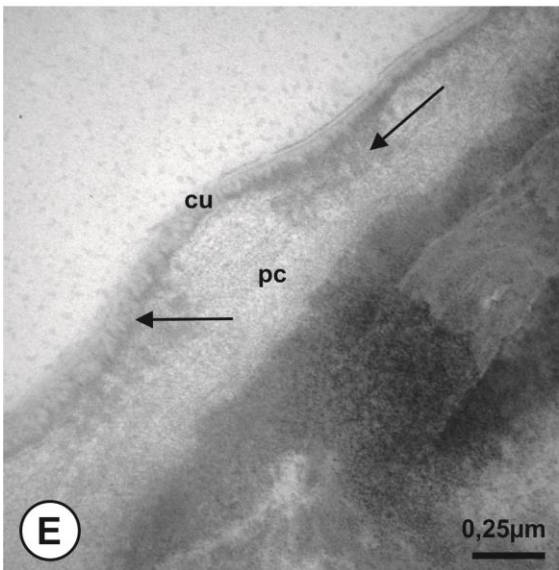
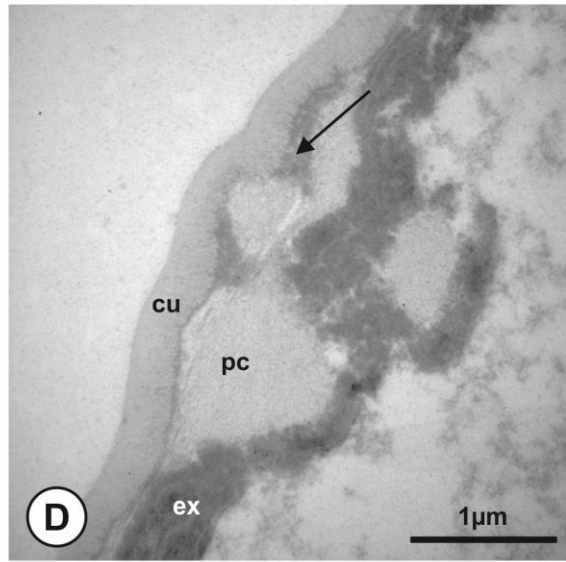
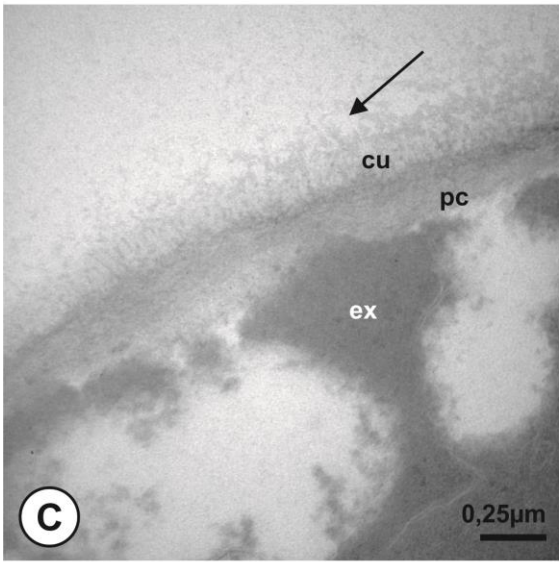
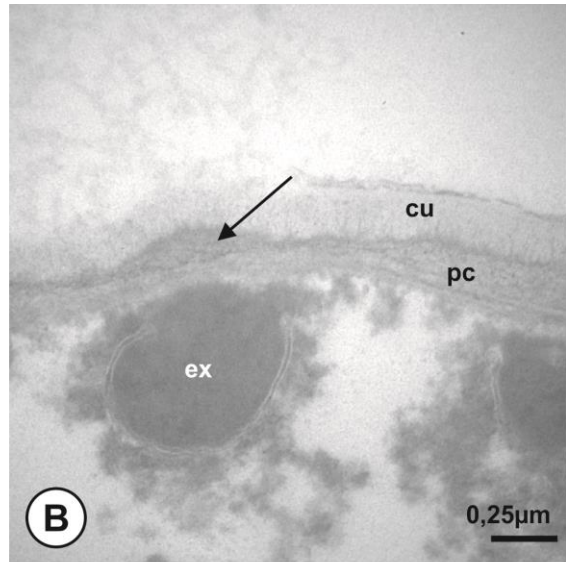
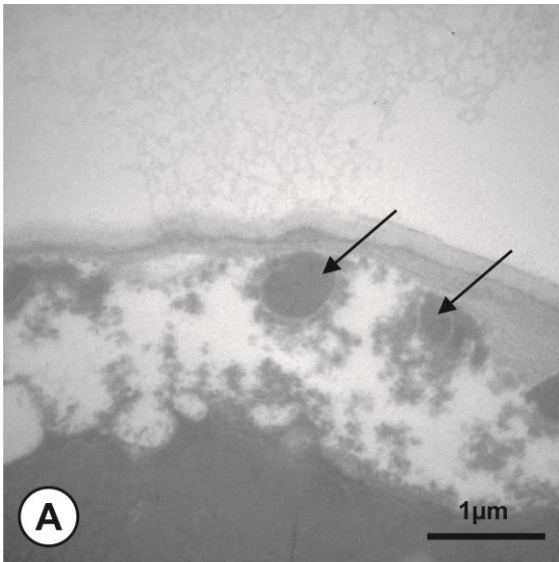


Figura 3 Liberação gradual do exsudato pelas células epidérmicas da glândula do tipo Piptadenia subtipo Piptadenia em *Anadenanthera colubrina* (MET). A. Pequenas porções do exsudato osmiofílico (seta) se desprendem do volume total e são direcionadas à parede periclinal externa. B. Detalhe das porção do exsudato (ex) próxima à parede. Note o acúmulo do exsudato no espaço subcuticular (seta). C. Detalhe do exsudato já liberado para o meio externo (seta). D. Região de ornamentação na parede celular mostrando que o exsudato tende a acumular onde a parede celular é menos espessa (seta). E. Detalhe da parede periclinal externa mostrando que o exsudato atravessa a parede de maneira gradual por pequenos canais (seta). Note que o exsudato atravessa a parede celular onde ela apresenta um espessura menor. F. Detalhe dos pequenos grânulos (seta) do exsudato concentrados na parede celular e na cutícula.

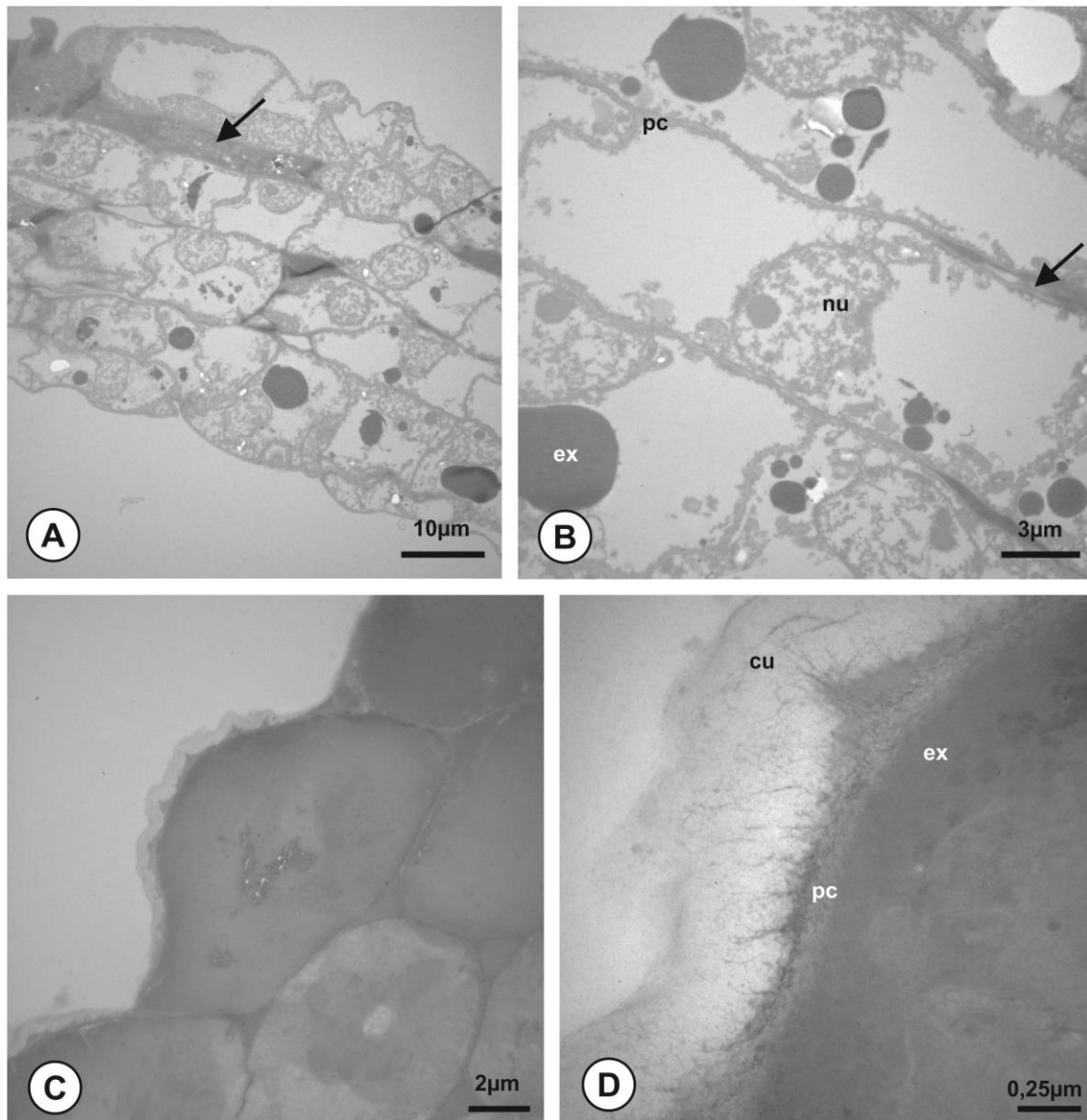


Figura 4 Aspecto das células do pedúnculo da glândula do tipo Piptadenia subtipo Piptadenia em *Anadenanthera colubrina* MET). A. Aspecto do pedúnculo mostrando as células alongadas com núcleo central. Note a presença de uma célula com conteúdo mais elétron-denso. B. Detalhe de uma célula secretora em estágio anterior ao acúmulo de substância, mostrando núcleo (nu) central com nucléolo conspícuo. A seta indica a presença de uma célula com citoplasma mais elétron-denso. Note o início do acúmulo do exsudato (ex) na célula vizinha. C. Aspecto de uma célula epidérmica secretora mostrando seu citoplasma elétron-denso. D. Detalhe da parede celular (pc) e da cutícula da célula epidérmica mostrando o transporte do exsudato por microcanais na cutícula (cu).

- *Parapiptadenia rigida*

As glândulas da antera de *Parapiptadenia rigida* são esbranquiçadas, eretas, presas a anteras amarelas e filetes amarelados.

Na pré-antese as células centrais do ápice da glândula apresentam paredes finas e citoplasma elétron-denso e parietal. Grande parte do volume celular é ocupado por um vacúolo repleto de exsudato de aspecto granular (fig. 5A). O citoplasma que ocupa posição parietal na célula é repleto de plastídeos com inclusões de grãos de amido e também apresentam um sistema de membranas compatível com o retículo endoplasmático liso (fig. 5B). Próximas à parede celular ocorrem gotas de um exsudato liso e pouco elétron-denso, provavelmente de natureza lipídica (fig. 5C). Os exsudatos reagiram fracamente aos testes histoquímicos selecionados para este estudo.

As células centrais podem apresentar também um núcleo parietal, e um grande vacúolo contendo um exsudato mais elétron-denso de aspecto rígido que ocupa quase todo o volume celular (figs. 5D, 5E). Essas células também apresentam gotas lipídicas próximas à parede celular. (fig. 5F).

As células epidérmicas apresentam citoplasma elétron-denso e parietal (figs. 6A, 6B). O volume celular é quase todo preenchido por um vacúolo repleto de um exsudato granular além de porções de um segundo exsudato osmiofílico de aspecto rígido (figs. 6A, 6B). Foi possível observar em algumas células a presença de vesículas na parede celular (fig. 6C). No citoplasma parietal é comum a presença de retículo endoplasmático liso (fig. 6D). O exsudato acumula-se próximo à parede celular (fig. 6E) e, posteriormente, atravessa a cutícula para ser liberado para o ambiente. A ornamentação das células epidérmicas (fig. 6F) é resultado de diferenças na espessura de sua parede periclinal externa.

As células do pedúnculo são mais alongadas que as células do ápice da glândula (fig. 7A). Elas apresentam um núcleo e vacúolos situados nos polos, e podem conter porções de um exsudato de aspecto elétron-denso no vacúolo (fig. 7B). As células do pedúnculo apresentam muitos plasmodesmos (fig. 7C) e plastídeos com inclusões lipídicas (fig. 7D), o que indica que essas células podem contribuir no processo de secreção da glândula.

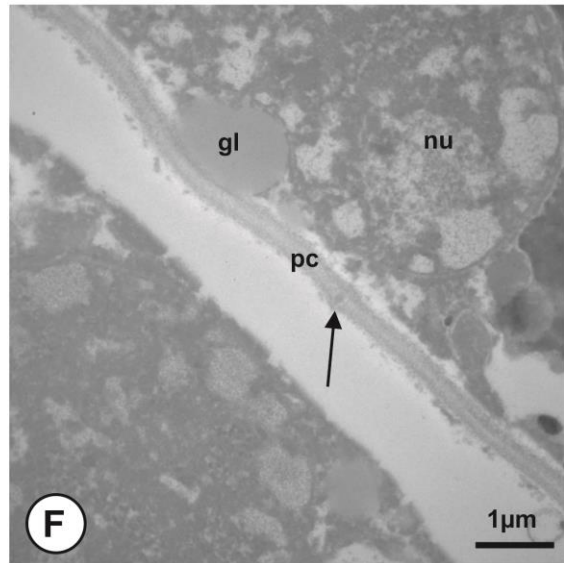
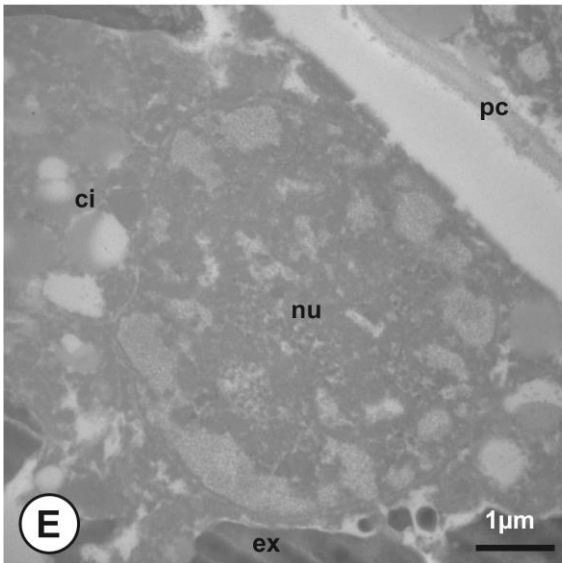
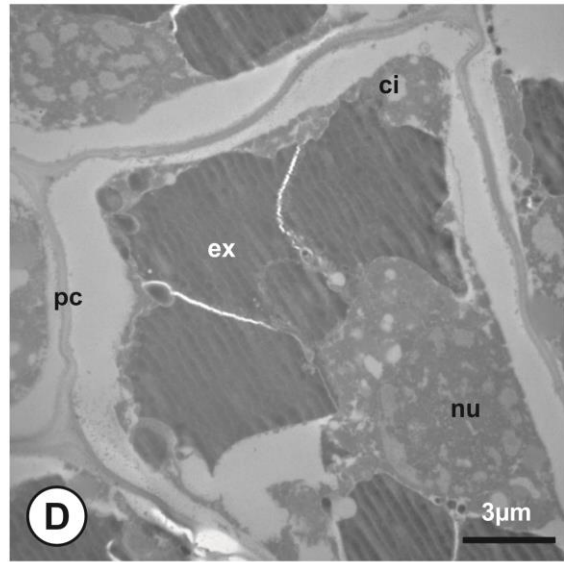
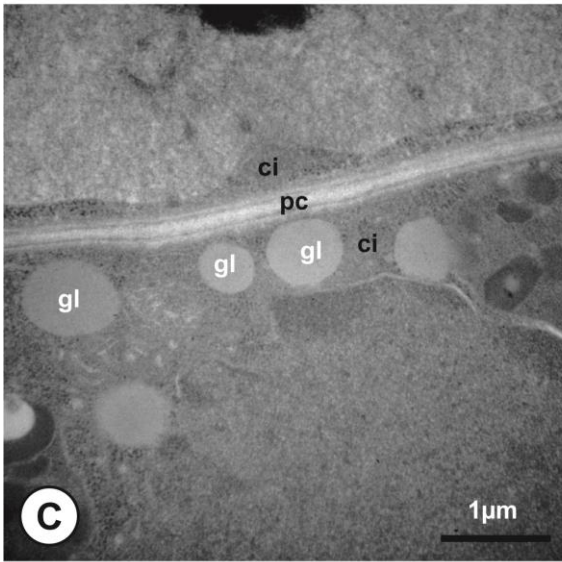
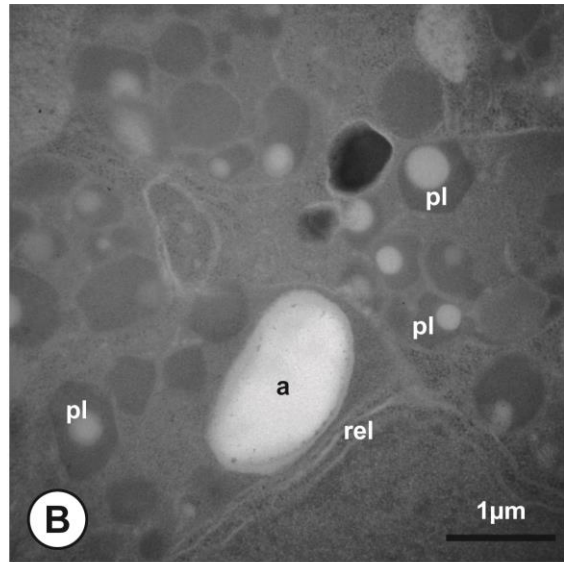
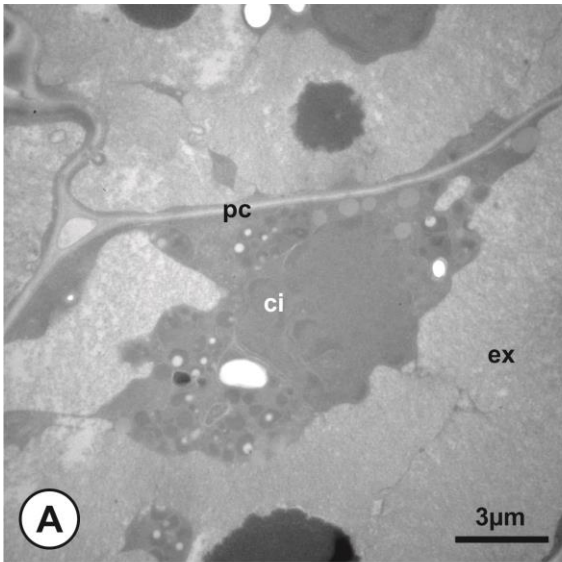


Figura 5 Células centrais do ápice da glândula do tipo Piptadenia subtipo Piptadenia em *Parapiptadenia rigida* (MET). A. Aspecto das células mostrando a parede celular (pc) fina e o citoplasma elétron-denso e parietal (ci). Note que a célula tem seu volume ocupado por um grande vacúolo preenchido com exsudato (ex) granular. B. Detalhe do citoplasma parietal mostrando os plastídeos (pl) com inclusões de amido (a) e um sistema de membranas que corresponde ao retículo endoplasmático liso (rel). C. Detalhe das gotas lipídicas (gl) que ocorrem próximas à parede celular (pc). D. Célula central mostrando o núcleo (nu) parietal e o grande vacúolo que ocupa quase toda célula, repleto de um exsudato (ex) osmiofílico de aspecto rígido. E. Detalhe do núcleo de uma célula central. F. Detalhe da gota lipídica (gl) próxima à parede celular (pc). Note a presença de um plasmodesmo (seta).

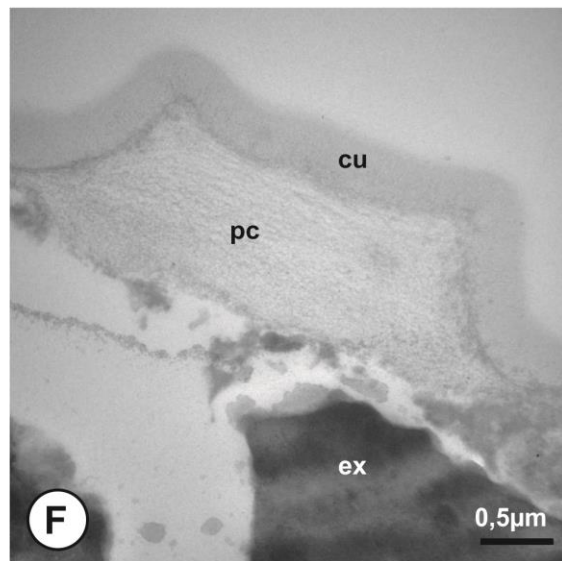
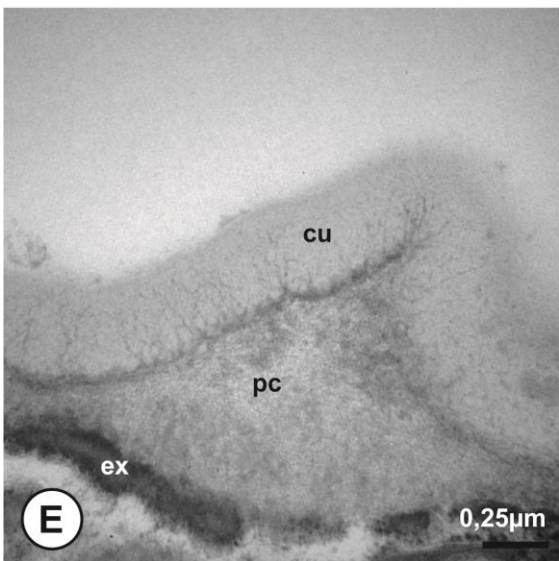
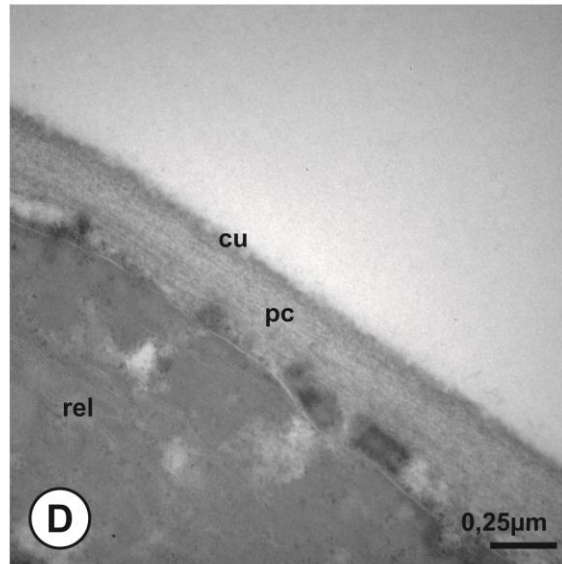
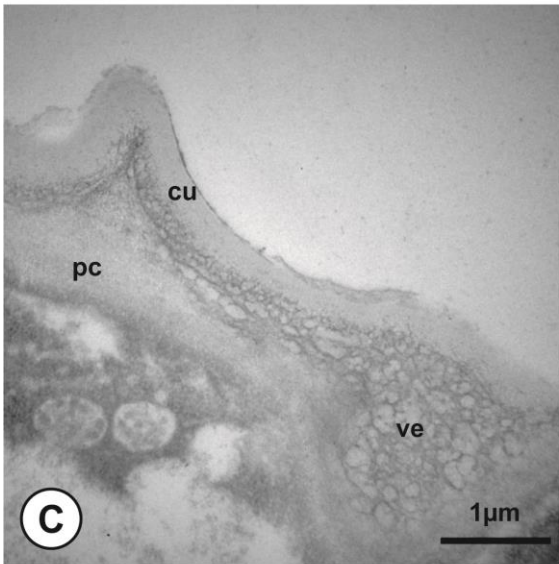
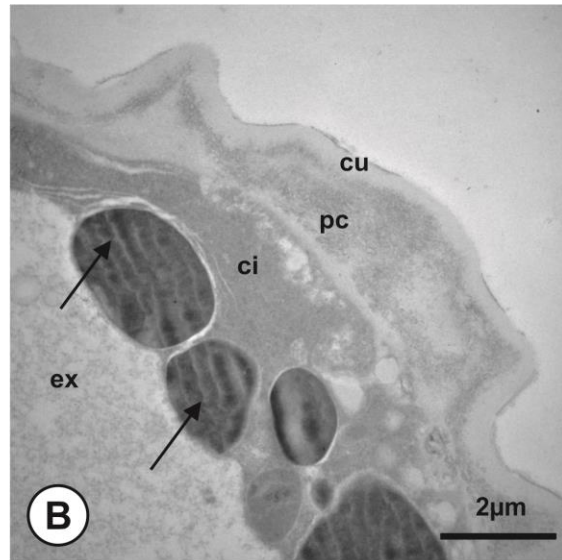
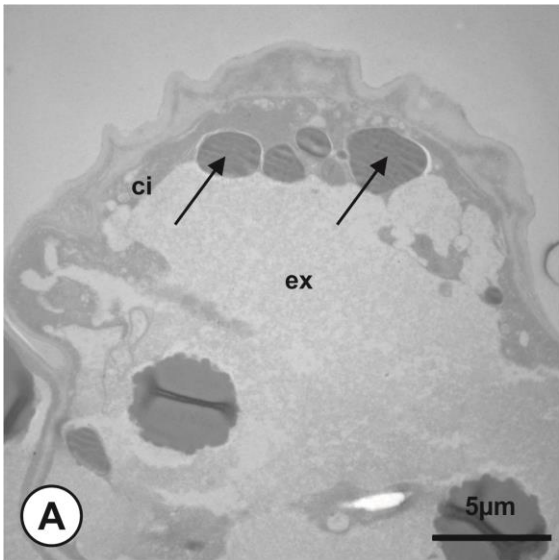


Figura 6 Eletromicrografias das células epidérmicas da glândula do tipo Piptadenia subtipo Piptadenia em *Parapiptadenia rigida* (MET). A. Aspecto da célula epidérmica mostrando o citoplasma (ci) parietal e os exsudatos de aspectos granular (ex) e rígido (seta). B. Detalhe do citoplasma (ci) parietal e do exsudato de aspecto granular (ex) e elétron-denso (seta). C. Detalhe da parede periclinal externa mostrando as vesículas (ve) atravessando a parede (pc) e a cutícula (cu). D. Detalhe do citoplasma parietal mostrando o sistema de membranas que constitui o retículo endoplasmático liso (rel). E. Detalhe da parede periclinal externa mostrando o acúmulo de exsudato (ex) próximo à parede (pc). F. Detalhe da parede periclinal externa cuticularizada e ornamentada. Note que a ornamentação é resultado da diferença de espessura na parede (pc).

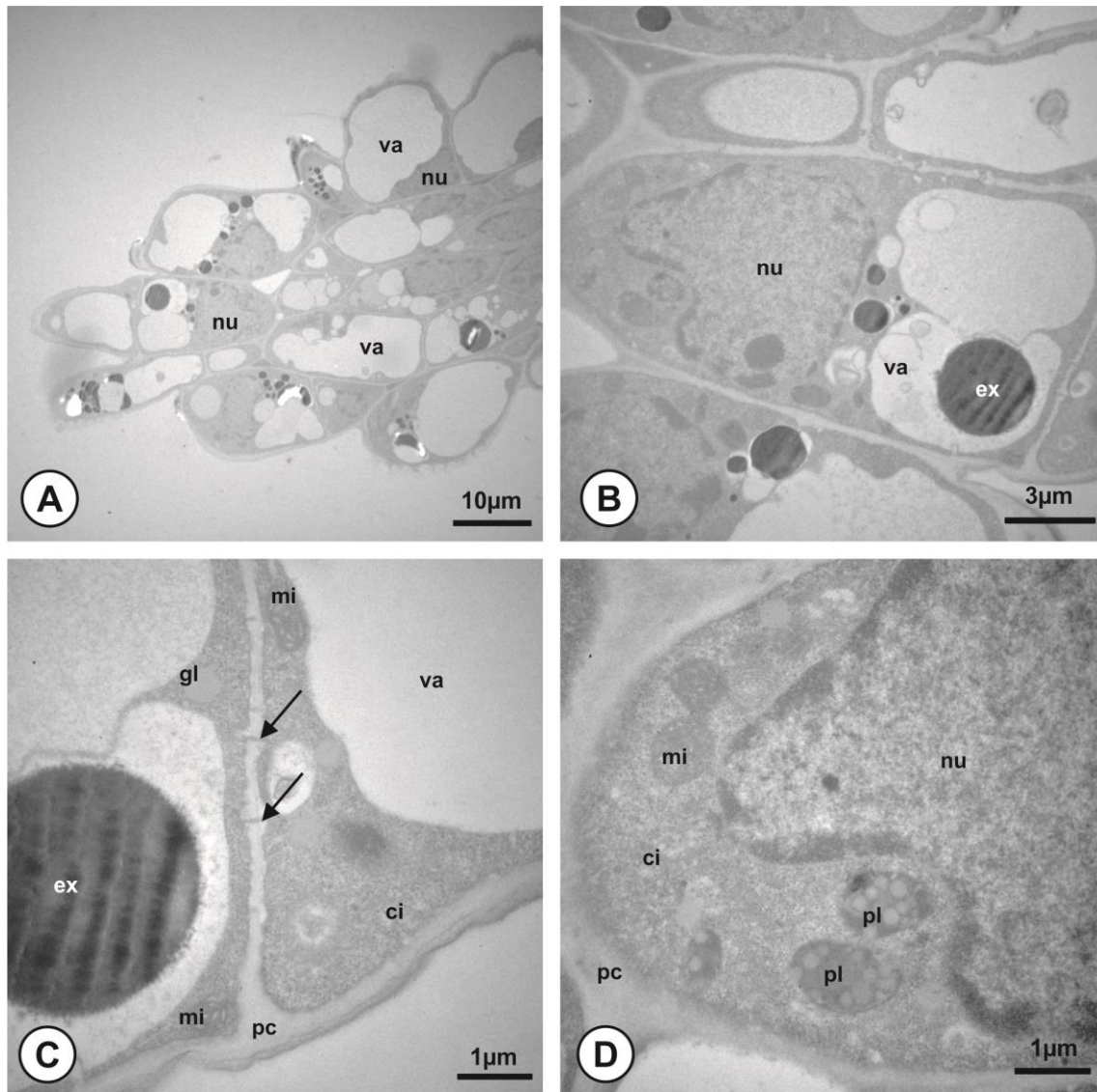


Figura 7 Células do pedúnculo na glândula do tipo Piptadenia subtipo Piptadenia em *Parapiptadenia rigida* (MET). A. Aspecto geral das células do pedúnculo. B. Detalhe de uma célula do pedúnculo mostrando o núcleo (nu) e o vacúolo (va) em polos opostos. O vacúolo apresenta exsudato elétron-denso. C. Detalhe mostrando plasmodesmos (seta) entre as células do pedúnculo. D. Detalhe mostrando os plastídeos (pl) com inclusões lipídicas e mitocôndrias (mi).

Glândula do tipo Piptadenia subtipo Adenantha

- Tetrapleura tetraptera

As glândulas da antera de *Tetrapleura tetraptera* são esbranquiçadas, eretas, presas a anteras e filetes de cor amarela (fig. 8A). Na pré-antese as glândulas são volumosas tornando-se colabadas na antese. Na antese é possível observar a presença do exsudato (fig. 8B) e das políades aderidas à superfície das glândulas (figs. 8C, 8D).

O vacúolo ocupa grande parte do volume das células na região apical da glândula, mantendo o citoplasma em posição parietal. Pequenas gotas osmiofílicas atravessam a parede celular e são depositadas no espaço subcuticular (fig. 8E). Além dos exsudatos com aspecto granular e das gotas osmiofílicas, há um terceiro exsudato, caracterizado por grandes gotas, de aspecto liso e menos osmiofílico (fig. 8F) do que as pequenas gotas acumuladas ao longo da membrana plasmática. Os exsudatos reagiram fracamente aos testes histoquímicos selecionados para este estudo.

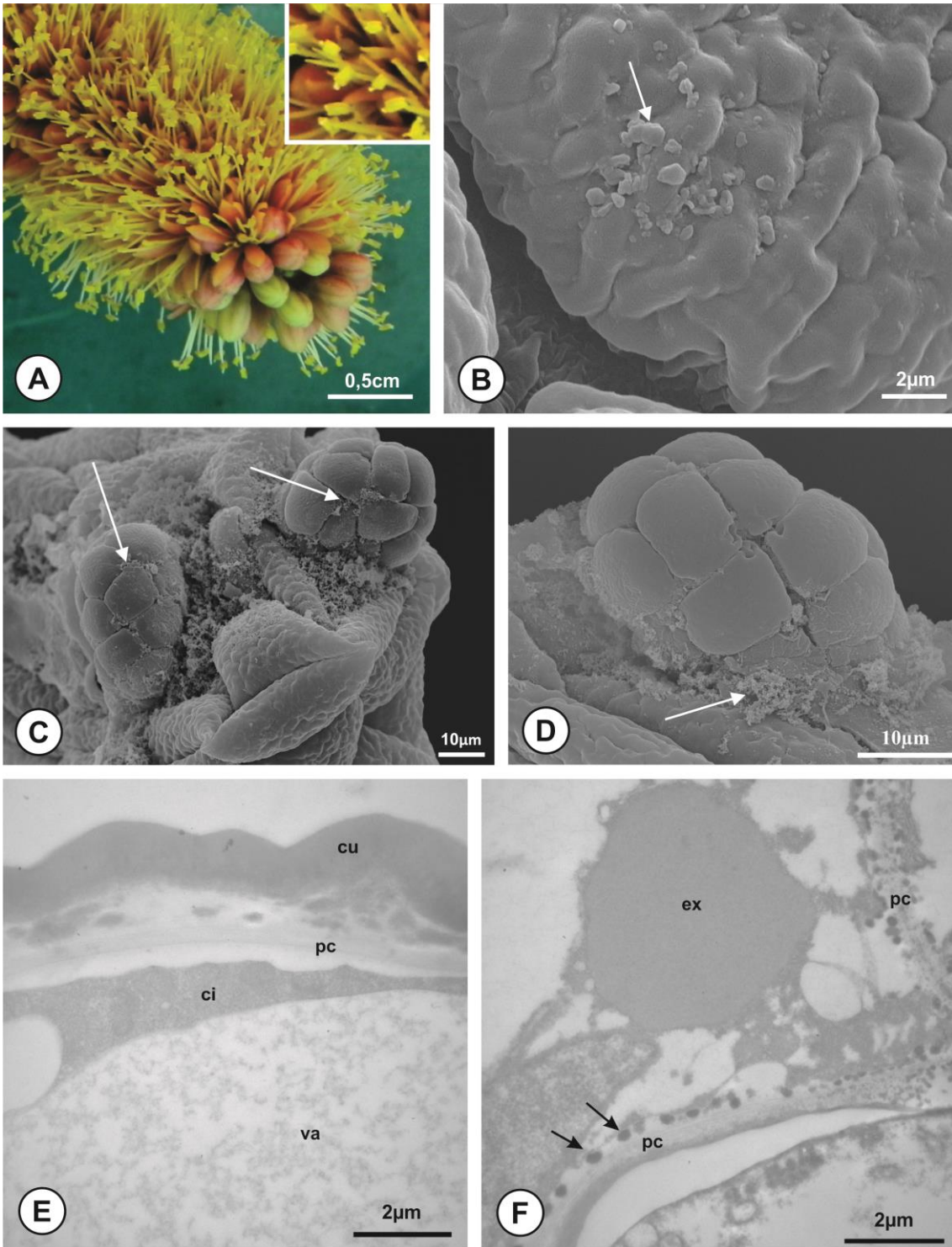


Figura 8 Glândula do tipo Piptadenia subtipo Adenantha em *Tetrapleura tetraptera*. A. Inflorescência de *Tetrapleura tetraptera* mostrando as anteras portando as glândulas (em detalhe). B. Aspecto da superfície da glândula em antese mostrando o exsudato liberado (seta) (MEV). C. Região apical da glândula mostrando duas políades aderidas (setas) (MEV). D. Detalhe de uma políade (seta) aderida à glândula (MEV). E. Detalhe do exsudato (ex) elétron-denso acumulado entre a parede celular e a cutícula (co) (MET). F. Detalhe mostrando uma grande quantidade de exsudato de aspecto liso. Note as gotas osmiofílicas ao longo da membrana plasmática (MET). pc= parede celular; va=vacúolo; ci=citosol; ex=exsudato.

Glândula do tipo Piptadenia subtipo Entada

- *Entada polystachya*

As glândulas da antera de *Entada polystachya* são brancas e translúcidas, eretas, presas a anteras de cor creme e filetes brancos (fig. 9A). As abelhas que visitam as flores coletam pólen juntamente com as glândulas (fig. 9B). As glândulas são frágeis e frequentemente se rompem conforme as abelhas caminham sobre as anteras.

O conteúdo das células epidérmicas e do lúmen reage positivamente para polissacarídeos (fig. 9C). Durante a antese as células epidérmicas são muito volumosas, com vacúolo grande, repleto de exsudato, e o lúmen da glândula é inteiramente preenchido pelo exsudato. A pressão exercida pelo exsudato parece romper as células epidérmicas, liberando o conteúdo do lúmen e das células epidérmicas da glândula para o exterior (fig. 9D).

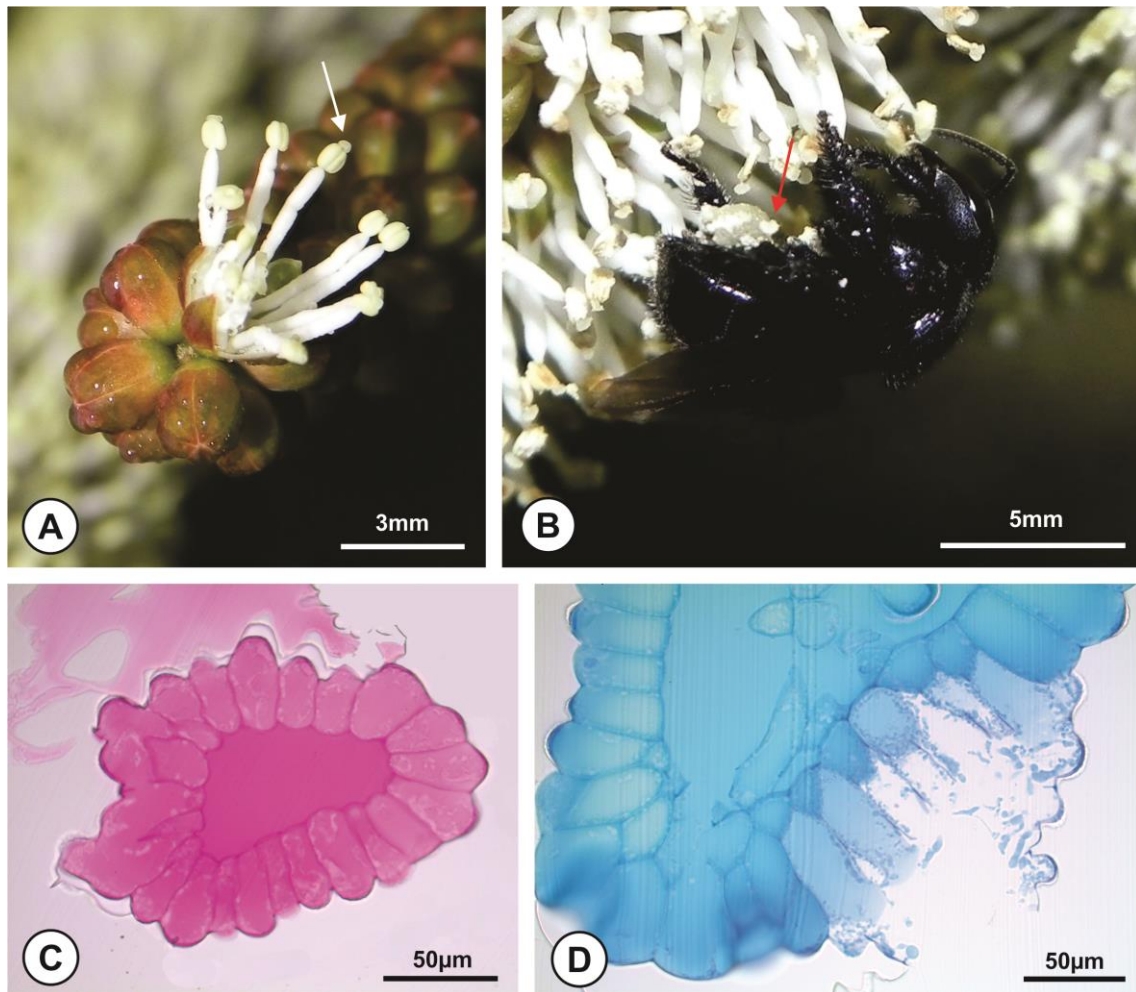


Figura 9 Glândula do tipo Piptadenia subtipo Entada em *Entada polystachya*. A. Aspecto da inflorescência mostrando a flor e a localização da glândula branca na antera (seta). B. Abelha coletando pólen nas flores. Note a glândula aderida à massa de pólen na perna traseira da abelha (seta vermelha). C. Teste de PAS mostrando resultado positivo para polissacarídeos nas células epidérmicas e no lúmen (ML). D. Aspecto volumoso das células epidérmicas e liberação do exsudato por meio do rompimento da parede celular (ML).

- *Adenantha pavonina*

As glândulas da antera de *Adenantha pavonina* são de cor creme e translúcidas, eretas, presas a anteras de cor amarela e filetes de cor creme (fig. 10A). Abelhas foram observadas visitando as flores, porém sem coletar as glândulas (fig. 11B). Na pré-antese as glândulas são volumosas (fig. 10C), tornando-se colabadas na antese (fig. 10D).

As células epidérmicas exibem vacúolo volumoso que mantém o citoplasma em posição parietal (figs, 11A, 11B). São ricas em complexos de Golgi (fig. 11C) e retículo endoplasmático rugoso (fig. 11D), que produzem vesículas transportadas até a membrana plasmática onde, posteriormente, liberam seu conteúdo entre as microfibrilas frouxas da parede. A secreção nessa espécie é, portanto caracterizada como granulócrica. Grandes plastídios com inclusões também são encontrados (fig. 11E). As células produzem pelo menos dois tipos de exsudato, um de aspecto granular que ocupa todo o vacúolo, e um segundo exsudato caracterizado por pequenas gotas osmiofílicas que se acumulam próximas à membrana plasmática (fig. 11F). A parede periclinal externa das células epidérmicas é levemente mais espessa que as outras, e apresenta uma cutícula homogênea.

Nas glândulas em antese o exsudato é liberado para a cutícula e o meio externo através de canais na parede celular (figs. 11G, 11H).

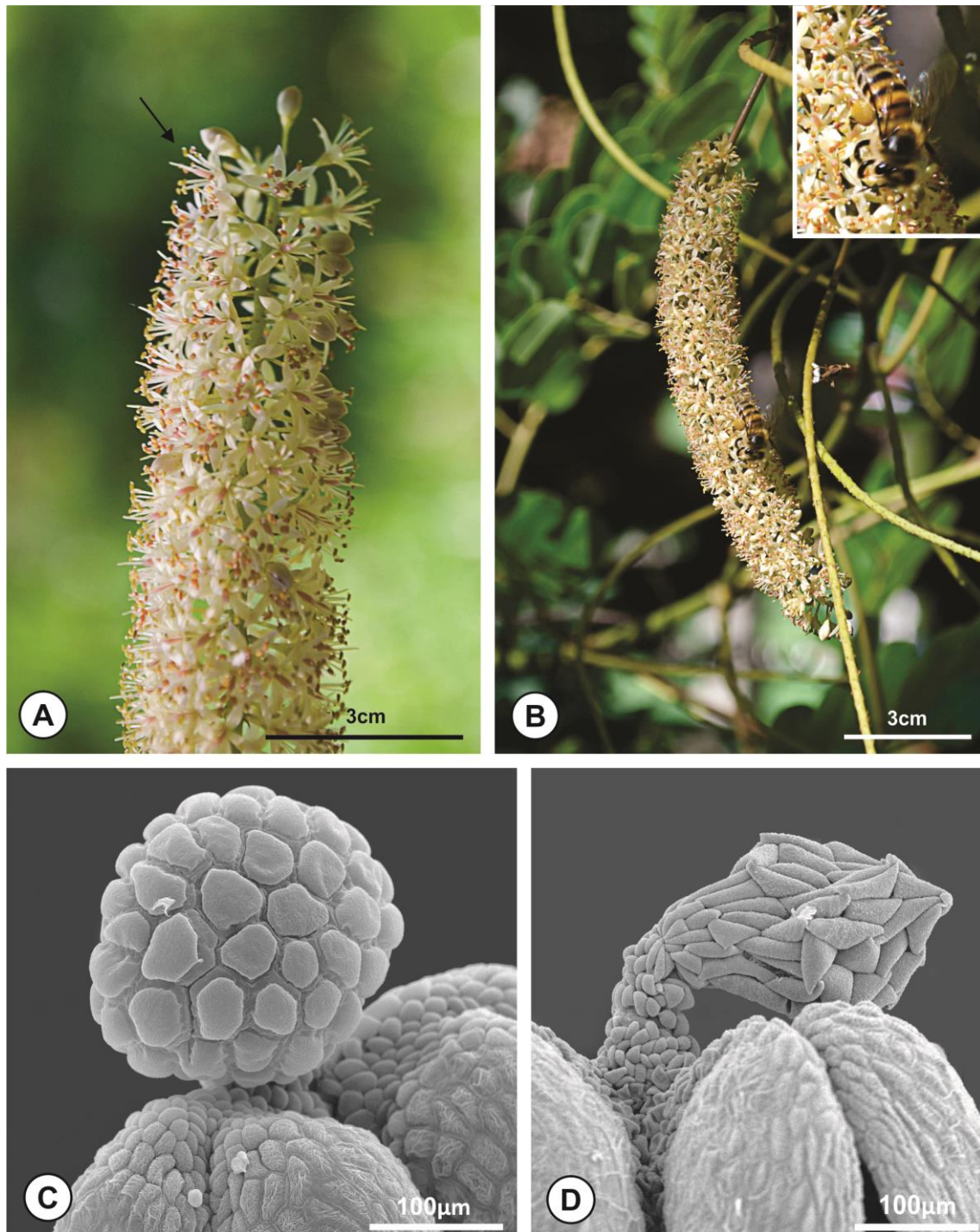


Figura 10 Glândula do tipo Piptadenia subtipo Entada em *Adenanthera pavonina*. A. Aspecto da inflorescência mostrando as glândulas no ápice nas anteras (seta). B. Registros da visita de abelhas às flores. C. Aspecto volumoso da glândula em pré-antese (MEV). D. Aspecto colabado da glândula em antese (MEV).

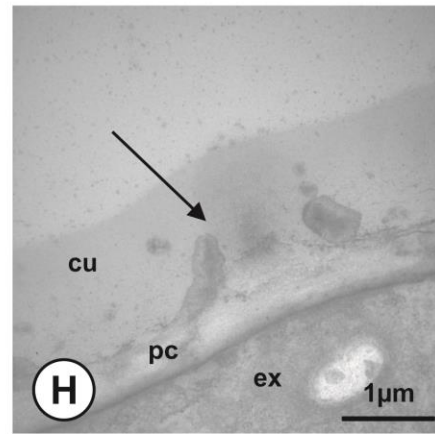
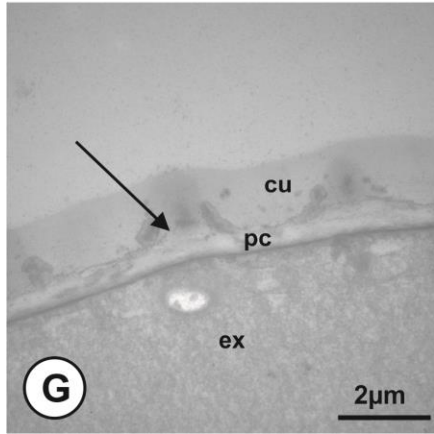
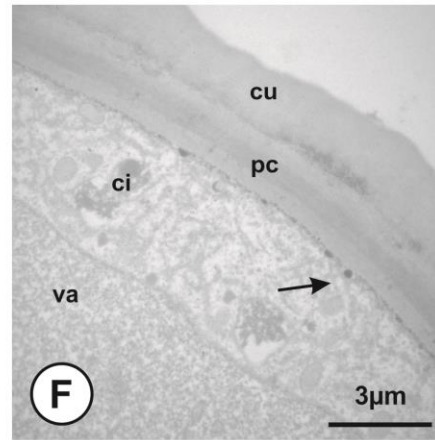
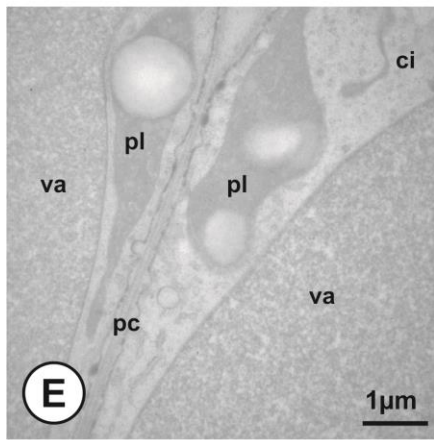
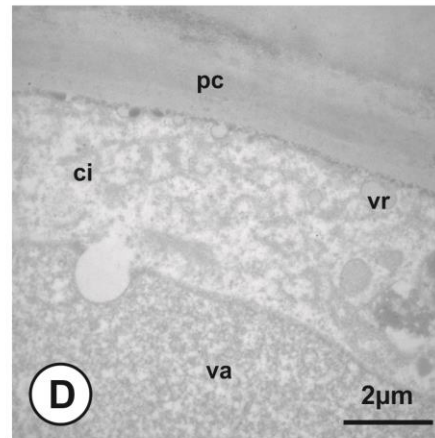
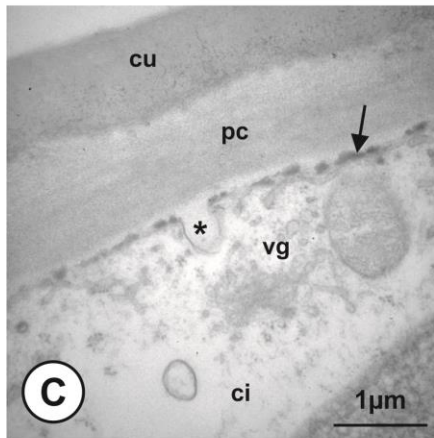
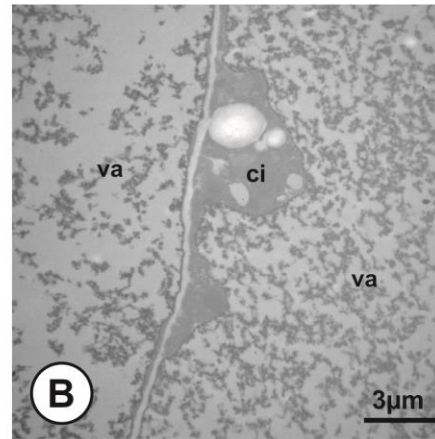
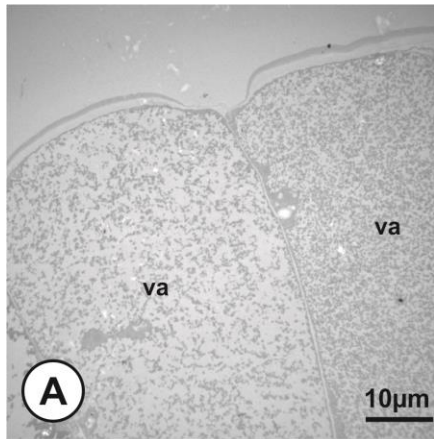


Figura 11 Glândula do tipo Piptadenia subtipo Piptadenia em *Adenantha pavonina* (MET). A. Aspecto volumoso das células epidérmicas. Note que o vacúolo com um exsudato de aspecto granular ocupa quase todo o volume celular. B. Detalhe das células epidérmicas mostrando a parede fina e o vacúolo parietal. C – F. Aspecto das células epidérmicas em pré-antese. C. Detalhe mostrando o complexo de Golgi (G) a suas vesículas (vg) associadas. Note as vesículas (*) chegando à membrana plasmática e liberando seu conteúdo entre as microfibrilas frouxas da parede nesta região. D. Grande população de retículo endoplasmático rugoso no citosol periférico. Note as pequenas gotas osmiofílicas próximas à membrana plasmática (seta). E. Detalhe mostrando os grandes plastídeos com inclusões e gotas elétron-opacas. Note o vacúolo (va) com exsudato de aspecto granular. F. Detalhe mostrando as pequenas gotas osmiofílicas e o material elétron-denso na cutícula ornamentada. G. Liberação do exsudato pelas células epidérmicas durante a antese. Note o acúmulo de substâncias no espaço subcuticular. H. Detalhe de uma região onde o exsudato é liberado para o meio externo em pequenas porções.

Glândula do tipo Pentaclethra

- Pentaclethra macroloba

As glândulas da antera de *Pentaclethra macroloba* são robustas e amarelas, presas a anteras marrons e filetes brancos (fig. 12A). As glândulas posicionadas nas anteras de forma semelhante a um “capuz” (fig. 12B). A porção ventral cônica da glândula na pré-antese se torna mais conspícua na antese (fig. 12B) culminando na formação de um poro apical (figs. 12B, 12C).

Na pré-antese, a epiderme é constituída por células em paliçada que apresentam o núcleo central (figs. 12D, 12E) e vacúolos grandes localizados nos polos da célula. As células epidérmicas apresentam uma cutícula espessa não ornamentada. Nesta mesma fase, as células centrais são volumosas (fig. 12F), apresentam muitos plastídeos e vacúolos repletos de exsudato. Os exsudatos podem ter aspecto liso ou mais granular (fig. 12F), e reagem positivamente para polissacarídeos (fig. 13A) e proteínas (fig. 13B) (Tabela 2).

Na antese, a formação do poro ocorre por meio da degradação das células centrais (fig. 13C) e epidérmicas (fig. 13D) da porção mais apical da glândula. O processo de degradação ocorre quando o citoplasma das células epidérmicas começa a se desorganizar, as organelas são degradadas (fig. 14A) e a membrana plasmática se distende da parede periclinal externa (fig. 14B). As células centrais da glândula também apresentam o citoplasma muito desorganizado e com poucas organelas (fig. 14C). Nas paredes das células centrais é possível notar a deposição de substâncias (fig. 14D).

Em um estágio posterior, é possível observar que as células epidérmicas liberaram seu conteúdo, e que o formato do poro é mantido apenas pelas paredes periclinais externas das células epidérmicas (fig. 15A). As paredes anticlinais das células epidérmicas são degradadas (fig. 15B).

Neste estágio as células centrais também não apresentam mais citoplasma. Suas paredes se tornam muito finas e se rompem (fig. 15C). O conteúdo das células epidérmicas e centrais é liberado por meio do poro formado, e o exsudado é constituído do próprio conteúdo celular (fig. 15D).

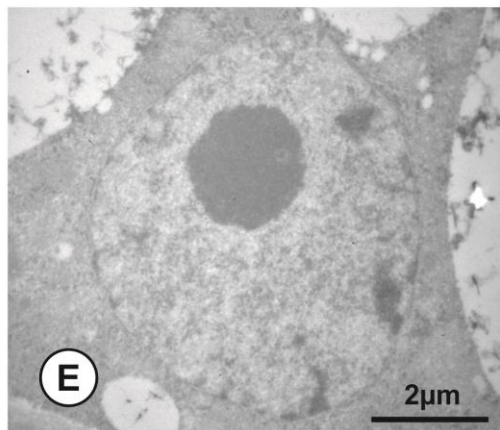
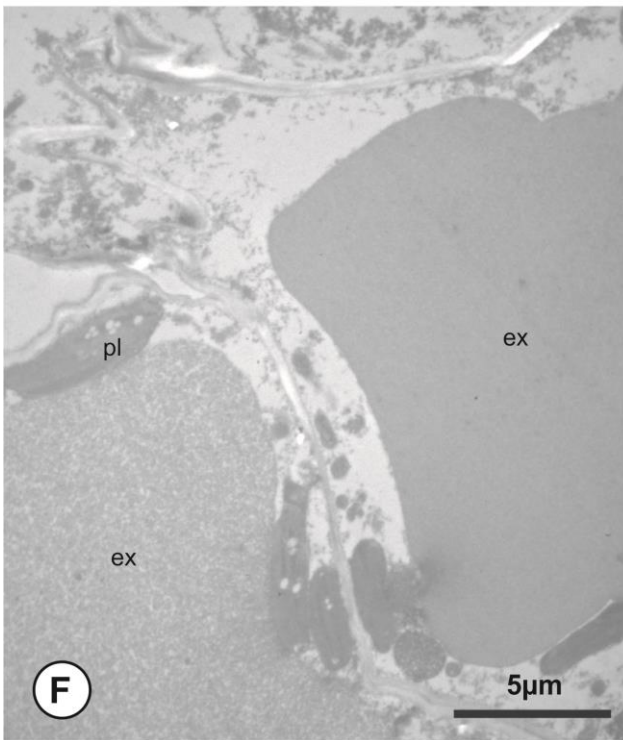
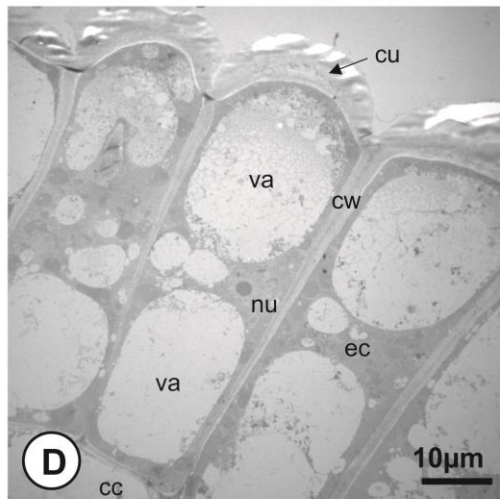
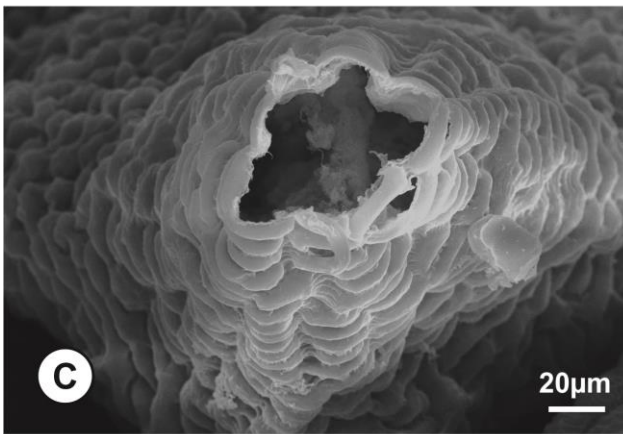
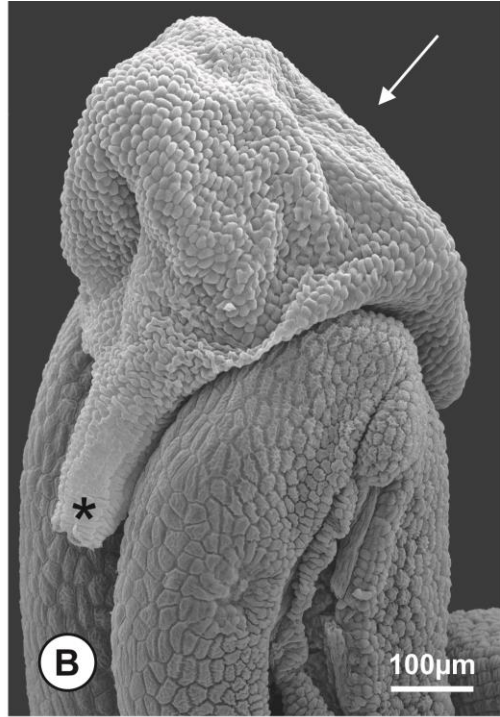


Figura 12 Aspecto da glândula do tipo Pentaclethra em *Pentaclethra macroloba*. A. Inflorescência mostrando o aspecto da flor e a coloração natural da glândula (seta). B. MEV, glândula (seta) em pré-antese mostrando a porção distal mais conspícua e afunilada. Note a região onde será formado o poro (asterisco) (MEV). C. Detalhe do poro formado na antese (MEV). D-F. Aspecto da glândula em pré-antese (MET). D. Células epidérmicas (ec) em paliçada mostrando o núcleo central (nu), os vacúolos nos polos (va), e a cutícula espessa (cu). E. Detalhe do núcleo das células epidérmicas mostrando a cromatina condensada e o nucleoplasma com material granulado. F. Células centrais (cc) volumosas com os vacúolos repletos de exsudato (ex) e a população de plastídeos (pl).

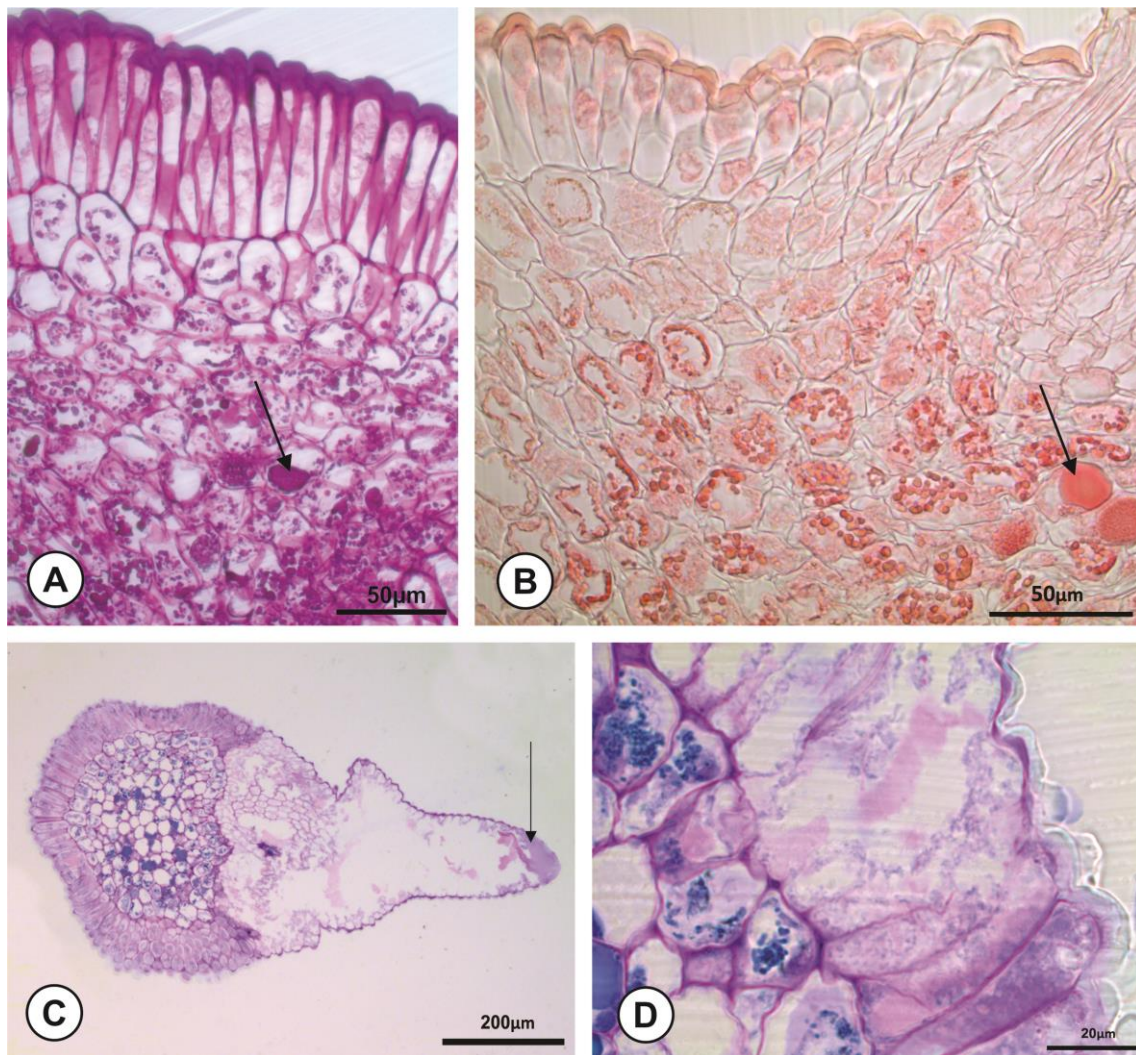


Figura 13 Aspecto da glândula do tipo *Pentaclethra* em *Pentaclethra macroloba* (ML). A. Teste com PAS, mostrando que o conteúdo das células centrais reage positivamente para polissacarídeos. B. Teste com Xylidine Ponceau, mostrando que o conteúdo das células centrais reage positivamente para proteínas. C. Formação do poro (seta) por degradação das células centrais e epidérmicas. D. Detalhe das paredes anticlinais degradadas das células epidérmicas.

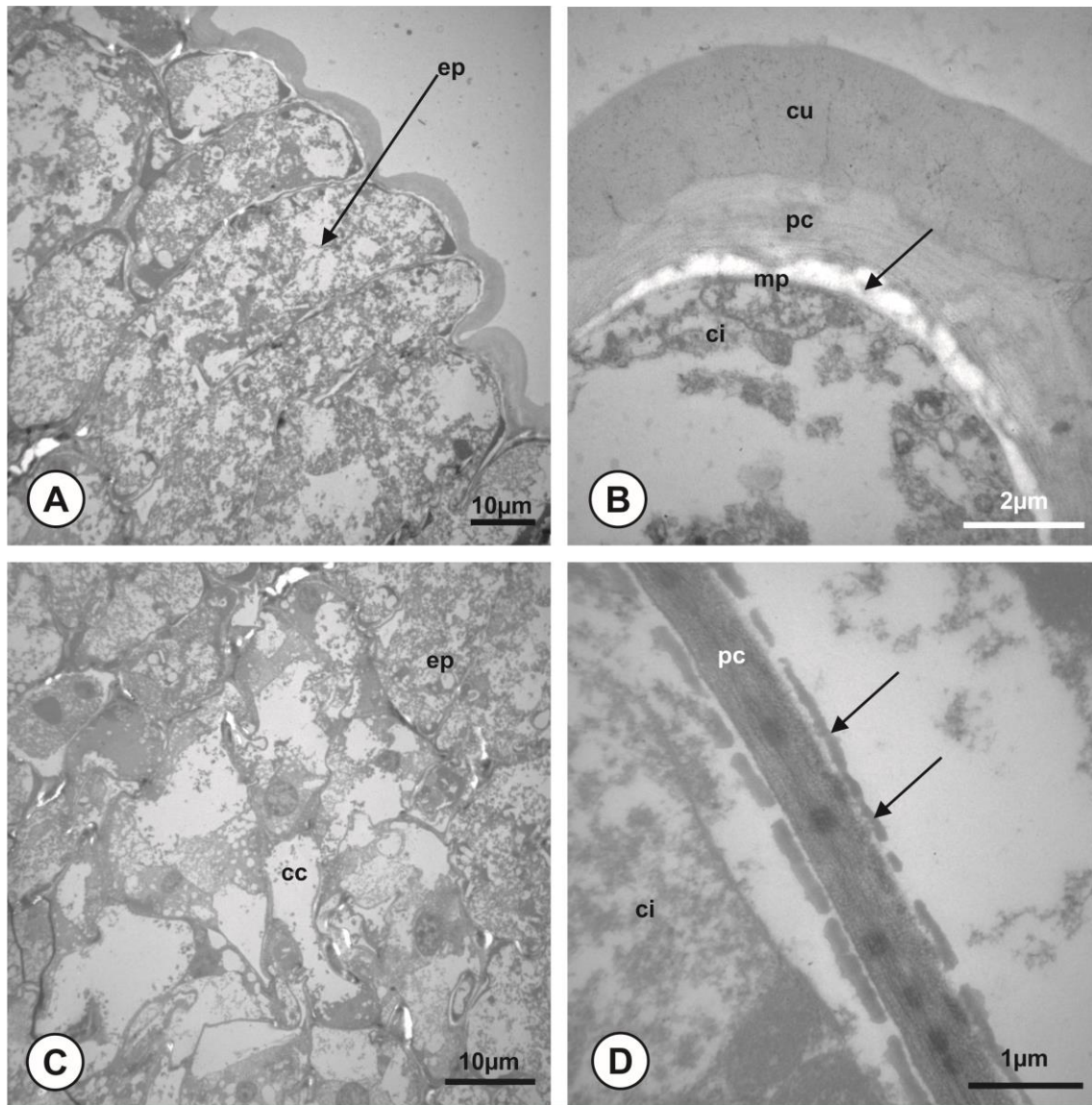


Figura 14 Formação do poro na glândula do tipo Pentaclethra em *Pentaclethra maculosa* (MET). A. Células epidérmicas (ep) com citoplasma (ci) desorganizado. B. Detalhe da célula epidérmica mostrando que a membrana plasmática (mp) se distende da parede celular. Note que a parede celular (pc) periclinal externa e a cutícula (cu) não são ornamentadas. C. Células centrais (cc) com citoplasma desorganizado e degradado. D. Detalhe das paredes (pc) anticlinais das células centrais mostrando o citoplasma (ci) retraído e o acúmulo de inclusões osmiofílicas (seta) junto à parede antes da sua degradação.

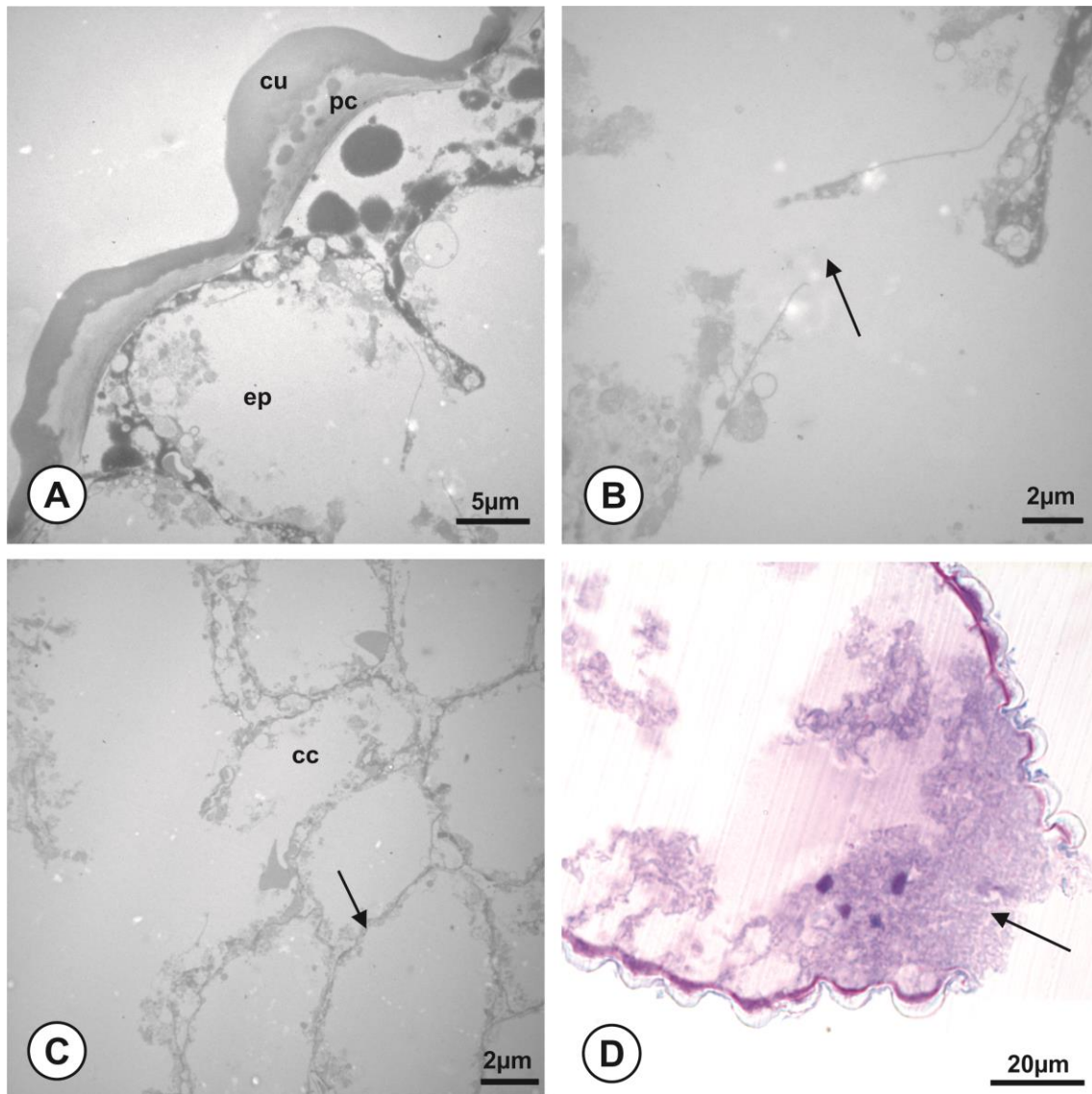


Figura 15 Estádio final da formação do poro na glândula do tipo Pentaclethra em *Pentaclethra macroloba* (MET). A. Células epidérmicas (ep) com citoplasma degradado e o poro mantido apenas pelas paredes (pc) periclinais externas e a cutícula (cu), que permanecem intactas. B. Detalhe mostrando o rompimento da parede celular anticlinal (seta) das células epidérmicas. C. Células centrais (cc) com citoplasma degradado e as paredes muito finas. D. Região distal da glândula mostrando o poro e o exsudato sendo liberado (seta) (ML).

As glândulas dos tipos Piptadenia subtipo Piptadenia, Piptadenia subtipo Adenantha, Piptadenia subtipo Entada e Pentaclethra apresentam diferenças em relação à (1) estrutura entre a pré-antese e a antese; (2) longevidade; (3) aspecto e composição química do exsudato e (4) forma de liberação do exsudato (Tabela 2).

Tabela 2 Sinopse das principais características do funcionamento das glândulas. PIP-PIP = Piptadenia subtipo Piptadenia; PIP-ADE = Piptadenia subtipo Adenanthera; PIP-ENT = Piptadenia subtipo Entada; PENT = tipo Pentaclethra. Células vazias indicam ausência de informação.

Tipo de glândula	Espécie	Estrutura da glândula em pré-antese	Estrutura da glândula em antese	Longevidade da glândula	Aparência do exsudato	Principais substâncias encontradas no exsudato	Via de liberação do exsudato	Tipo de dispersão do pólen	Observações de campo
PIP -PIP	<i>Anadenanthera colubrina</i>	Glândula volumosa com pedúnculo curto	Glândula colabada e alongamento do pedúnculo	Caduca na antese	(1) mais elétron-denso de aspecto granular; (2) gotas menos eletron-densas de aspecto liso	Compostos fenólicos e gotas lipídicas	Exsudato osmiofílico e gotas lipídicas atravessam a parede gradualmente	Políades	Abelhas caminham sobre a inflorescência sem coletar a glândula
PIP -PIP	<i>Parapiptadenia rigida</i>				(1) mais elétron-denso de aspecto rígido; (2) menos eletron-denso de aspecto granular; (3) gotas menos eletron-densas de	Compostos fenólicos	Exsudato osmiofílico e gotas lipídicas atravessam a parede gradualmente	Políades	

aspecto liso

PIP-ADE	<i>Tetrapleura tetraptera</i>	Glândula volumosa	Políades aderidas à glândula colabada	Permanente na antese	(1) menos elétron-denso de aspecto granular; (2) gotas mais eletrón-densas de aspecto liso	Compostos fenólicos	Pequenas gotas osmioflicas atravessam a parede celular	Políades	
PIP-ENT	<i>Adenantha pavonina</i>	Glândula volumosa	Glândula colabada	Permanente na antese	(1) menos elétron-denso de aspecto granular; (2) gotas mais eletrón-densas de aspecto liso	Compostos fenólicos (?)	Exsudato é liberado através da parede celular gradualmente	Políades	Abelhas caminham sobre a inflorescênci a sem coletar a glândula
PIP-ENT	<i>Entada polystachya</i>	Glândula volumosa	Glândula colabada	Removidas	Liso	Polissacarí- deos	Rompimento da parede celular pelo aumento da pressão exercida pelo exsudato	Mônades	Abelhas coletam a glândula juntamente com o pólen
PENT	<i>Pentaclethra</i>	Porção	Formação de	Permanente	(1) aspecto	Polissacarí-	Por um poro na	Mônades	Abelhas

<i>macroloba</i>	cônica se torna mais conspícua	um poro na parte distal da porção cônica da glândula	na antese	granular; (2) aspecto liso	deos (grãos de amido) e proteínas	região ventral formado pela degradação das células epidérmicas e centrais	visitam as flores
------------------	--------------------------------	--	-----------	----------------------------	-----------------------------------	---	-------------------

Discussão

Em Mimosoideae, tipos morfológicos distintos de glândulas em anteras também apresentam diferenças em relação ao seu funcionamento, exercendo, provavelmente, funções diferentes nos diferentes táxons em que ocorrem. Alguns dos aspectos que parecem corroborar essa hipótese e devem ser considerados ao inferir funções às glândulas são os diferentes graus de alteração estrutural das glândulas durante a antese, a persistência ou senescência da glândula na antera nos diferentes táxons, a caracterização do exsudato produzido pelas glândulas e o comportamento dos visitantes florais.

Alterações estruturais observadas entre a pré-antese e a antese, ou mesmo a persistência/senescência da glândula na antera parecem refletir a morfologia particular de cada glândula, o que por sua vez, interfere nos tipos de interações dos visitantes florais. Em *Pentaclethra maculosa* (tipo *Pentaclethra*), a robustez e vascularização da glândula (De Barros e Teixeira 2016) devem dificultar sua senescência ou sua remoção por visitantes florais. A presença de uma projeção cônica com a formação de um poro apical nesta glândula possibilita a liberação de exsudato sem que ela seja removida. Glândulas sésseis como as encontradas em *Prosopis africana* (tipo *Prosopis africana*) e nas espécies de *Gagnebina* (tipo *Gagnebina*) (De Barros e Teixeira 2016) também devem apresentar resistência à remoção durante a antese, pois uma vez que não apresentam pedúnculo, retirá-las danificaria os tecidos da antera. Nas demais espécies estudadas o pedúnculo das glândulas é mais frágil, o que facilita sua remoção por visitantes florais ou sua senescência. Em *Anadenanthera colubrina*, por exemplo, o alongamento e o estreitamento do pedúnculo na antese deve favorecer a senescência precoce da glândula.

A natureza química do exsudato das glândulas também interfere no comportamento dos visitantes florais. As glândulas que ocorrem em *Entada polystachya* (tipo Piptadenia subtipo Entada), por exemplo, produzem um exsudato de natureza polissacarídica, liberado para o ambiente externo pelo rompimento das glândulas, e são removidas das anteras durante a coleta de pólen pelas abelhas. Considerando que *Entada polystachya* dispersa seus grãos de pólen em mônades, nesta espécie as glândulas parecem ter um papel importante na agregação da massa de pólen transportada nas pernas traseiras destes insetos, resultando em uma forma de dispersão análoga às poliades, muito comuns em Mimosoideae (Elias 1981).

As glândulas do tipo Piptadenia subtipo Piptadenia que ocorrem em *Anadenanthera colubrina* e *Parapiptadenia rigida* são muito semelhantes quanto ao funcionamento. Nestas espécies, a reação negativa para terpenos nos testes histoquímicos (Tabela 2) pode significar que o exsudato é liberado lentamente e em pequenas gotas, como observado nas análises ultraestruturais. A liberação gradual do exsudato lipofílico aliada à observação de que em *Anadenanthera colubrina* as glândulas não são removidas pelo polinizador, indicam que tais glândulas atuam na atração de polinizadores pela produção de fragrâncias florais, sendo caracterizadas como osmóforos (ver Vogel 1990).

Osmóforos são caracterizados pela ocorrência restrita em alguma peça floral, e pela produção de terpenos (principal componente da fragrância floral) que são liberados continuamente durante a antese, geralmente por células da epiderme (Marinho et al., 2013). Em *Anadenanthera colubrina* e *Parapiptadenia polystachya*, as células produzem ainda um segundo exsudato osmiofílico, provavelmente compostos de natureza fenólica. Compostos fenólicos já foram relatados em osmóforos de espécies de

Leguminosae e acredita-se que a sua degradação nas células secretoras possa contribuir com a composição da fragrância floral (Marinho et al. 2013).

Similarmente, as gotas osmiofílicas encontradas nas glândulas de *Adenantha pavonina* e *Tetrapleura tetraptera* devem tratar-se de terpenos (ver Gunningan e Steer 1996). Em ambas as espécies, o fato do exsudato atravessar a parede celular de forma gradual e contínua, combinado à informação da natureza terpênica do exsudato, indica que tais glândulas também atuam como osmóforos. Apesar de apresentarem tipos distintos de glândulas, *Adenantha* e *Tetrapleura* compõem com outros gêneros o grupo monofilético *Adenantha* (LPWG 2013). A similaridade quanto à composição e forma de liberação do exsudato, ainda que as glândulas sejam morfologicamente distintas, parece refletir a proximidade filogenética destas espécies. As glândulas de *Tetrapleura tetraptera* ainda parecem ter uma segunda função, que é a produção de substâncias aderentes, visto que políades foram encontradas aderidas à glândula durante a antese.

Outra hipótese que tem sido associada às glândulas nas anteras de Mimosoideae é a produção de voláteis repelentes de formigas (Stone et al. 2003), em especial para espécies de *Acacia*, nas quais foi registrada uma forte interação com formigas patrulheiras (Willmer e Stone 1997; Stone et al. 2003). Durante a antese floral, o número de formigas patrulheiras diminui consideravelmente, o que favorece a visitaçao de polinizadores potenciais para a planta (Willmer e Stone 1997; Stone et al. 2003). Sugeriu-se, assim, que as glândulas nas anteras de espécies de *Acacia* poderiam ser as responsáveis por uma fragrância floral que inibisse a ação das formigas durante o período de polinização (Stone et al., 2003). No presente estudo, essa hipótese poderia ser válida para aquelas espécies cujas glândulas não são removidas e que produzem pequenas quantidades de exsudato de natureza terpênica, como *Anadenantha*

colubrina, *Parapiptadenia rigida*, *Adenantha pavonina* e *Tetrapleura tetraptera*.

Estudos ecológicos que demonstrem a relação dessas espécies com formigas patrulheiras são ainda necessários para uma melhor investigação dessa hipótese.

A diversidade morfológica encontrada nas glândulas em anteras de Mimosoideae parece refletir a diversidade funcional das glândulas, uma vez que glândulas com morfologia similar também apresentam funcionamento e natureza do exsudato semelhantes. Ainda, é possível que táxons proximalmente relacionados possam apresentar glândulas com funções correspondentes, ainda que morfológicamente distintas.

Os diferentes aspectos encontrados em relação ao funcionamento das glândulas, caracterização do exsudato e diferentes formas de liberação do exsudato, indicam que apesar das glândulas apresentarem uma origem meristemática conservada em Mimosoideae (Parte 2), as funções exercidas por elas provavelmente não são conservadas no clado, e podem estar mais relacionadas a respostas a pressões seletivas ambientais (Endress 1994, Fanh 2002). Nosso estudo aponta que a combinação de dados de observação de campo com outros de microscopia avançada pode ser um instrumento valioso na elucidação de funções para estruturas secretoras, principalmente de estruturas pouco conhecidas como as glândulas em anteras.

Referências

- Beardsell, D. V., Williams, E. G., Knox, R. B. 1989. The structure and histochemistry of the nectary and anther secretory tissue of the flowers of *Tryptomene calycina* (Lindl.) Stapf (Myrtaceae). *Australian Journal of Botany*, 37:65-80.
- Bourgaud, F.; Gravot, A.; Milesi S.; Gontier E. 2001. Production of plant secondary metabolites: a historical perspective. *Plant Science*, 161:839–851.

- Ciccarelli, D., Garbari, F. Pagni, A. M. 2008. The flower of *Myrtus communis* (Myrtaceae): Secretary structures, unicellular papillae, and their ecological role. *Flora*, 203:85-93.
- Chaudry, B. & Vijayaraghavan, M. R. 1992. Structure and function of the anther gland in *Prosopis juliflora* (Leguminosae, Mimosoideae): a histochemical analysis. *Phyton Annales Rei Botanicae*, 32(1):1-7.
- David, R. & Carde, J.P. 1964. Coloration différentielle des inclusions lipidique et terpeniques des pseudophylles du *Pin maritime* au moyen du reactif Nadi. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l' Academie des Sciences Paris* D258 : 1338-1340.
- Fahn A. 1979. *Secretary Tissues in Plants*. Academic Press, New York.
- Fahn, A. 2002. Functions and locations of secretory tissues in plants and their possible evolutionary trends. *Israel Journal of Plant Sciences*, 50: S59 - S64
- Gerrits, P. O. 1991. The application of glycol methacrylate in histotechnology; some fundamental principles. Department of Anatomy and Embryology, State University Groningen, Netherlands
- Johansen, D. A. 1940. *Plant microtechnique*. McGraw-Hill Book Company Inc., New York, 523p.
- Judd, W. S., Campbell, C. S., Kellog, E. A., Stevens, P. F., Donoghue, M. J. 2009. *Sistemática Vegetal: um enfoque filogenético*. 3ª ed. Porto Alegre, Artmed, 623p.
- Karnovsky, M. J. 1965. A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolarity for use in electron microscopy. *Journal of Cell Biology*, 27: 137A-138A.
- Ladd, P. G., Parnell, J. A. N., Thomson, G. 1999. Anther diversity and function in *Verticordia* DC. (Myrtaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 219:79-97.

- Lewis, G.; Schrire B.; Mackinder, B. & Lock, M. 2005. Legumes of the World. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Lopes, A. V., Vogel, S., Machado, I. C. 2002. Secretary trichomes, a substitutive floral nectar source in *Lundia* A. DC. (Bignoniaceae), a genus lacking a functional disc. *Annals of Botany*, 90: 169-174.
- Luckow, M. & Grimes, J. 1997. A survey of anther glands in the mimosoid legume tribes Parkieae and Mimoseae. *American Journal of Botany*, 84(3):285-297.
- Luckow M, Miller JT, Murphy DJ, Livshultz T. 2003. A phylogenetic analysis of the Mimosoideae (Leguminosae) based on chloroplast DNA sequence data. *Advances in Legume Systematics, Part 10*. Klitgaard BB, Bruneau. Royal Botanic Gardens Kew, UK.
- Manzilla V & Bruneau A. 2012. Phylogeny reconstruction in the Caesalpinieae grade (Leguminosae) based on duplicated copies of the sucrose synthase gene and plastid markers. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 65: 149–162.
- Marinho CR, Souza CD, Barros TC & Teixeira SP. 2014. Scent glands in legume flowers. *Plant Biology (Stuttgart)*, 16(1): 215–226.
- McManus, I. F. A. 1948. Histological and histochemical use of periodic acid. *Stain technology*, 23: 99-108.
- Melo, Y., Machado, S. R., Alves, M. 2010. Anatomy of extrafloral nectaries in Fabaceae from dry-seasonal forest in Brazil. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 163: 87–98.
- Moyano, F., Cocucci, A., Sársic, A. 2003. Accessory pollen adhesive from glandular trichomes on the anthers of *Leonurus sibiricus* L. (Lamiaceae). *Plant Biology*, 5:411-418.
- O'Brien, T. P., Feder, N. & McCully, M. E., 1964. Polychromatic staining of plant cell walls by Toluidine Blue O. *Protoplasma*, 59 : 368-373.

- Reynolds, E.S. 1963. The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in electronmicroscopy. *Journal of Cell Biology*, 17: 208-213.
- Stone, G. S.; Raine, E. N.; Prescott, M.; Wilmer, P. G. 2003. Pollination ecology of acacias (Fabaceae, Mimosoideae). *Australian Systematic Botany* 16:103-118.
- Tucker, S. C. 1993. Floral ontogeny in *Sophoreae* (Leguminosae, Papilionoideae). I *Myroxylon* (Myroxylon group) and *Castanospermum* (Angylocalyx group). *American Journal of Botany*, 80: 65-75.
- Vidal, B. C. 1970. Dichroism in collagen bundles stained with Xylidine Ponceau 2 R. *Ann. Histoch.*, v. 15, p. 289-296, 1970.
- Vogel, S. 1990. The role of scent glands in pollination: on the structure and function of osmophores. Washington: Smithsonian Institution Libraries. (Translated by S.S. Renner).
- Vogel, S. 1997. Remarkable nectaries: structure, ecology, organophyletic perspectives. I. Substitutive nectaries. *Flora*, 192: 305–333.
- Watson, M. L. 1958. Staining of tissue sections for electron microscopy with heavy metals. *Journal Biophysical and Biochemical Cytology*, 4 (4): 475-478.
- Willmer, P. G. & Stone, G. N. 1997. How aggressive ant-guards assist seed-set in *Acacia* flowers. *Nature*, 388: 165 – 167.
- Zobayed, S.M. a et al., 2006. Plant-environment interactions: Accumulation of hypericin in dark glands of *Hypericum perforatum*. *Annals of botany*, 98(4), pp.793–804.

Parte 4: Evolução de glândulas em anteras de Mimosoideae

Resumo

As glândulas que ocorrem em anteras de Mimosoideae provêm caracteres com significado filogenético potencial. Outros caracteres relacionados à flor também se destacam na taxonomia do grupo e podem estar relacionados com a ocorrência das glândulas. O objetivo deste estudo foi reconstruir hipoteticamente a evolução das glândulas em anteras de Mimosoideae aliando dados gerados nas seções anteriores a informações obtidas em literatura em uma análise filogenética recente para Leguminosae. A evolução de outros caracteres relacionados à flor também foi considerada para avaliar seu papel potencial na evolução das glândulas no grupo. A presença de glândulas em anteras parece ter uma origem única em Mimosoideae, com alguns eventos de perda. O estado ancestral da estrutura das glândulas provavelmente corresponde ao tipo Piptadenia subtipo Adenantha, caracterizado por uma glândula pedunculada de ápice esférico, composta por uma epiderme de células radialmente alongadas delimitando células centrais isodiamétricas. Parece existir uma relação negativa entre a presença das glândulas, a presença de inflorescências de eixo curto, de estames numerosos e de estames unidos. Ainda, a diversidade de tipos de glândulas parece ocorrer juntamente a uma diversidade de tipos de dispersão polínica, enquanto a estabilização de grãos de pólen dispersos em políades ocorreu juntamente à estabilização da presença da glândula do tipo Piptadenia subtipo Piptadenia. A origem única da presença das glândulas em anteras apoia a monofilia de Mimosoideae e pode ser considerada uma apomorfia do clado no contexto da família Leguminosae.

Abstract

The glands that occur in anther Mimosoideae are characters with potential phylogenetic significance. In addition to the glands, other characters related to flower have featured in group taxonomy and may be related to the occurrence of the glands. The objective of this study was to combine the data generated in the previous sections with information obtained from literature about the diversity of glands in a recent phylogenetic analysis to Leguminosae, to reconstruct the evolution of the anther glands in Mimosoideae. The evolution of other traits related to flower were also considered to assess their potential role in the evolution of the glands in the group. Analyzes indicate that the presence of anther glands has a single origin in Mimosoideae, with some loss events. The ancestral state of the structure of the anther glands probably corresponds to the type *Piptadenia* subtype *Adenantha*, characterized by a stalked glands with spherical apex composed by a radially elongate epidermis cells delimiting central isodiametric cells from which derive most types of glands. There seems to be a negative relation between the presence of the glands with the presence of the inflorescences that differ from type 'spike', numerous stamens and united stamens. Also, the diversity of types of anther glands appears to occur along the variety of types of pollen dispersal, while the stabilization of pollen grains dispersed in polyads occurred along the stabilization of the presence of the *Piptadenia* subtype *Piptadenia* anther gland. The single origin of the anther gland presence supports the monophyly of Mimosoideae and may be considered an apomorphy of the clade in the Leguminosae family context.

Introdução

As glândulas, ou estruturas secretoras, provêm caracteres de destaque na taxonomia de grupos de plantas e, embora alguns estudos apontem tendências evolutivas das glândulas (Fahn 1979, 2002; Pascal et al. 2000; Luckow e Grimes 1997; Endress 1994), estudos que abordem a evolução dessas estruturas são recentes e raros (Fougère-Danezan 2010; Marazzi et al. 2013; Santos-Silva et al. 2013; Nogueira et al. 2013). Em Leguminosae, o estudo da evolução de glândulas tem revelado aspectos interessantes a respeito da homologia e homoplasia de caracteres úteis à taxonomia, além de fornecerem subsídios para a discussão sobre a monofilia de grupos (Fougère-Danezan 2010; Santos-Silva et al. 2013; Marazzi et al. 2013).

As glândulas que ocorrem nas anteras de espécies de Mimosoideae apresentam uma grande diversidade morfológica (Rao 1954; Chaudry e Vijayaraghavan 1992; Dilcher et al. 1992; Luckow e Grimes 1997; De Barros e Teixeira 2016) e são caracteres com significado filogenético potencial, visto que grupos proximalmente relacionados em Mimosoideae parecem apresentar glândulas com morfologia similar. Apesar da sua diversidade, estudos ontogenéticos apontam que as glândulas compartilham uma origem meristemática comum (Parte 2) sugerindo que são estruturas homólogas em Mimosoideae. Apesar de seu valor taxonômico claro (Luckow e Grimes 1997; De Barros e Teixeira 2016), estudos sobre a evolução das glândulas em anteras ainda não foram realizados para Mimosoideae.

São descritos seis tipos de glândulas para o grupo (ver De Barros & Teixeira 2016): (1) Piptadenia subtipo Piptadenia, um glândula pedunculada de ápice esférico composta por células isodiamétricas; (2) Piptadenia subtipo Adenantha, uma glândula pedunculada de ápice esférico composta de uma camada de células epidérmicas radialmente alongadas e centrais isodiamétricas; (3) Piptadenia subtipo Entada, uma

glândula pedunculada de ápice esférico composta por uma camada de células epidérmicas radialmente alongadas que delimita um lúmen; (4) tipo *Pentaclethra*, uma glândula robusta composta por uma camada epidérmica em paliçada e células centrais isodiamétricas, com pedúnculo vascularizado; (5) tipo *Prosopis africana*, uma glândula sésil, robusta e vascularizada e (6) o tipo *Gagnebina*, uma glândula acuminada composta por células alongadas.

Além das glândulas em anteras outras características relacionadas com o androceu, como o número variável de estames por flor e o grau de união dos estames, têm sido ressaltadas na delimitação de tribos tradicionais em *Mimosoideae* (veja Bentham 1975; Elias 1981). De fato é interessante notar que algumas características relacionadas ao androceu parecem não se sobrepor na mesma tribo. Representantes de *Mimoseae* s. l., por exemplo, podem ter glândulas nas anteras, flores com até dez estames e diferentes tipos de dispersão polínica, como as mônades e políades (Elias 1981). Por outro lado, espécies de *Ingeae* s. l. não possuem glândulas em anteras, mas apresentam flores com estames numerosos e dispersam os grãos de pólen exclusivamente em políades (Nielsen 1981).

Os estames podem atuar na atração óptica e olfativa de polinizadores, e no caso das espécies de *Mimosoideae*, em que as flores apresentam um perianto reduzido, os estames muitas vezes desempenham o papel principal nesta atração (Endress 1994). Ainda, muitas flores em *Mimosoideae* são pequenas e compõem inflorescências densas que atuam como unidades florais (Endress 1994). Considerando que as glândulas em anteras são parte da estrutura floral e que as principais funções atribuídas a elas sejam relacionadas à polinização, é possível que sua ocorrência seja influenciada por outros caracteres florais.

Portanto, o objetivo deste estudo foi reconstruir hipoteticamente a evolução das glândulas em anteras de Mimosoideae aliando dados gerados por estudos anteriores sobre a diversidade das glândulas em anteras (De Barros e Teixeira 2016, Partes 2 e 3) a outros disponíveis na literatura em uma análise filogenética recente para Leguminosae (Simon et al 2009). Outros caracteres relacionados à flor também foram considerados com o intuito de avaliar seu papel potencial na evolução das glândulas.

Materiais e métodos

Diversidade das glândulas em anteras de Mimosoideae e análises percentuais preliminares

Para obter um cenário evolutivo sobre as glândulas em anteras de Mimosoideae uma matriz de dados para 201 táxons de Mimosoideae e três táxons (*Erythrophleum ivorense* A. Chev., *Erythrophleum suaveolens* (Guill. & Perr.) Brenan e *Pachyelasma tessmannii* (Harms) Harms) como grupo externo foi gerada, a partir da filogenia para Leguminosae de Simon et al. (2009).

Toda a literatura disponível para os 204 taxóns foi revista considerando-se sete caracteres: (1) ocorrência de glândulas nas anteras, (2) morfologia externa das glândulas, (3) estrutura completa das glândulas (morfologia externa e anatomia), (4) número de estames por flor, (5) grau de união dos estames, (6) tipo de dispersão do pólen e (7) tipo de inflorescência. Os três primeiros caracteres (1, 2 e 3) são relacionados à diversidade de glândulas em anteras de Mimosoideae enquanto que os últimos quatro caracteres (4,5,6 e 7) foram levantados a partir da observação de que as glândulas pareciam ocorrer com mais frequência nas anteras quando alguns estados de caracteres estavam presentes. Por exemplo, dentre os 201 táxons analisados de Mimosoideae, encontramos 79 com glândulas nas anteras. As análises percentuais

mostraram que dos 79 táxons com glândulas nas anteras, aproximadamente 89% apresentam flores com até dez estames; 100% apresentam estames livres; 74% apresentam grãos de pólen dispersos em alguma forma de agrupamento; e 80% exibem inflorescências de ‘eixo longo’ semelhantes a espigas.

Codificação dos caracteres

Os registros de ocorrência das glândulas em anteras de Mimosoideae foram codificados como: (0) ausente/ (1) presente. A caracterização da morfologia externa das glândulas foi baseada no estudo de Luckow & Grimes (1997) e codificada como: (0) glândula ausente/ não se aplica; (1) tipo Piptadenia; (2) tipo Gagnebina; (3) tipo Pentaclethra; (4) tipo Prosopis africana. A caracterização estrutural completa das glândulas (morfologia externa e anatomia) foi baseada nos dados obtidos em De Barros & Teixeira (2016) e codificada como: (0) glândula ausente/não se aplica; (1) Piptadenia subtipo Piptadenia; (2) Piptadenia subtipo Adenantha; (3) Piptadenia subtipo Entada; (4) tipo Gagnebina; (5) tipo Pentaclethra; (6) tipo Prosopis africana.

Os caracteres relacionados ao androceu foram baseados em Elias (1981). O número de estames foi codificados em: (0) 5 (= 5 estames férteis + número variável de estaminódios); (1) 10; (2) numerosos (maiores que 10). O grau de união de estames foi codificado em (0) estames livres e (1) estames unidos formando um tubo. A caracterização da forma de dispersão polínica foi codificada em (0) pólen disperso em mônades e (1) pólen disperso em agrupamentos (por exemplo, tétrades, políades).

A caracterização da inflorescência foi codificada em (0) inflorescências de eixo curto, distintas do “tipo espiga” e (1) inflorescências de eixo longo, semelhantes ao “tipo espiga”. Para a codificação do caráter ‘tipo de inflorescência’, não foram considerados aspectos como a presença de flores sésseis, o que caracterizaria uma

espiga típica, mas sim o aspecto geral da inflorescência, em especial do eixo, ainda que as flores sejam pedunculadas.

Reconstruções de caráter ancestral e árvores espelhadas

A evolução das glândulas em anteras de Mimosoideae associada aos demais caracteres selecionados foi estudada por meio da reconstrução dos caracteres ancestrais utilizando-se uma filogenia molecular para Leguminosae baseada em sequências de genes *matK* publicada por Simon et al (2009) e uma matriz de dados da diversidade das glândulas e de outros caracteres relacionados à flor para 201 táxons de Mimosoideae e três táxons como grupo externo. No caráter ‘ocorrência de glândulas’ o grupo externo ‘tradicional Caesalpinioideae’ também foi utilizado para comparações porque um contexto filogenético mais abrangente foi necessário para a correta interpretação dos resultados.

As análises de reconstrução de caráter ancestral foram feitas utilizando-se a MCC tree (maximum clade credibility tree) resultante das análises filogenéticas de Simon et al. (2009) para 849 táxons de Leguminosae. Os caracteres foram otimizados sob o critério de parcimônia, considerados não-ordenados, e implementados no Mesquite 3.04 (Madison e Madison 2015). Após as análises de reconstrução ancestral, a comparação das reconstruções entre caracteres foi feita utilizando-se árvores espelhadas (Mirror trees).

Resultados

As informações obtidas na literatura a respeito dos caracteres selecionados neste estudo para espécies de Mimosoideae resultaram em uma matriz de dados morfológicos para o grupo (Tabela 1).

Tabela 1 Matriz de dados morfológicos obtida a partir de informações da literatura para os caracteres selecionados no presente estudo.

	Espécie	Ocorrência de glândulas	Morfologia externa	Estrutura	Número de estames	União de estames	Tipo de dispersão de pólen	Tipo de inflorescência	Referência
Grupo externo	<i>Erythrophleum ivorense</i>	?	?	?	10	livres	mônades	longo	Polhill e Vidal 1981
	<i>Erythrophleum suaveolens</i>	?	?	?	10	livres	mônades	longo	Polhill e Vidal 1981
	<i>Pachyelasma tessmannii</i>	?	?	?	10	livres	mônades	longo	Polhill e Vidal 1981
Mimosoideae	<i>Acacia arenaria</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	curto	Vassal 1981
	<i>Acacia bidwilli</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	?	Vassal 1981
	<i>Acacia caven</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	curto	Vassal 1981
	<i>Acacia chiapensis</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	?	Vassal 1981
	<i>Acacia cochliacantha</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	curto	Vassal 1981
	<i>Acacia collinsii</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	longo	Vassal 1981
	<i>Acacia constricta</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	curto	Vassal 1981
	<i>Acacia cornigera</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	longo	Vassal 1981
	<i>Acacia drepanolobium</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	?	Vassal 1981
	<i>Acacia erioloba</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	curto	Vassal 1981
	<i>Acacia farnesiana</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	curto	Vassal 1981
	<i>Acacia haematoxylon</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	curto	Vassal 1981
	<i>Acacia hindsii</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	longo	Vassal 1981
<i>Acacia karoo</i> (= <i>Vachellia karoo</i>)	presente	PIP	?	numerosos	livres	agrupado	curto	Robbertse et al. 2014	
<i>Acacia luederitzii</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	curto	Vassal 1981	

<i>Acacia macracantha</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	curto	Vassal 1981
<i>Acacia neovernicosa</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	curto	Vassal 1981
<i>Acacia nilotica</i>	presente	PIP	PIP-PIP	numerosos	livres	agrupado	curto	Vassal 1981; De Barros e Teixeira 2016
<i>Acacia pennatula</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	curto	Vassal 1981
<i>Acacia rigidula</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	longo	Vassal 1981
<i>Acacia schaffneri</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	curto	Vassal 1981
<i>Acacia schottii</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	?	Vassal 1981
<i>Acacia seyal</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	curto	Vassal 1981
<i>Acacia tortilis</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	curto	Vassal 1981
<i>Acaciella angustissima</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	livres	agrupado	curto	Rico Arce e Bachman 2006
<i>Acaciella boliviana</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	livres	agrupado	curto	Rico Arce e Bachman 2006
<i>Acaciella glauca</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	livres	agrupado	curto	Rico Arce e Bachman 2006
<i>Adenanthera pavonina</i>	presente	PIP	PIP-ENT	10	livres	agrupado	longo	Nielsen e Guinet 1992; De Barros e Teixeira 2016
<i>Adenanthera pavonina2</i>	presente	PIP	PIP-ENT	10	livres	agrupado	longo	Nielsen e Guinet 1992; De Barros e Teixeira 2016
<i>Alantsilodendron</i>	presente	PIP	?	10	livres	agrupado	curto	Luckow e

<i>alluadianum</i>									Grimes 1997; Du Puy et al. et al. 2002
<i>Alantsilodendron humbertii</i>	presente	?	?	10	livres	agrupado	curto		Du Puy et al. 2002
<i>Alantsilodendron pilosum</i>	presente	PIP	?	10	livres	agrupado	curto		Du Puy et al. 2002
<i>Albizia adinocephala</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	unidos	agrupado	curto		Nielsen 1981; Queiroz 2009
<i>Albizia harveyi</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	unidos	agrupado	curto		Nielsen 1981; Queiroz 2009
<i>Albizia julibrissin</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	unidos	agrupado	curto		Nielsen 1981; Queiroz 2009
<i>Albizia kalkora</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	unidos	agrupado	curto		Nielsen 1981; Queiroz 2009
<i>Albizia sinaloensis</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	unidos	agrupado	curto		Nielsen 1981; Queiroz 2009
<i>Albizia tomentosa</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	unidos	agrupado	curto		Nielsen 1981; Queiroz 2009
<i>Albizia versicolor</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	unidos	agrupado	curto		Nielsen 1981; Queiroz 2009
<i>Amblygonocarpus andongensis</i>	ausente	ausente	ausente	10	livres	agrupado	longo		Banks et al. 2010
<i>Anadenanthera colubrina</i>	presente	PIP	PIP-PIP	10	livres	agrupado	curto		Queiroz 2009; De Barros e Teixeira 2016
<i>Anadenanthera peregrina</i>	ausente	ausente	ausente	10	livres	agrupado	curto		Queiroz 2009
<i>Archidendron irsutum</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	unidos	agrupado	curto		Nielsen 1981
<i>Calliandra californica</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	unidos	agrupado	curto		Queiroz 2009

<i>Calliandra carbonaria</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	unidos	agrupado	curto	Queiroz 2009
<i>Calliandra longoipedicellata</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	unidos	agrupado	curto	Queiroz 2009
<i>Calliandra physocalyx</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	unidos	agrupado	curto	Queiroz 2009
<i>Calliandra surinamensis</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	unidos	agrupado	curto	Queiroz 2009
<i>Calliandropsis nervosus</i>	presente	?	?	5	livres	mônades	curto	Hernández e Guinet 1990
<i>Calpocalyx dinklagei</i>	presente	PIP	PIP-ADE	10	livres	agrupado	longo	Elias 1981; De Barros e Teixeira 2016
<i>Calpocalyx heitzii</i>	presente	?	?	10	livres	agrupado	longo	Lemmens 2006
<i>Cathormion umbellatum</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	unidos	agrupado	curto	Nielsen 1981
<i>Cedrelinga cateniformis</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	unidos	agrupado	curto	Queiroz 2009
<i>Chloroleucon mangense</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	unidos	agrupado	curto	Nielsen 1981; Queiroz 2009
<i>Cojoba catenata</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	unidos	agrupado	curto	Nielsen 1981; Rico-Arce 1991
<i>Cylicodiscus gabunensis</i>	presente	PIP	PIP-PIP	10	livres	mônades	longo	Elias 1981; Luckow e Grimes 1997
<i>Desmanthus acuminatus</i>	ausente	ausente	ausente	10	livres	mônades	curto	Luckow 1993
<i>Desmanthus balsensis</i>	presente	PIP	?	10	livres	agrupado	curto	Luckow 1993
<i>Desmanthus bicornutus</i>	ausente	ausente	ausente	10	livres	mônades	curto	Luckow 1993
<i>Desmanthus cooleyi</i>	ausente	ausente	ausente	10	livres	mônades	curto	Luckow 1993
<i>Dichrostachys paucifoliolata</i>	presente	?	?	10	livres	agrupado	longo	Du Puy et al. 2002
<i>Dichrostachys</i>	presente	?	?	10	livres	agrupado	longo	Du Puy et al.

								2002
<i>richardiana</i>								
<i>Dichrostachys spicata</i>	presente	PIP	PIP-PIP	10	livres	agrupado	longo	Luckow and Grimes 1997; Du Puy et al. 2002
<i>Dichrostachys unijuga</i>	?	?	?	10	livres	agrupado	longo	Elias 1981
<i>Dichrostachys venosa</i>	?	?	?	10	livres	agrupado	longo	Elias 1981
<i>Ebenopsis ebone</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	unidos	agrupado	curto	Nielsen 1981
<i>Elephantorrhiza elephantina</i>	presente	PIP	PIP-ADE	10	livres	mônades	longo	Elias 1981; Luckow and Grimes 1997; De Barros e Teixeira 2016
<i>Entada abyssinica</i>	presente	?	?	10	livres	mônades	longo	Brenan 1966; Elias 1981
<i>Entada rheedei</i>	presente	PIP	?	10	livres	mônades	longo	Du Puy et al. 2002
<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	unidos	agrupado	curto	Nielsen 1981; Queiroz 2009
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	unidos	agrupado	curto	Nielsen 1981; Queiroz 2009
<i>Faidherbia albida</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	unidos	agrupado	curto	Vassal 1981
<i>Fillaeopsis discophora</i>	presente	PIP	?	10	livres	agrupado	longo	Lewis e Elias 1981; Luckow e Grimes 1997
<i>Gagnebina bakoliae</i>	presente	GAGN	?	10	livres	agrupado	longo	Lewis e Guinet 1986
<i>Gagnebina bernieriana</i>	presente	GAGN	?	10	livres	agrupado	longo	Lewis e Guinet 1986

<i>Gagnebina commersoniana</i>	presente	GAGN	GAGN	10	livres	agrupado	longo	Lewis e Guinet 1986; De Barros e Teixeira 2016
<i>Gagnebina pervilleana</i>	presente	GAGN	GAGN	10	livres	agrupado	longo	Lewis e Guinet 1986; Luckow and Grimes 1997
<i>Gagnebina pterocarpa</i>	presente	GAGN	?	10	livres	agrupado	longo	Du Puy et al. 2002
<i>Harvardia mexicana</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	unidos	agrupado	curto	Nielsen 1981
<i>Havardia albicans</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	unidos	agrupado	curto	Nielsen 1981
<i>Havardia pallens</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	unidos	agrupado	curto	Nielsen 1981
<i>Hesperalbizia occidentalis</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	unidos	agrupado	curto	Nielsen 1981
<i>Inga edulis</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	unidos	agrupado	curto	Queiroz 2009
<i>Inga punctata</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	unidos	agrupado	curto	Queiroz 2009
<i>Inga sp.</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	unidos	agrupado	curto	Queiroz 2009
<i>Kanaloa kahoolawensis</i>	ausente	ausente	ausente	10	livres	mônades	curto	Lorence and Wood 1994
<i>Leucaena greggii</i>	ausente	ausente	ausente	10	livres	mônades	curto	Hughes 1998
<i>Leucaena leucocephala</i>	ausente	ausente	ausente	10	livres	mônades	curto	Hughes 1998
<i>Leucaena retusa</i>	presente	GAGN	?	10	livres	mônades	curto	Hughes 1998
<i>Lysiloma acapulcensis</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	unidos	agrupado	curto	Gale e Pennington 2004
<i>Lysiloma divaricatum</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	unidos	agrupado	curto	Gale e Pennington 2004

<i>Lysiloma tergeminum</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	unidos	agrupado	?	Gale e Pennington 2004
<i>Lysiloma watsonii</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	unidos	agrupado	?	Gale e Pennington 2004
<i>Mariosousa acatlensis</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	livres	agrupado	curto	Seigler et al. 2006
<i>Mariosousa coulteri</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	livres	agrupado	curto	Seigler et al. 2006
<i>Mariosousa dolichiostrachya</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	livres	agrupado	curto	Seigler et al. 2006
<i>Mariosousa salazarii</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	livres	agrupado	curto	Seigler et al. 2006
<i>Mariosousa usumatensis</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	livres	agrupado	curto	Seigler et al. 2006
<i>Mariosousa willardiana</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	livres	agrupado	curto	Seigler et al. 2006
<i>Microlobius foetidus</i>	presente	PIP	?	10	livres	agrupado	longo	Luckow and Grimes 1997; Caccavari 2002
<i>Mimosa aculeaticarpa</i>	ausente	ausente	ausente	10	livres	agrupado	curto	Queiroz 2009
<i>Mimosa albida</i>	ausente	ausente	ausente	10	livres	agrupado	curto	Queiroz 2009
<i>Mimosa colombiana</i>	ausente	ausente	ausente	10	livres	agrupado	?	Queiroz 2009
<i>Mimosa guilandinae</i>	ausente	ausente	ausente	10	livres	agrupado	curto	Queiroz 2009
<i>Mimosa myriadenia</i>	ausente	ausente	ausente	10	livres	agrupado	longo	Queiroz 2009
<i>Mimosa nothacacia</i>	ausente	ausente	ausente	10	livres	agrupado	curto	Queiroz 2009
<i>Mimosa quitensis</i>	ausente	ausente	ausente	10	livres	agrupado	curto	Queiroz 2009

<i>Mimosa revoluta</i>	ausente	ausente	ausente	10	livres	agrupado	curto	Queiroz 2009
<i>Mimosa tenuiflora</i>	ausente	ausente	ausente	10	livres	agrupado	longo	Queiroz 2009
<i>Mimozyanthus carinatus</i>	ausente	ausente	ausente	10	livres	mônades	curto	Elias 1981
<i>Neptunia gracilis</i>	presente	PIP	?	5	livres	mônades	curto	Queiroz 2009
<i>Neptunia monosperma</i>	ausente	ausente	ausente	5	livres	mônades	curto	Elias 1981
<i>Newtonia buchananii</i>	presente	PIP	PIP-PIP	10	livres	mônades	longo	Lewis e Elias 1981; De Barros e Teixeira 2016
<i>Newtonia hildebrandtii</i>	presente	PIP	?	10	livres	mônades	longo	Elias 1981
<i>Parapiptadenia pterosperma</i>	presente	PIP	PiP-PIP	10	livres	agrupado	longo	Lima e Lima 1984; De Barros e Teixeira 2016
<i>Parapiptadenia rigida</i>	presente	PIP	PIP-PIP	10	livres	agrupado	longo	Lima e Lima 1984; De Barros e Teixeira 2016
<i>Parapiptadenia zehntneri</i>	presente	?	?	10	livres	agrupado	longo	Lima e Lima 1984
<i>Pararchidendron pruinosum</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	unidos	agrupado	curto	Teppner 2010
<i>Paraserianthes lophantha</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	unidos	agrupado	curto	Nielsen 1981
<i>Parkia biglandulosa</i>	?	?	?	10	livres	agrupado	curto	Hopkins 1986
<i>Parkia multijuga</i>	presente	PIP	PIP-PIP	10	livres	agrupado	curto	Hopkins 1986; De Barros e Teixeira 2016

<i>Parkia speciosa</i>	?	?	?	10	livres	agrupado	curto	Hopkins 1986
<i>Parkia timoriana</i>	?	?	?	10	livres	agrupado	curto	Hopkins 1986
<i>Pentaclethra eetveldeana</i>	presente	?	?	5+(5-10)	livres	mônades	longo	Gilbert e Boutique 1952; Elias 1981
<i>Pentaclethra macroloba</i>	presente	PENT	PENT	5+5	livres	mônades	longo	Elias 1981; De Barros e Teixeira 2016
<i>Pentaclethra macrophylla</i>	presente	?	?	5+(5-10)	livres	mônades	longo	Gilbert e Boutique 1952; Elias 1981
<i>Piptadenia adiantoides</i>	presente	PIP	PIP-PIP	10	livres	agrupado	longo	Luckow e Grimes 1997; Caccavari 2002; Queiroz 2009
<i>Piptadenia flava</i>	presente	?	?	10	livres	agrupado	longo	Queiroz 2009; Caccavari 2002
<i>Piptadenia floribunda</i>	presente	?	?	10	livres	agrupado	longo	Queiroz 2009; Caccavari 2002
<i>Piptadenia irwinii</i>	presente	PIP	?	10	livres	agrupado	longo	Lewis 1991; Caccavari 2002
<i>Piptadenia macradenia</i>	presente	?	?	10	livres	agrupado	longo	Queiroz 2009; Caccavari 2002

<i>Piptadenia minutiflora</i>	presente	?	?	10	livres	agrupado	longo	Queiroz 2009; Caccavari 2002
<i>Piptadenia pteroclada</i>	presente	?	?	10	livres	agrupado	longo	Queiroz 2009; Caccavari 2002
<i>Piptadenia ramosissima</i>	presente	?	?	10	livres	agrupado	longo	Queiroz 2009; Caccavari 2002
<i>Piptadenia robusta</i>	presente	?	?	10	livres	agrupado	longo	Queiroz 2009; Caccavari 2002
<i>Piptadenia stipulacea</i>	presente	?	?	10	livres	agrupado	longo	Queiroz 2009; Caccavari 2002
<i>Piptadenia viridiflora</i>	presente	PIP	PIP-PIP	10	livres	agrupado	longo	Queiroz 2009; Luckow and Grimes 1997
<i>Piptadeniastrum africanum</i>	presente	PIP	PIP- ADE		livres	mônades	longo	Elias 1981; Lewis et al. 2005; De Barros e Teixeira 2016
<i>Piptadeniopsis lomentifera</i>	presente	PIP	?	10	livres	agrupado	curto	Elias 1981
<i>Pityrocarpa leucoxylon</i>	presente	?	?	10	livres	agrupado	longo	Queiroz 2009
<i>Pityrocarpa moniliformis</i>	presente	?	?	10	livres	agrupado	longo	Queiroz 2009
<i>Pityrocarpa obliqua</i>	presente	?	?	10	livres	agrupado	longo	Queiroz 2009
<i>Plathymenia reticulata</i>	presente	PIP	PIP-PIP	10	livres	mônades	longo	Luckow e Grimes 1997;

								Warwick e Lewis 2003; De Barros e Teixeira 2016
<i>Prosopidastrum mexicanum</i>	presente	PIP	?	10	livres	mônades	curto	Elias 1981; Luckow e Grimes 1997
<i>Prosopis elata</i>	presente	PIP	?	10	livres	mônades	longo	Burkart 1976
<i>Prosopis glandulosa</i>	presente	PIP	?	10	livres	mônades	longo	Burkart 1976
<i>Prosopis juliflora</i>	presente	PIP	PIP-PIP	10	livres	mônades	longo	Chaudhry e Vijayaraghavan 1992; Luckow e Grimes 1997
<i>Prosopis nigra</i>	presente	PIP	?	10	livres	mônades	longo	Burkart 1976
<i>Prosopis palida</i>	presente	PIP	?	10	livres	mônades	longo	Burkart 1976
<i>Prosopis rojasiana</i>	presente	PIP	?	10	livres	mônades	longo	Burkart 1976
<i>Pseudopiptadenia suaveolens</i>	presente	PIP	?	10	livres	agrupado	longo	Lewis e Elias 1981; Luckow e Grimes 1997
<i>Pseudoprosopis gillettii</i>	presente	?	?	10	livres	agrupado	longo	Elias 1981; Villiers 1983
<i>Pseudosamanea guachapele</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	unidos	agrupado	curto	Nielsen 1981
<i>Racosperma adoxa</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	curto	Les Pedley 2003
<i>Racosperma ampliceps</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	curto	Les Pedley 2003
<i>Racosperma bancroftii</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	curto	Les Pedley

									2003
<i>Racosperma colei</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	curto		Les Pedley 2003
<i>Racosperma coriaceae</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	curto		Les Pedley 2003
<i>Racosperma leiocalyx</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	curto		Les Pedley 2003
<i>Racosperma melanoxydon</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	curto		Les Pedley 2003
<i>Racosperma microbotrya</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	curto		Les Pedley 2003
<i>Racosperma notabilis</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	curto		Les Pedley 2003
<i>Racosperma penninervis</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	curto		Les Pedley 2003
<i>Racosperma translucens</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	curto		Les Pedley 2003
<i>Racosperma tumida</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	curto		Les Pedley 2003
<i>Samanea saman</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	unidos	agrupado	curto		Nielsen 1981; Queiroz 2009
<i>Schleinitzia insularum</i>	presente	PIP	PIP-PIP	10	livres	agrupado	curto		Luckow e Grimes 1997
<i>Senegalia berlandieri</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	curto		Queiroz 2009
<i>Senegalia bonariensis</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	longo		Queiroz 2009
<i>Senegalia catechu</i>	presente	PIP	?	numerosos	livres	agrupado	longo		Rao 1954
<i>Senegalia eriocarpa</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	?		Vassal 1981
<i>Senegalia erubescens</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	?		Queiroz 2009
<i>Senegalia fructispica</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	?		Vassal 1981

<i>Senegalia gaumeri</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	longo	Queiroz 2009
<i>Senegalia glomerosa</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	curto	Queiroz 2009
<i>Senegalia gregii</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	longo	Queiroz 2009
<i>Senegalia laeta</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	?	Queiroz 2009
<i>Senegalia macrostachya</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	longo	Queiroz 2009
<i>Senegalia modesta</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	longo	Queiroz 2009
<i>Senegalia picachensis</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	?	Queiroz 2009
<i>Senegalia roemeriana</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	curto	Queiroz 2009
<i>Senegalia schweinfurthii</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	curto	Queiroz 2009
<i>Senegalia senegal</i>	presente	PIP	?	numerosos	livres	agrupado	longo	Queiroz 2009
<i>Senegalia soraria</i>	?	?	?	numerosos	livres	agrupado	?	Vassal 1981
<i>Stryphnodendron adstringens</i>	presente	PIP	PIP-PIP	10	livres	agrupado	longo	Scalon 2007; De Barros e Teixeira 2016
<i>Stryphnodendron cf coriaceum</i>	presente	PIP	?	10	livres	agrupado	longo	Scalon 2007
<i>Stryphnodendron coriaceum</i>	presente	PIP	?	10	livres	agrupado	longo	Scalon 2007
<i>Stryphnodendron duckeanum</i>	presente	PIP	?	10	livres	agrupado	longo	Scalon 2007
<i>Stryphnodendron porcatum</i>	presente	PIP	?	10	livres	agrupado	longo	Scalon 2007
<i>Stryphnodendron pulcherrimum</i>	presente	PIP	PIP-PIP	10	livres	agrupado	longo	Luckow e Grimes 1997
<i>Stryphnodendron rotundifolium</i>	presente	PIP	?	10	livres	agrupado	longo	Scalon 2007
<i>Tetrapleura tetraptera</i>	presente	PIP	PIP-ADE	10	livres	agrupado	longo	Elias 1981; Luckow and Grimes 1997;

<i>Xylia africana</i>	presente	PIP	PIP-ADE	10	livres	agrupado	curto	De Barros e Teixeira 2016 Elias 1981; Luckow and Grimes 1997; De Barros e Teixeira 2016
<i>Xylia hoffmannii</i>	presente	PIP	?	10	livres	agrupado	curto	Elias 1981; Du Puy et al. 2002
<i>Zapoteca formosa</i>	ausente	ausente	ausente	numerosos	unidos	agrupado	curto	Hernandez 1989; Queiroz 2009

Ocorrência de glândulas em anteras de Mimosoideae

Registros de glândulas em anteras são encontrados para quase metade dos gêneros de Mimosoideae (ver tabela 1, figura 1). Elas não estão presentes no grupo externo identificado como ‘tradicional Caesalpinoideae’, porém existe dúvida em relação a sua ocorrência em *Erythrophleum* e *Pachyelasma*, gêneros mais proximamente relacionados à Mimosoideae, mas também considerados grupos externos nesta análise. As análises de reconstrução de carácter ancestral indicam que a presença de glândulas em anteras tem uma única origem em Mimosoideae, com duas hipóteses plausíveis: elas podem ter sido herdadas do ancestral comum ao clado (Mimosoideae (*Erythrophleum* + *Pachyelasma*)), ou terem surgido no ancestral comum e exclusivo de Mimosoideae

Em Mimosoideae, as glândulas ocorrem nos grupos: Adenantha I e II; gênero *Pentaclethra*; grupo Entada + *Plathymenia*, grupo Newtonia, grupo informal *Dichrostachys* + *Prosopidastrum*; grupos Leucaena I e II; gênero *Neptunia*; grupo *Mimozyanthus* + *Piptadeniastrum*; grupo *Prosopis* + *Cylicodiscus*; gênero *Parkia*; gênero *Acacia* (= *Vachellia*); no grupo informal *Piptadenia*; e no gênero *Senegalia* (fig. 1). As glândulas estão ausentes em: *Mariosousa*; *Calliandra*; *Acaciella*; *Zygia* e nos demais agrupamentos de Ingeae (I, II, III, IV, V e IV). Dúvidas em relação à ocorrência de glândulas foram registradas para táxons dos seguintes grupos: *Racosperma* I e II; *Senegalia*; *Acacia* (= *Vachellia*); *Parkia*; grupo informal *Dichrostachys*; e no grupo externo (*Erythrophleum* + *Pachyelasma*). Ocorreram nove eventos de perdas de glândulas nas linhagens de Mimosoideae (fig. 2): *Amblygonocarpus andogensis* (gênero monoespecífico) (grupo Adenantha I, fig. 3); *Mimozyanthus carinatus* (gênero monoespecífico) (fig. 4); *Neptunia monosperma* (fig. 4); *Leucaena greegi* e *L. leucocephala* (grupo Leucaena II, fig. 4); no clado *Desmanthus* (exceto *D. balsensis*) +

Kanaloa kahoalawensis (gênero monoespecífico) (grupo *Leucaena* I, fig. 4); *Anadenanthera peregrina* e gênero *Mimosa* (no grupo informal *Piptadenia*, fig. 5); e no grande clado composto por *Mariosousa*, *Calliandra*, *Acaciella*, *Ingeae* (I a VI) e *Racosperma* (fig. 6).

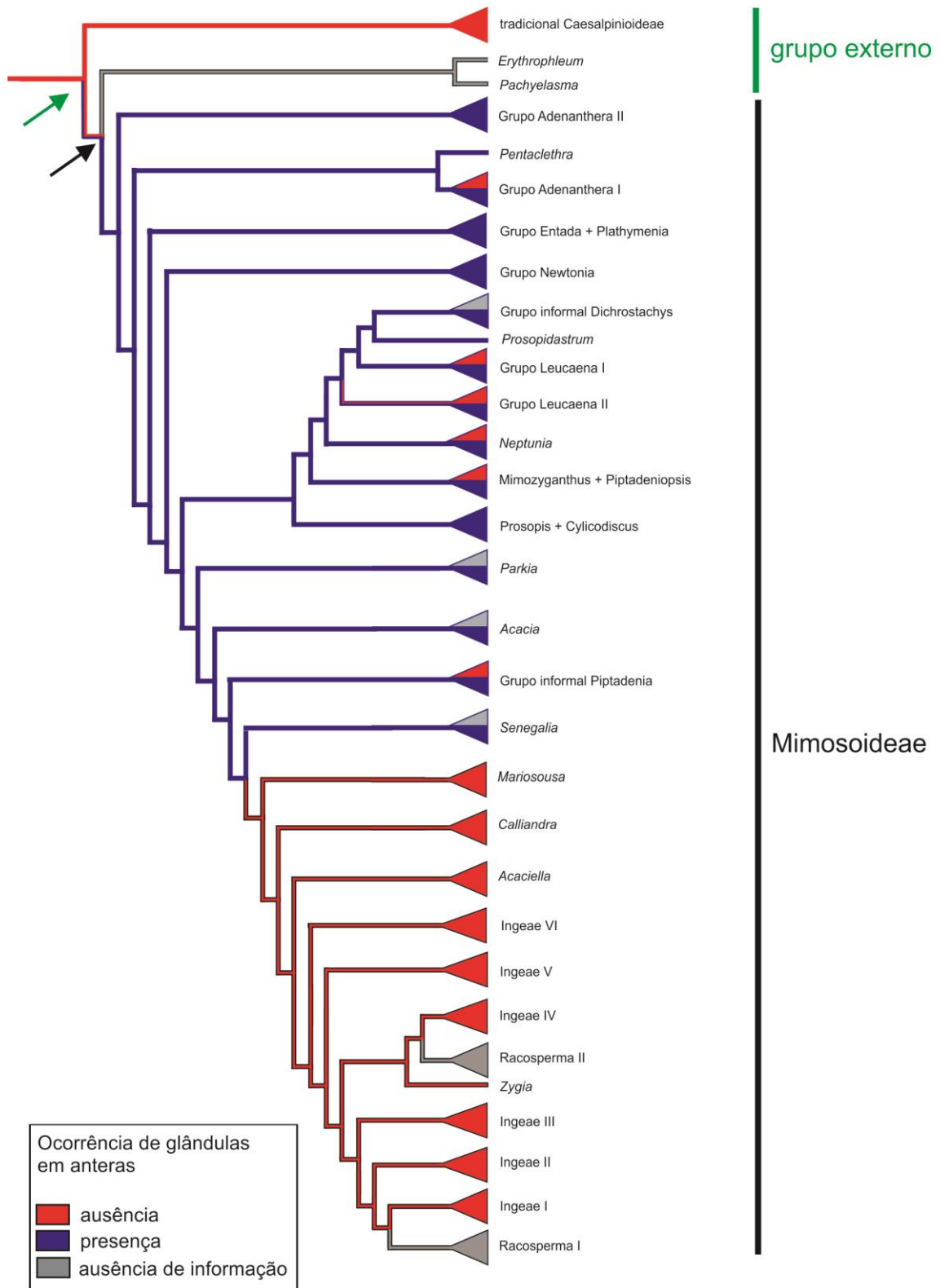


Figura 1 Representação do cladograma de Mimosoideae modificado a partir das análises de Simon et al. (2009) mostrando a reconstrução de caráter ancestral da ocorrência das glândulas em anteras no grupo. A cor azul representa a presença de glândulas na linhagem, a cor vermelha representa a ausência de glândulas, e a cor cinza representa dúvida na ocorrência das glândulas. Note que as glândulas não estão presentes no grupo externo 'tradicional Caesalpinioideae' e que existe dúvida em relação a sua ocorrência no grupo externo (Erythrophleum + Pachelasma). A reconstrução indica que a presença de glândulas tem uma origem única, com duas hipóteses plausíveis: o surgimento das glândulas no ancestral comum ao clado ((Erythrophleum + Pachelasma) Mimosoideae) (seta verde); ou o surgimento da glândula no ancestral comum exclusivo de Mimosoideae (seta preta).

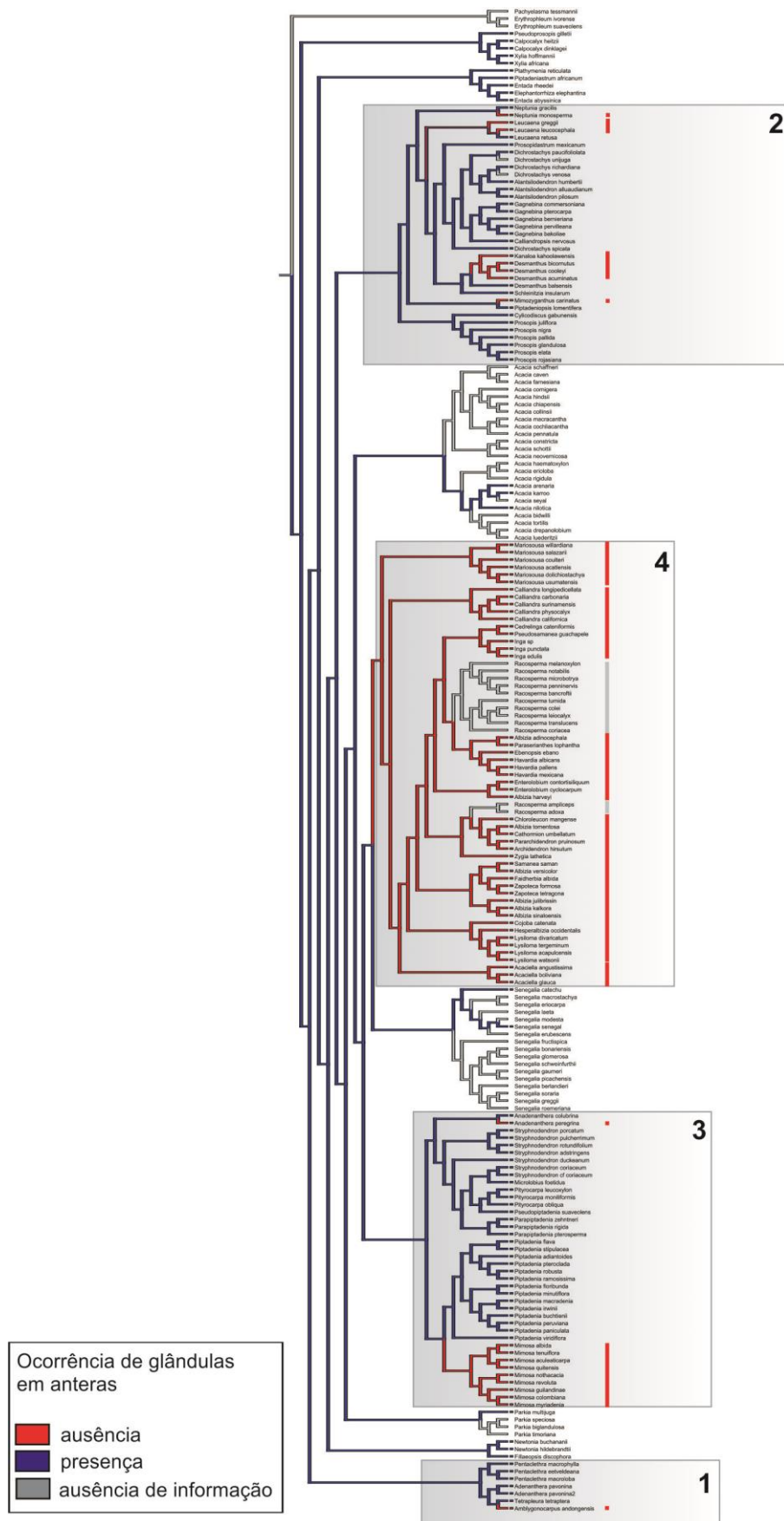


Figura 2 Reconstrução de caráter ancestral mostrando que eventos de perdas das glândulas em anteras ocorreram em quatro grandes clados de Mimosoideae (1, 2, 3 e 4).

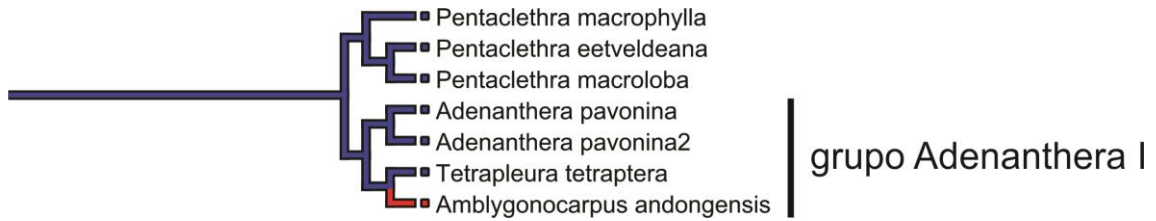


Figura 3 Detalhe do clado 1, mostrando a perda da glândula (em vermelho) no grupo Adenanthera I, na linhagem de *Amblygonocarpus andongensis*.

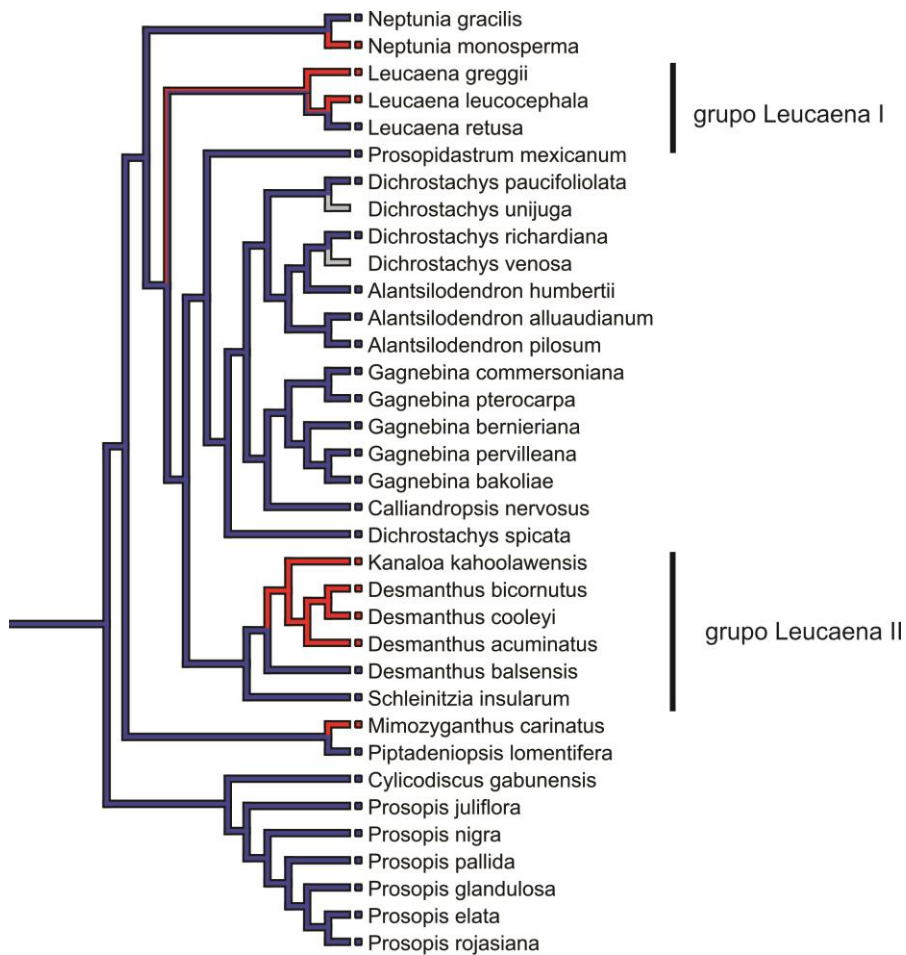


Figura 4 Detalhe do clado 2, mostrando a perda da glândula (em vermelho) na linhagem de *Mimozyganthus carinatus*; no clado Kanaloa + *Desmanthus* (exceto *D. balsensis*); nas linhagens de *Leucaena*; e na linhagem de *Neptunia monosperma*.

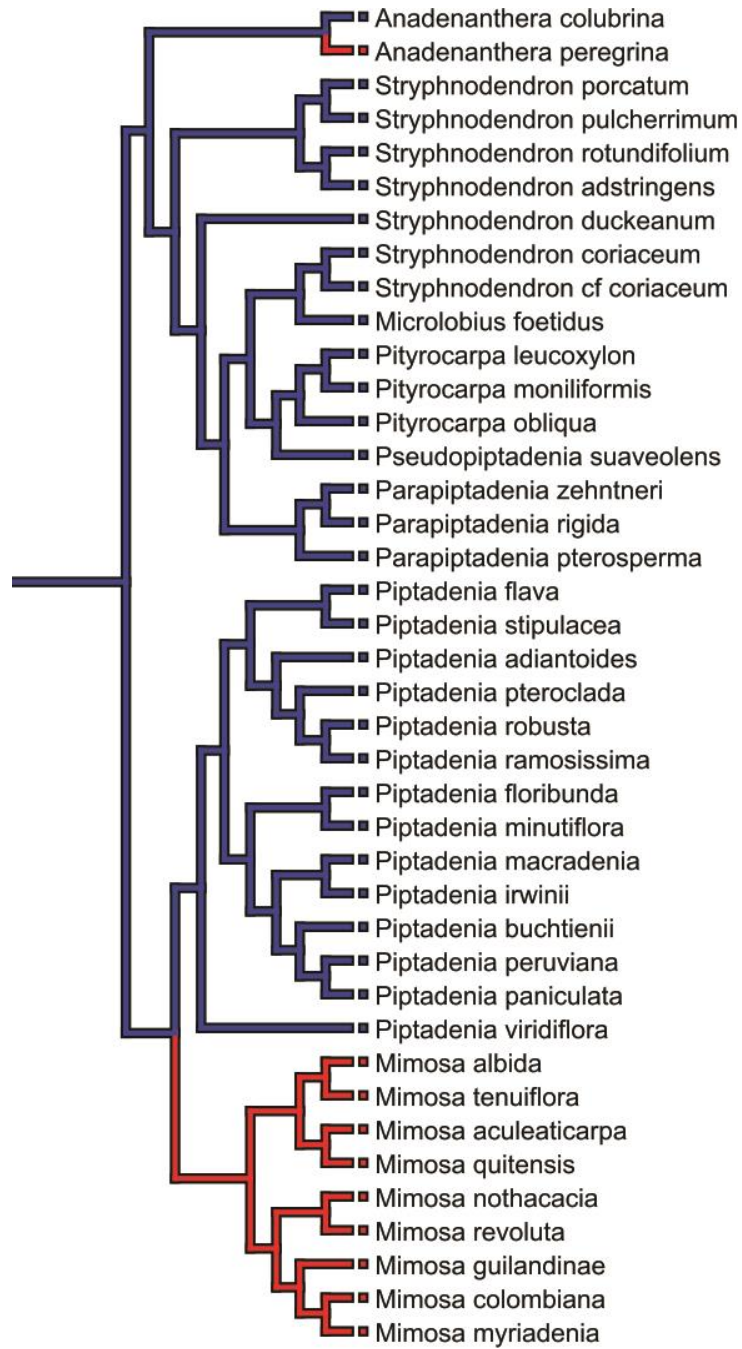


Figura 5 Detalhe do clado 3 representando o grupo informal Piptadenia. Note a perda da glândula (em vermelho) nas linhagens de *Anadenanthera peregrina* e do gênero *Mimosa*.

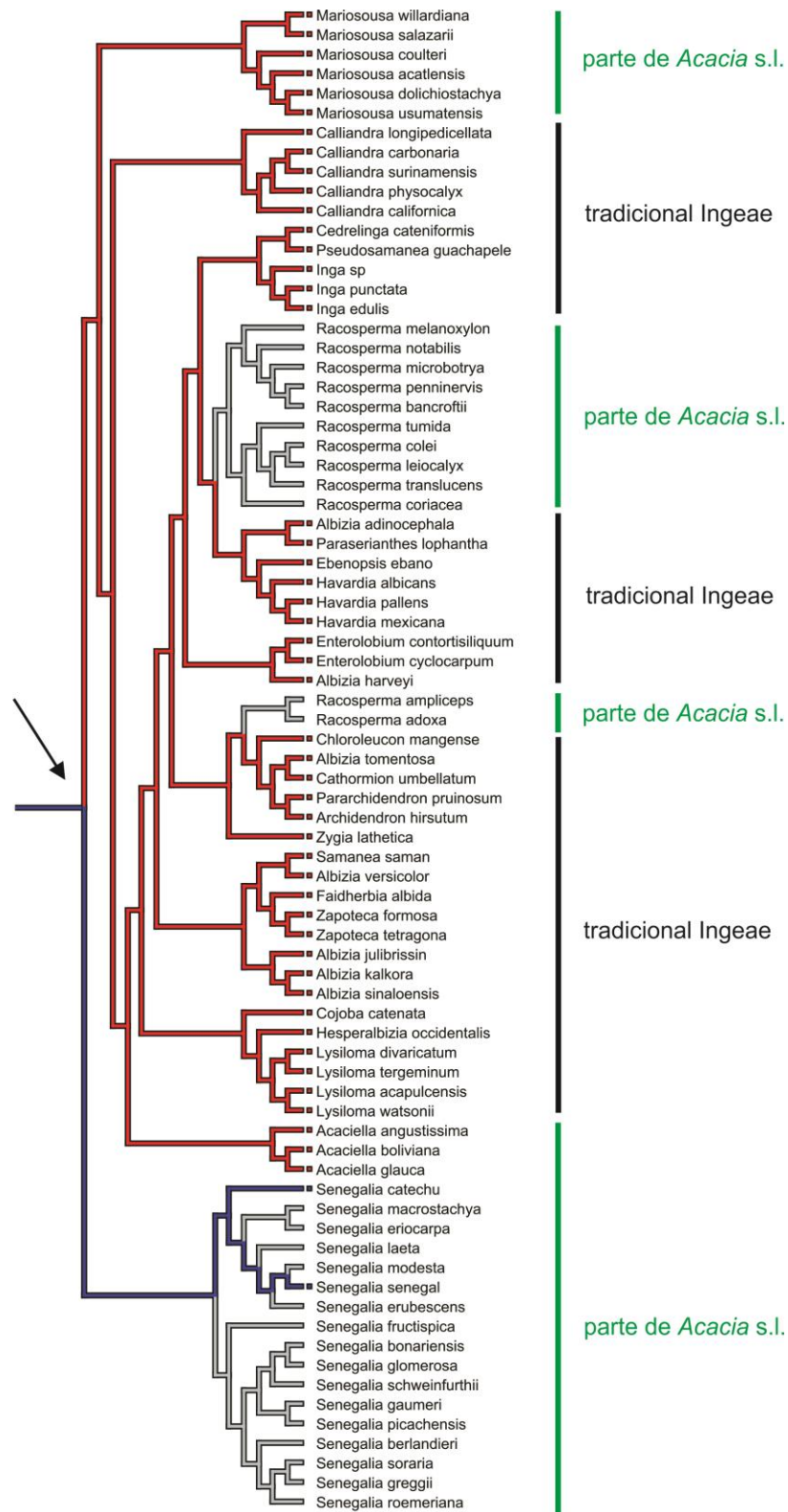


Figura 6 Detalhe do clado 4 representando os grupos da tribo tradicional Ingeae e *Acacia* s.l. Note a perda da glândula (em vermelho) na linhagem (seta) que deriva os gêneros de Ingeae e os gêneros *Mariosousa*, *Acaciella* e *Racosperma*, partes de *Acacia* s. l.

Morfologia externa

As análises de reconstrução de caráter ancestral indicam que glândulas pedunculadas com ápice arredondado, que caracterizam o tipo Piptadenia, surgiram uma única vez em Mimosoideae (fig. 7) e representam o estado ancestral do caráter no grupo. Duas hipóteses são plausíveis: elas podem ter sido herdadas pelo ancestral comum ao clado ((Erythrophleum + Pachyelasma) Mimosoideae); ou foram herdadas pelo ancestral comum e exclusivo de Mimosoideae.

Glândulas do tipo Gagnebina, caracterizadas pelo formato acuminado, tem pelo menos duas origens independentes: uma na linhagem que deriva o clado (Gagnebina + Calliandropsis); e a outra na linhagem de *Leucaena retusa*. Glândulas do tipo Pentaclethra, robustas e com formato triangular, tem apenas uma origem, na linhagem que deriva *Pentaclethra mabroloba*.

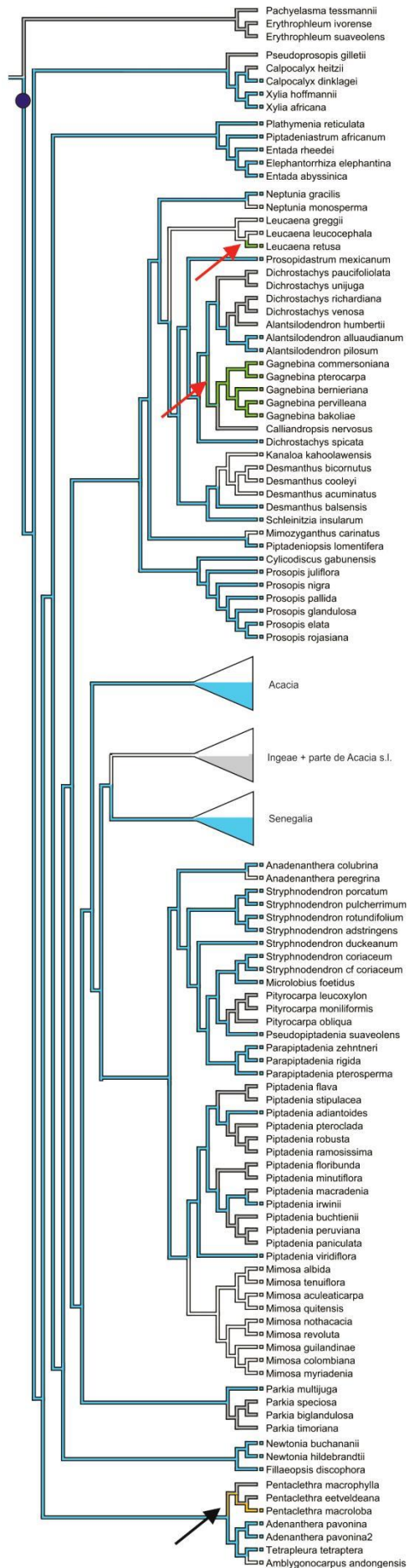
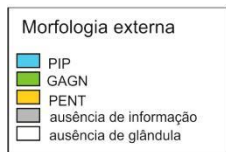


Figura 7 Cladograma de Mimosoideae mostrando a reconstrução de caráter ancestral da morfologia externa da glândula no grupo. O estado ancestral da morfologia externa da glândula é representado pelas glândulas do tipo Piptadenia (ponto amarelo). Glândulas do tipo Gagnebina tiveram duas origens independentes (seta vermelha). Glândulas do tipo Pentaclethra tem uma origem única na linhagem que deriva *Pentaclethra macroloba* (seta preta).

Estrutura da glândula (morfologia externa e anatomia)

As glândulas do tipo Piptadenia subtipo Adenantha - glândulas pedunculadas de ápice esférico e compostas por uma camada de células epidérmicas radialmente alongadas delimitando células centrais isodiamétricas – tem origem única e estavam presentes no ancestral comum e exclusivo de Mimosoideae, e podem ser consideradas o estado ancestral do caráter para o grupo.

As glândulas do tipo Piptadenia subtipo Piptadenia podem derivar do tipo Piptadenia subtipo Adenantha, e podem ter tido três origens independentes. O tipo Gagnebina pode derivar do tipo Piptadenia subtipo Piptadenia e possui duas origens independentes: na linhagem que deriva o gênero *Gagnebina*; e na linhagem de *Leucaena retusa*. Os tipos Piptadenia subtipo Entada e Pentaclethra também são apontados como tipos com origens únicas, derivando a partir do tipo Piptadenia subtipo Adenantha (fig. 8).

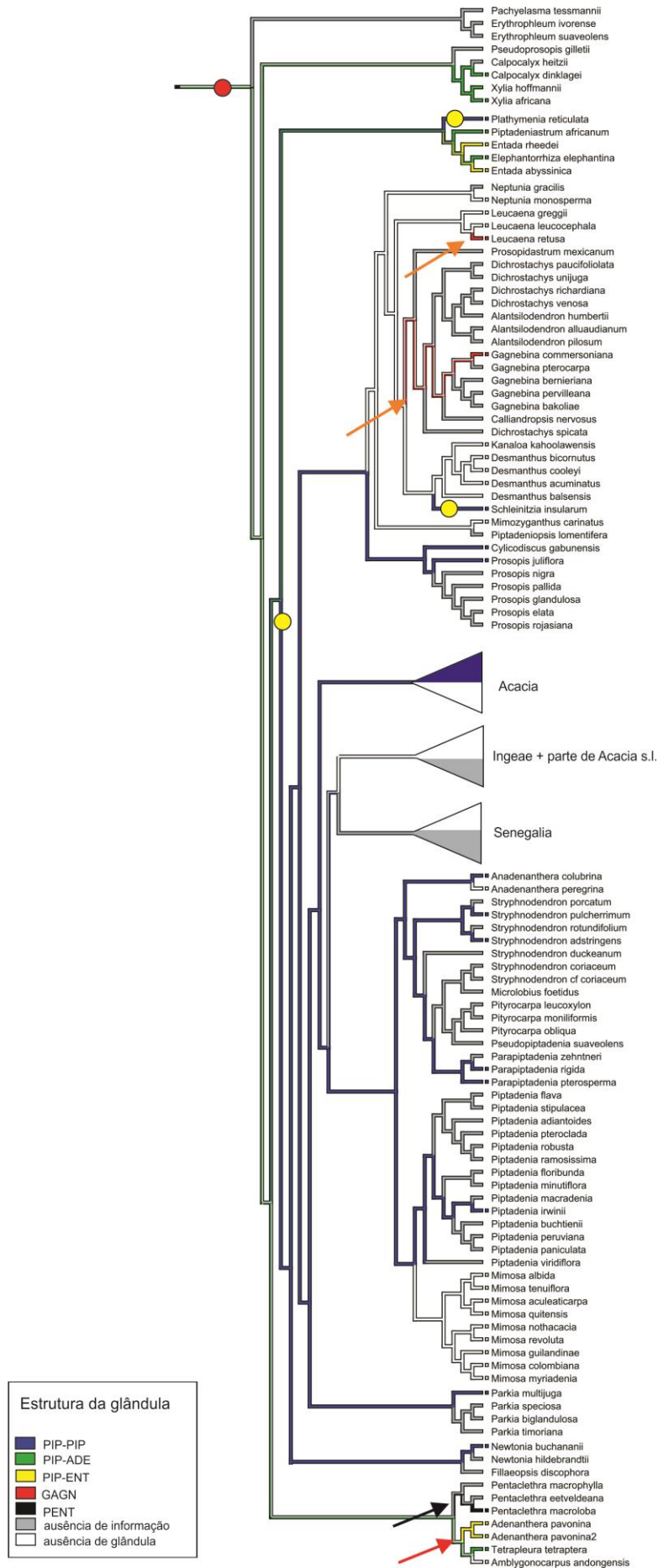


Figura 8 Cladograma de Mimosoideae mostrando a reconstrução de caráter ancestral da estrutura da glândula no grupo. O estado ancestral da estrutura da glândula é representado pelo tipo Piptadenia subtipo Adenantha (ponto vermelho). Glândulas do tipo Gagnebina tiveram duas origens independentes (seta laranja). Glândulas do tipo Pentaclethra tem origem única na linhagem que deriva *Pentaclethra macroloba* (seta preta). Glândulas do tipo Piptadenia subtipo Entada tem origem única em Adenantha (seta vermelha). As glândulas do tipo Piptadenia subtipo Piptadenia podem ter até três origens independentes (ponto amarelo).

Relação entre caracteres

Os emparelhamentos das reconstruções de caráter ancestral relacionados à diversidade das glândulas e a outros caracteres da flor indicam uma relação negativa entre a ocorrência das glândulas em anteras e três caracteres: formato da inflorescência, número de estames por flor; e o grau de união dos estames. Há relação positiva entre a diversidade de tipos estruturais de glândulas em anteras e a diversidade de tipos de dispersão polínica em Mimosoideae.

Ocorrência das glândulas vs. tipo de inflorescência

O emparelhamento das análises de reconstrução de caráter ancestral dos caracteres ‘ocorrência de glândulas’ vs. ‘tipo de inflorescência’ indica uma relação negativa entre a presença da glândula e inflorescências de ‘eixo curto’. Para três dos quatro grandes clados onde foram apontados eventos de perda de glândulas, a perda ocorreu em clados cujo ancestral comum é caracterizado por inflorescências de ‘eixo curto’, diferente das inflorescências ‘de eixo longo’ que correspondem ao estado de caráter ancestral para Mimosoideae (figs. 9-12).

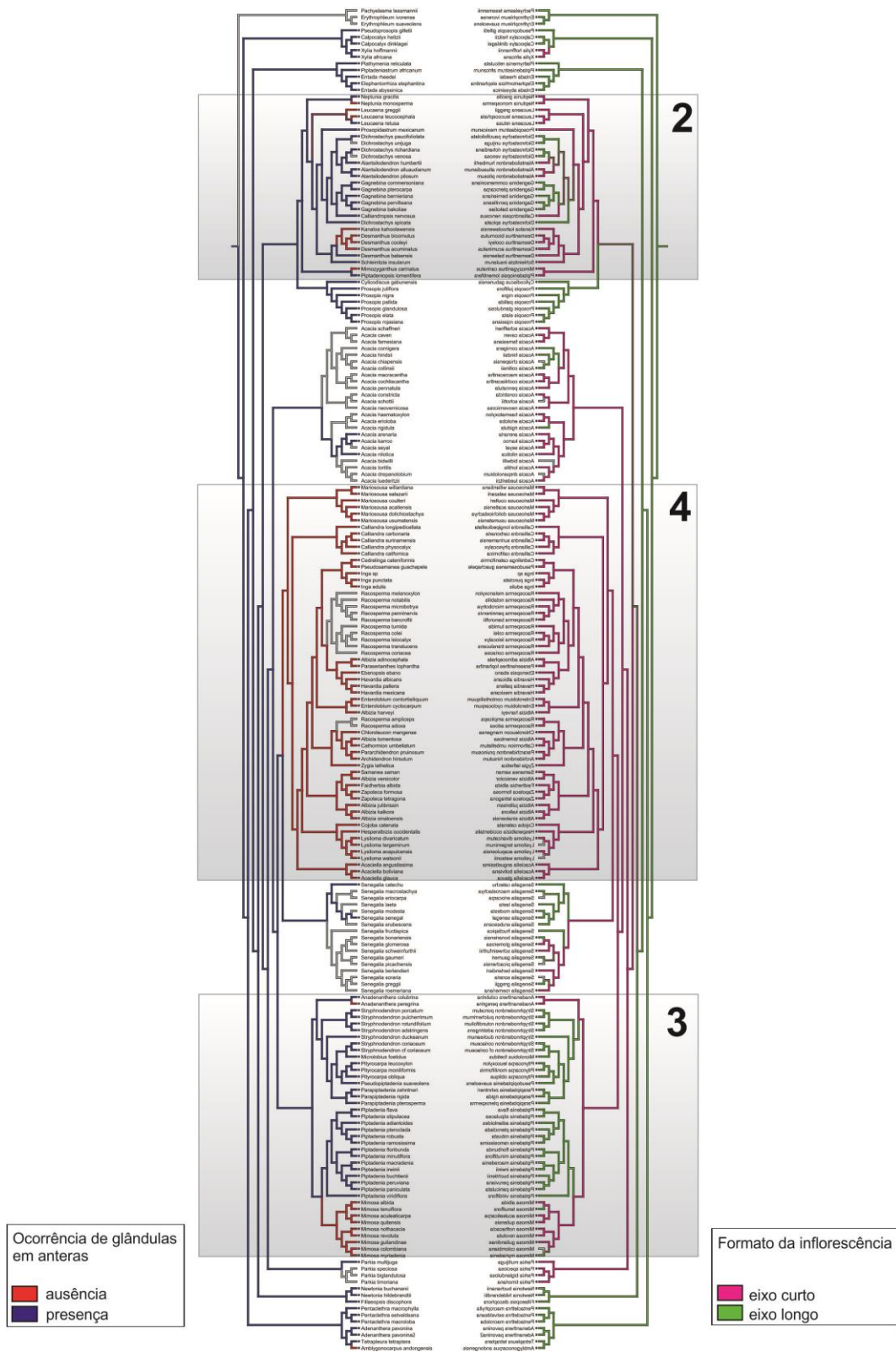


Figura 9 Cladogramas de Mimosoideae mostrando o espelhamento da reconstrução de caráter ancestral para ‘ocorrência de glândulas’ vs. ‘tipo de inflorescência’. Note os três dos quatro grandes clados onde ocorreram eventos de perdas (em cinza).

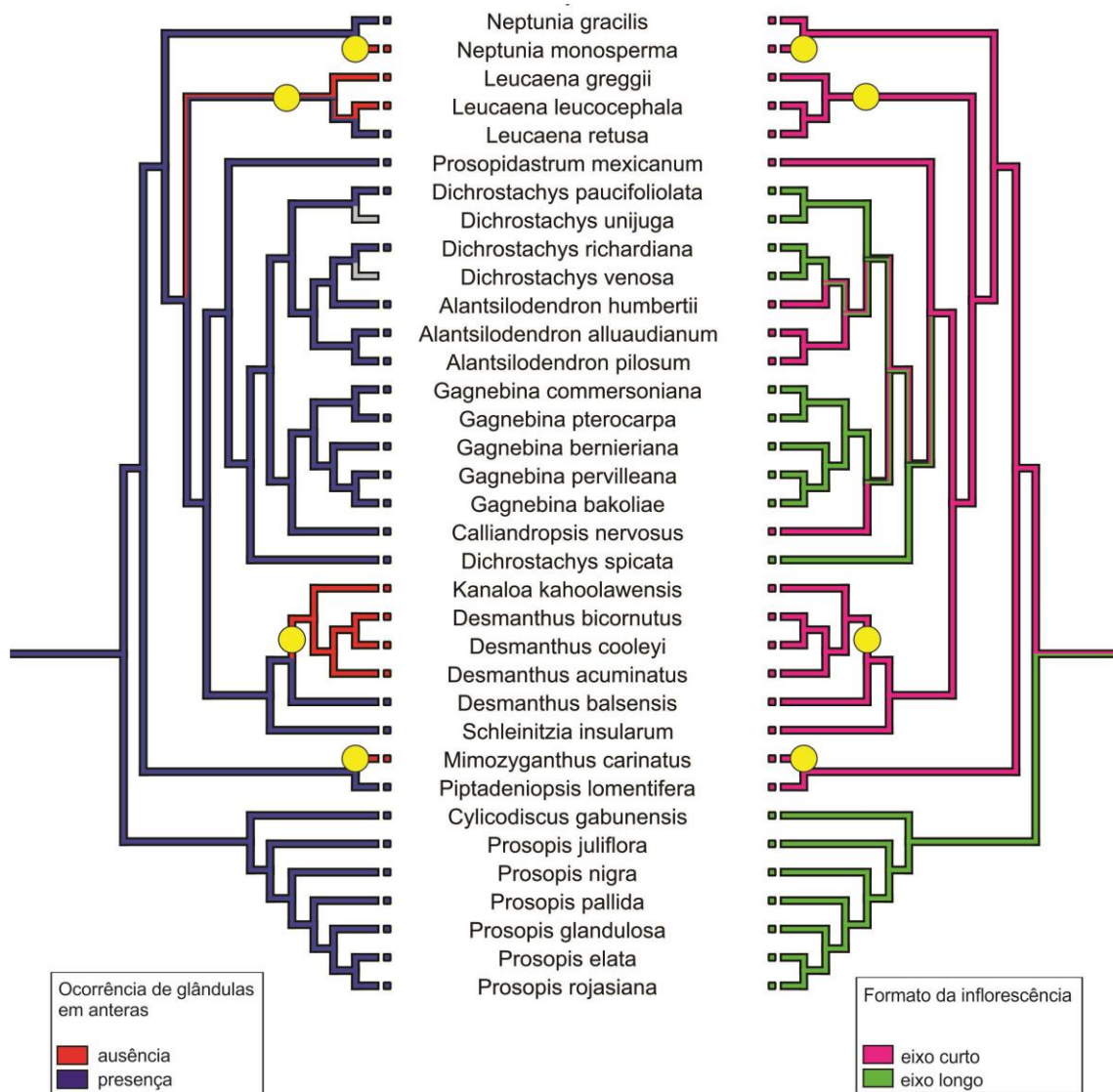


Figura 10 Detalhe do clado 2 mostrando que os eventos de perda (pontos amarelos) correspondem a linhagens com inflorescências de ‘eixo curto’ (pontos laranjas).

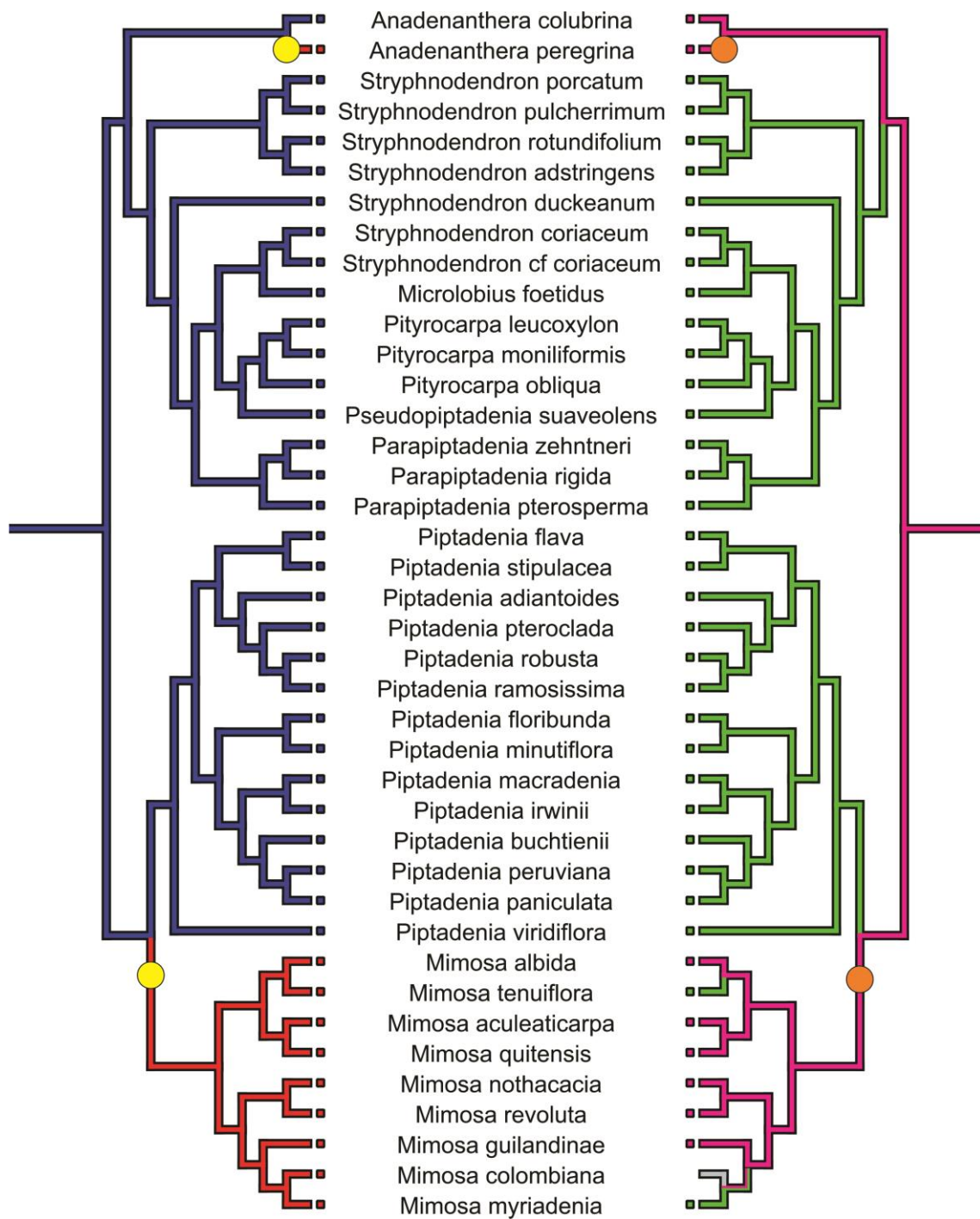


Figura 11 Detalhe do clado 3 mostrando que os eventos de perda (pontos amarelos) correspondem a linhagens com inflorescências de ‘eixo curto’ (pontos laranjas).

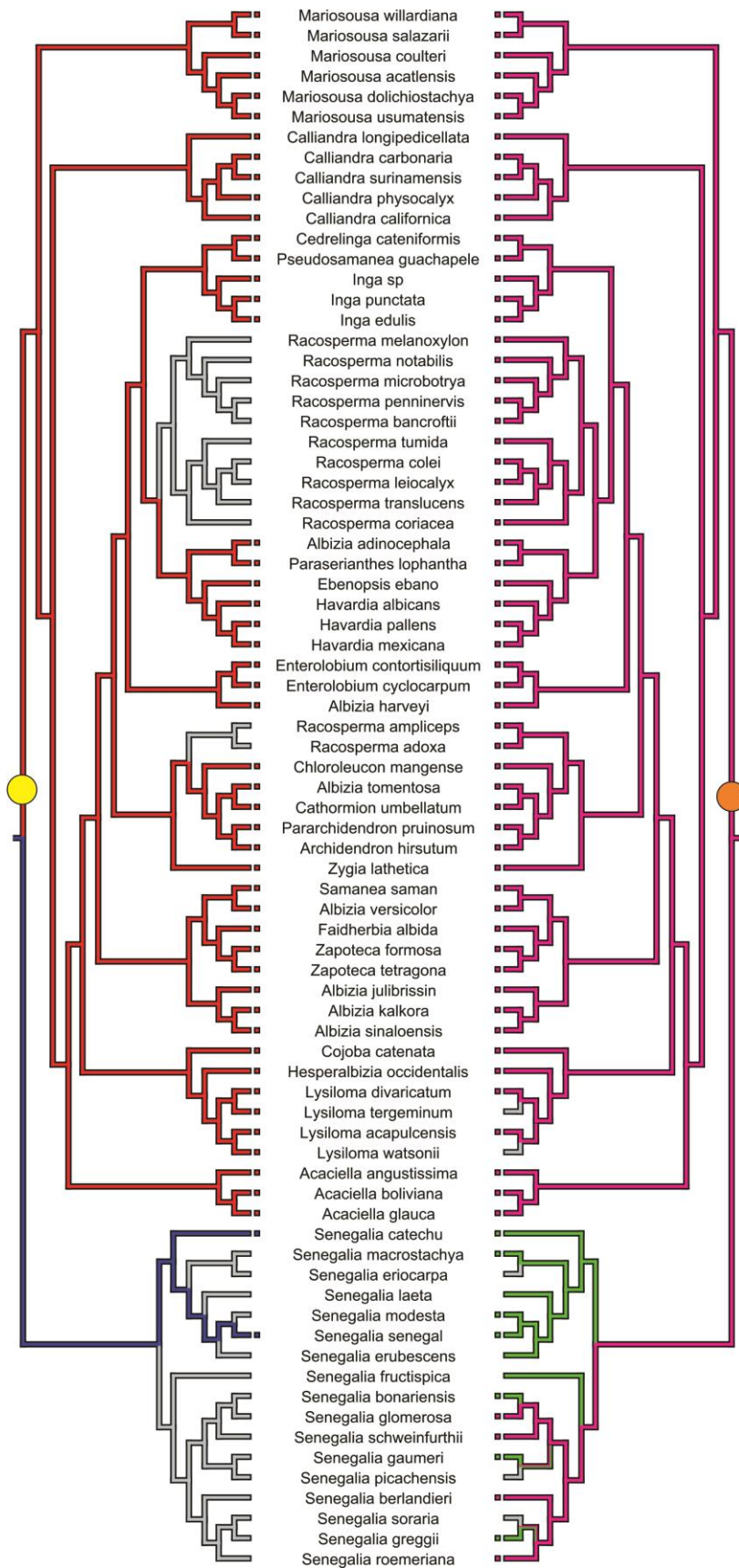


Figura 12 Detalhe do clado 4 mostrando que os eventos de perda (pontos amarelos) correspondem a linhagens com inflorescências de ‘eixo curto’ (pontos laranjas).

Ocorrência de glândulas vs. número de estames

O confronto dos caracteres ‘ocorrência de glândula’ vs. ‘número de estames por flor’ sugere uma relação negativa entre a presença das glândulas e flores com estames numerosos (maiores que 10). A maioria dos clados com glândulas ausentes e clados onde existe muita dúvida em relação à ocorrência das glândulas são aqueles cujos táxons apresentam flores com estames numerosos (fig. 13).

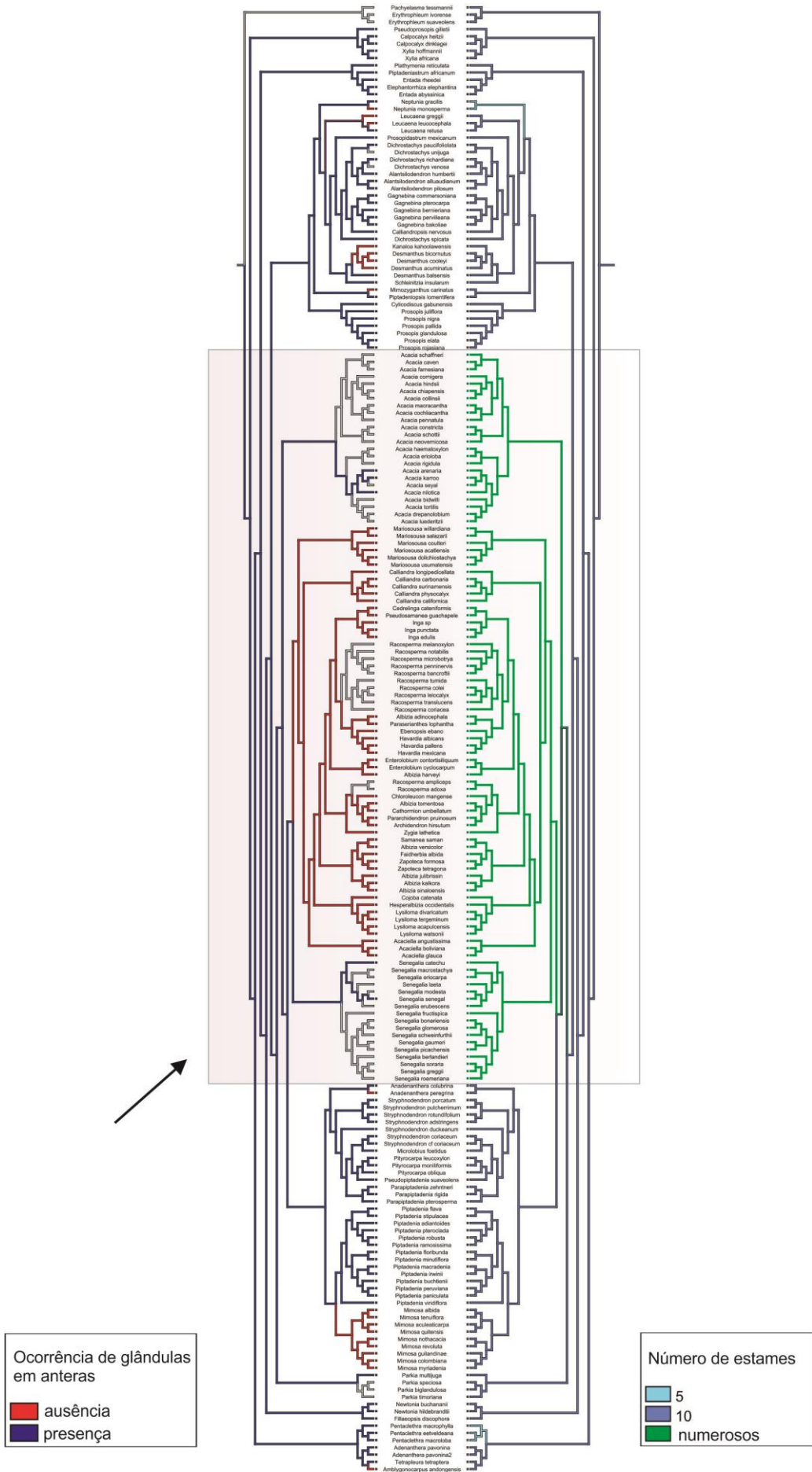


Figura 13 Cladogramas espelhados mostrando a reconstrução ancestral da ocorrência de glândulas em anteras associada à do número de estames por flor em Mimosoideae. Note que a maioria dos clados em que as glândulas estão ausentes ou em que há dúvidas sobre sua ocorrência corresponde àqueles cujos táxons exibem um número elevado de estames por flor.

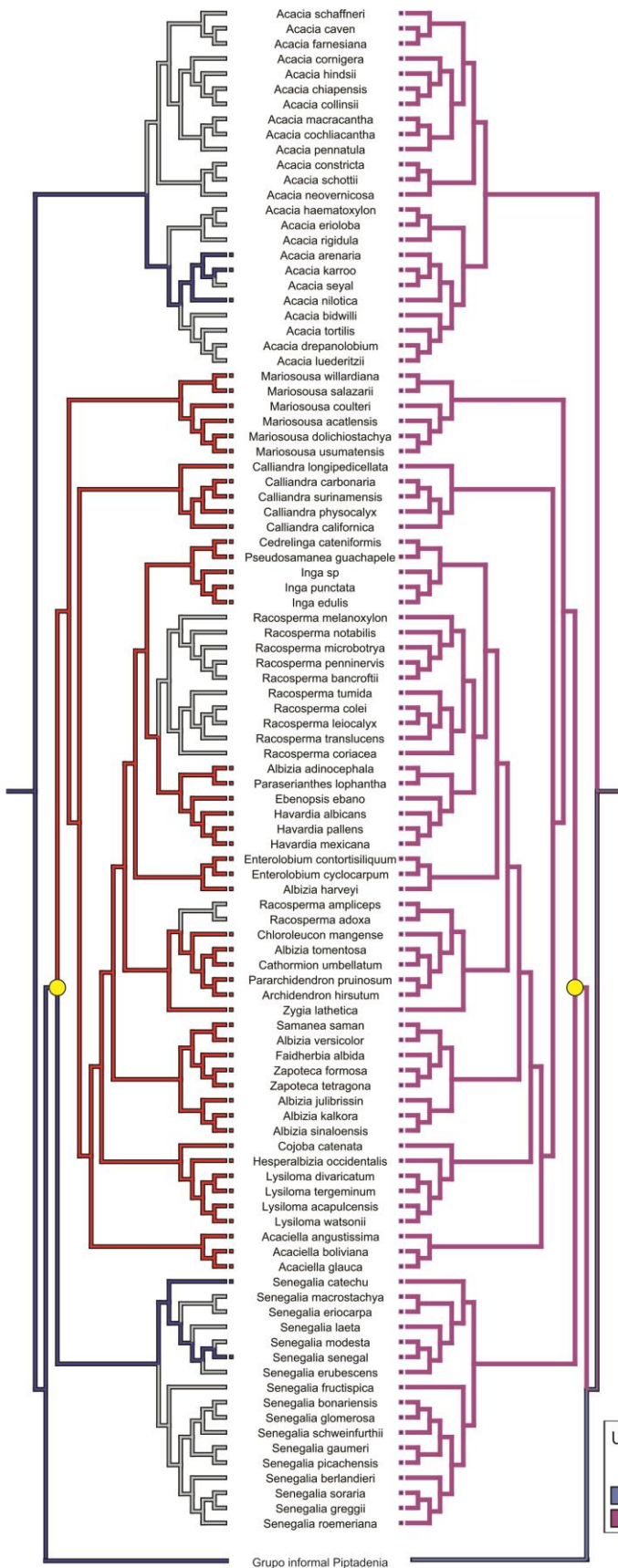
Ocorrência de glândulas vs. união de estames

As análises de reconstrução ancestral apontam que a perda da glândula em anteras é anterior ao surgimento de estames unidos em tubo em Mimosoideae (fig. 14). No entanto, não há aquisição secundária de glândulas a partir do surgimento dos estames unidos em Mimosoideae. As únicas dúvidas em relação à ocorrência de glândulas e, portanto sua presença potencial ocorre em *Racosperma* e parte de *Acacia* s.l., que correspondem a grupos em que ocorreu o surgimento independente de estames livres.

Ocorrência de glândulas em anteras

■ ausência

■ presença



União de estames

■ livres

■ unidos em tudo

Grupo informal Piptadenia

Figura 14 Detalhe do clado 4 mostrando que a perda da glândula (ponto amarelo) é concomitante à ocorrência de estames livres (ponto laranja) e anterior à aquisição de estames unidos. Os pontos azuis mostram os clados segregados de *Acacia* s.l. Barras azuis indicam que a presença potencial de glândulas em anteras (cinza=dúvida) é concomitante ao surgimento independente de estames livres.

Diversidade de glândulas vs. tipo dispersão polínica

As análises não apontaram uma relação direta entre cada tipo de glândula e o tipo de dispersão polínica. No entanto, as análises de reconstrução de estado de caráter ancestral apontam que existem duas regiões do cladograma com grande diversidade estrutural de glândulas em anteras e diversas formas de dispersão polínica. Nessas duas regiões concentram-se todos os registros de mônades em Mimosoideae (figs. 15-17).

A região restante do cladograma, composta por um grande clado mais exclusivo, é caracterizada pela estabilidade simultânea da glândula do tipo Piptadenia subtipo Piptadenia com o pólen disperso na forma de políades (fig. 18).

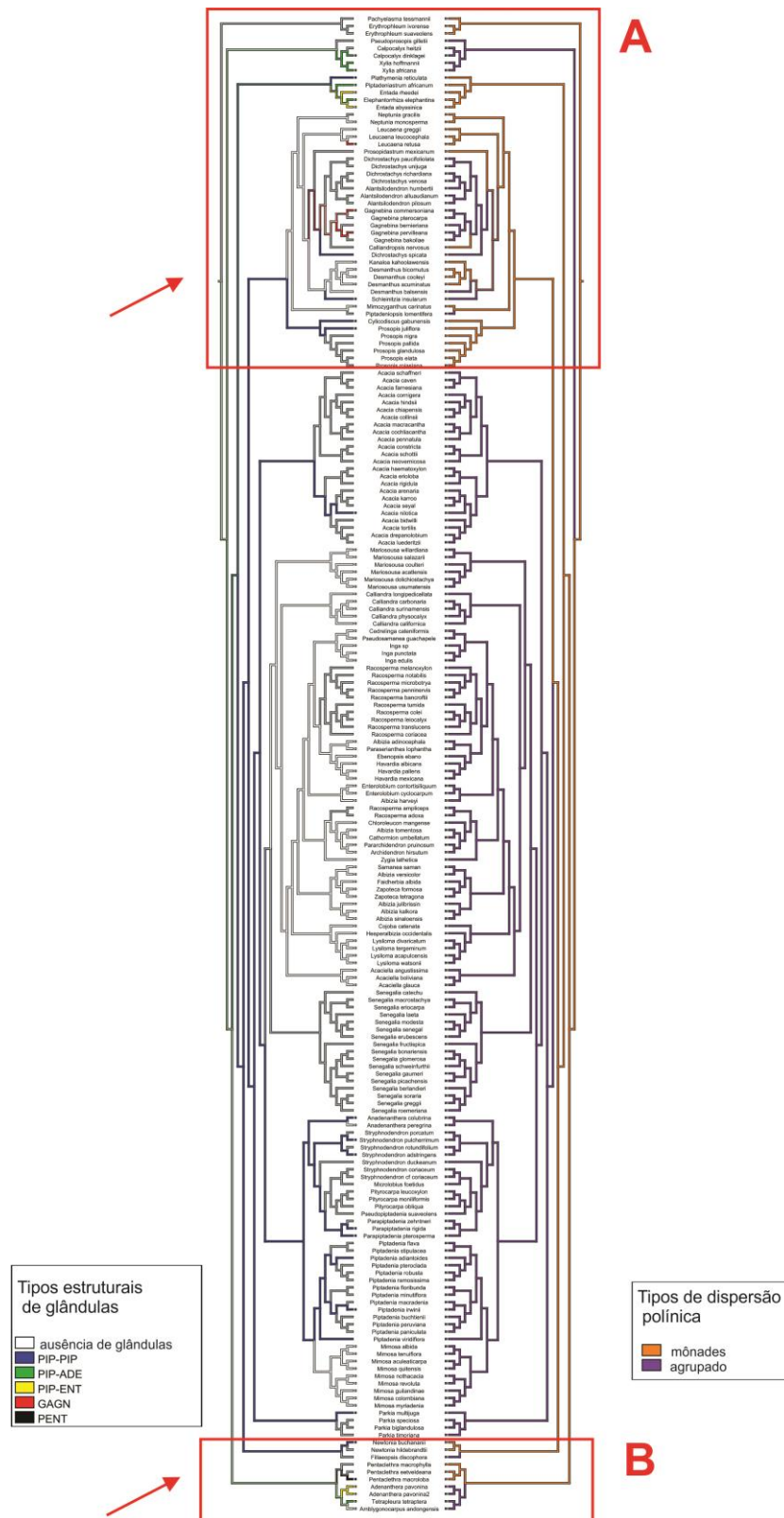


Figura 15 Cladogramas espelhados mostrando a reconstrução ancestral conjunta do caráter tipos estruturais de glândulas e do caráter tipo de dispersão polínica. Note as duas regiões dos cladogramas (retângulos vermelhos) que concentram a maior diversidade de tipos de glândulas e tipos de dispersão polínica.

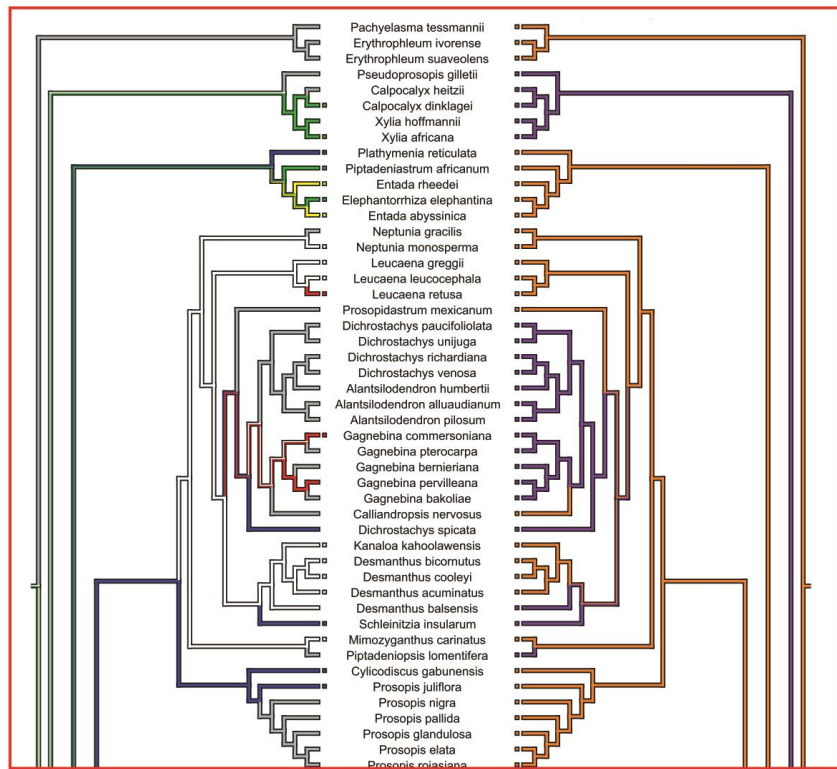


Figura 16 Detalhe da região A do cladograma de Mimosoideae mostrando que a diversidade de tipos de glândulas é paralela a uma diversidade na forma de dispersão polínica.

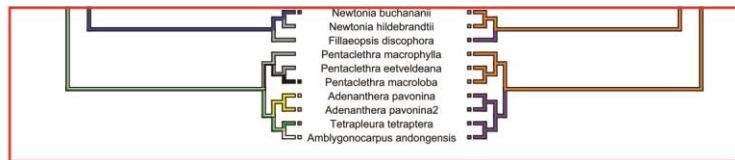


Figura 17 Detalhe da região B do cladograma de Mimosoideae mostrando que a diversidade de tipos de glândulas é paralela a uma diversidade na forma de dispersão polínica.

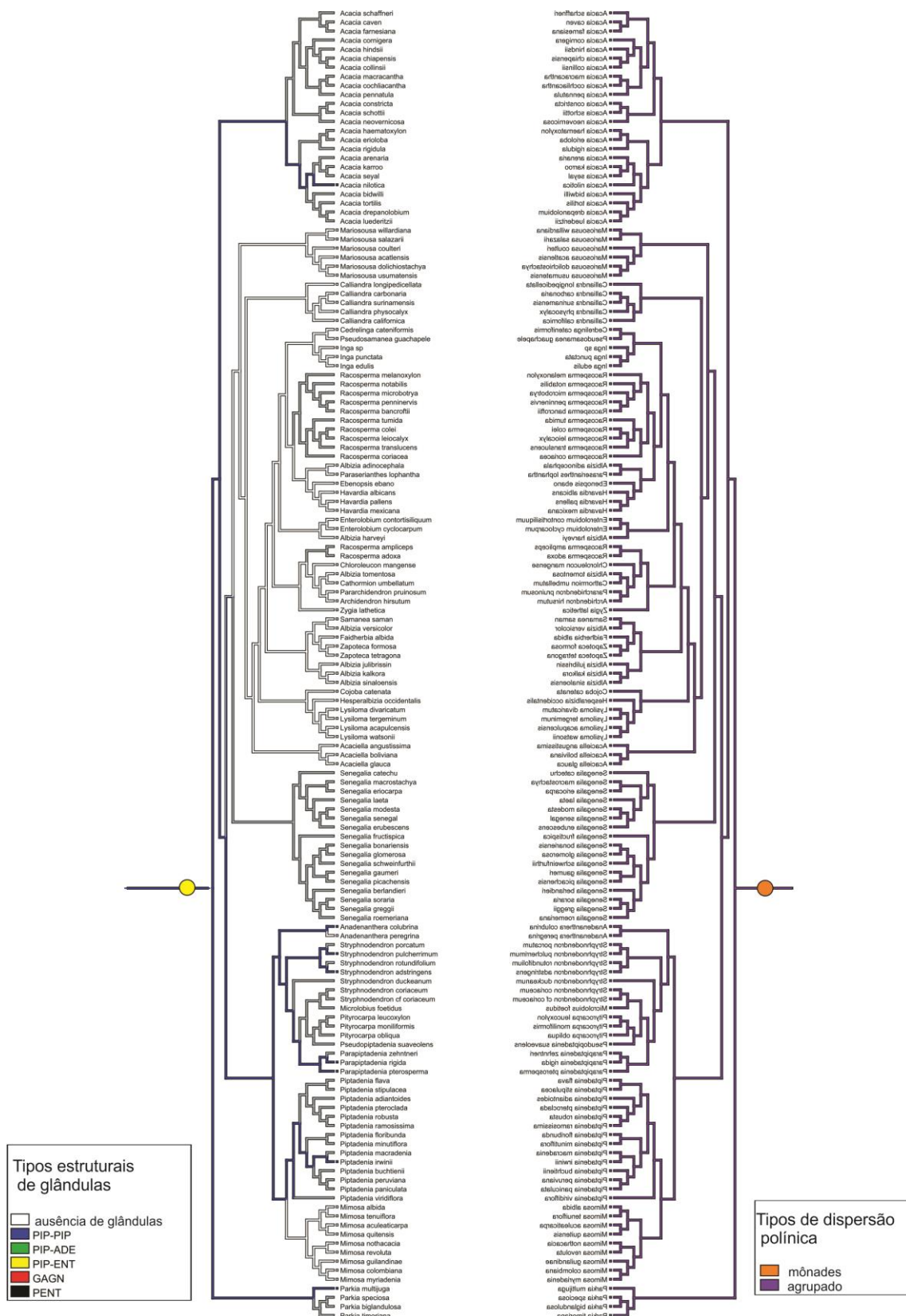


Figura 18 Região restante do cladograma formada por um grande clado onde ocorreu a estabilização da glândula do tipo Piptadenia subtipo Piptadenia (ponto amarelo) e a estabilização da forma de dispersão polínica em políades (ponto laranja).

Discussão

Evolução das glândulas em anteras de Mimosoideae

A origem única da presença das glândulas em anteras de Mimosoideae e o fato delas não estarem presentes no grupo externo ‘tradicional Caesalpinioideae’ sugerem que a presença de glândula na antera seja uma apomorfia do clado Mimosoideae no contexto da família Leguminosae. Se as dúvidas em relação à ocorrência das glândulas em *Erythrophleum* e *Pachyelasma* forem confirmadas como presença, a presença de glândula na antera também poderia ser considerada uma sinapomorfia potencial do clado ((*Erythrophleum* + *Pachyelasma*) Mimosoideae). Apesar de não serem conhecidas glândulas em anteras desses gêneros, nas descrições originais de algumas espécies de *Erythrophleum* e em *Pachyelasma tessmannii* (gênero monoespecífico) as anteras são ilustradas portando algum apêndice ou apresentando o conectivo muito proeminente (Aubréville 1970), o que pode significar que glândulas em anteras também ocorram nesses táxons. O centro de origem de Mimosoideae ainda não foi confirmado, mas parece que a África pode ter sido o cenário para o surgimento de Mimosoideae (Bouchenak-Khelladi et al. 2010). Considerando que *Pachyelasma* e *Erythrophleum* são gêneros que ocorrem na África, é possível que as glândulas em anteras tenham surgido em um ancestral comum a Mimosoideae e ‘*Erythrophleum* + *Pachyelasma*’ no continente africano.

A origem única da presença das glândulas apoia a monofilia de Mimosoideae (Bouchenak-Khelladi et al. 2010; LPWG 2013), enquanto alguns eventos de perda também ajudam na delimitação de grupos. A perda da glândula no clado *Desmanthus* (exceto *D. balsensis*) + *Kanaloa*, por exemplo, apoia a parafilia do gênero *Desmanthus*. *Desmanthus* é um gênero composto por 24 espécies (Luckow 1993), das quais apenas *D. balsensis* apresenta glândulas nas anteras. Por outro lado a perda da glândula apoia a

monofilia de *Mimosa*, único gênero dentro do grupo informal Piptadenia que não apresenta glândulas nas anteras.

Nos cinco gêneros atualmente segregados de *Acacia* s.l - *Acacia* s.s. (= *Racosperma* na filogenia utilizada no presente estudo), *Vachellia* (= *Acacia* na filogenia utilizada no presente estudo), *Senegalia*, *Mariosousa* e *Acaciella* - a ocorrência da glândula também parece refletir suas relações filogenéticas. A descrição da tribo tradicional Acacieae, composta por *Acacia* s.l. e *Faidherbia*, aponta que as anteras nessa tribo podem ser ocasionalmente glandulares (Vassal 1981); porém, a partir da nova delimitação de *Acacia* s.l., confirmou-se que espécies de *Acaciella* e *Mariosousa* não possuem glândulas nas anteras (Rico Arce e Bachman 2006; Seigler et al. 2006). Esses dois gêneros juntos a *Racosperma* e aos gêneros de Ingeae formam um grande clado que é grupo irmão de *Senegalia* e caracterizado pela perda das glândulas. Em *Racosperma*, único gênero segregado de *Acacia* s.l. que deriva de Ingeae, não foi possível determinar se há ou não glândulas nas anteras, mas devido ao seu posicionamento filogenético, é provável que as espécies que compõem esse gênero também não apresentem glândulas, ou se elas estiverem presentes, têm origem evolutiva independente e, portanto, não seriam homólogas às outras glândulas de Mimosoideae.

Os poucos táxons com registros de glândulas em anteras para espécies de *Acacia* s.l. foram reposicionados nos gêneros *Vachellia* e *Senegalia*; no entanto, ainda existem muitas dúvidas a respeito da ocorrência das glândulas nas outras espécies de *Acacia* s.l. De fato, apesar das glândulas proverem caracteres de grande valor taxonômico para a tribo tradicionalmente circunscrita como Mimoseae (Luckow e Grimes 1997), elas não têm sido muito consideradas na taxonomia de *Acacia* s.l. Nossos dados indicam que as glândulas em anteras também podem ser caracteres importantes na delimitação atual dos gêneros de *Acacia* s.l., e precisam ser melhor investigadas nesses grupos.

Em Mimosoideae, as glândulas em anteras semelhantes ao tipo Piptadenia subtipo Adenantha, ou seja, glândulas pedunculadas de ápice esférico e compostas por uma camada de células epidérmicas radialmente alongadas, delimitando células centrais isodiamétricas, devem corresponder ao estado ancestral da estrutura da glândula no grupo, o que não corrobora a hipótese evolutiva apresentada anteriormente (ver Parte 2). Os tipos Piptadenia subtipo Piptadenia, Piptadenia subtipo Entada, e tipo Pentaclethra, parecem ter origem a partir do tipo Piptadenia subtipo Adenantha e corresponderiam a condições derivadas da estrutura da glândula em Mimosoideae. O fato do tipo Gagnebina derivar do tipo Piptadenia subtipo Piptadenia e ter duas origens independentes indica que as glândulas acuminadas em *Leucaena* provavelmente não são homólogas às glândulas acuminadas de *Gagnebina*. Neste contexto, o tipo Gagnebina poderia ser considerado uma autapomorfia do gênero *Gagnebina*.

Apesar das análises indicarem uma origem única do tipo Piptadenia subtipo Entada, o mais provável é que esse tipo também tenha duas origens independentes no grupo, uma em *Adenantha pavonina* e outra em *Entada polystachya*, cujo registro não pode ser plotado na filogenia devido à ausência deste táxon na amostragem de Simon et al. (2009). Não foi possível reconstruir a evolução da glândula do tipo Prosopis africana, devido à ausência de *Prosopis africana* na filogenia utilizada e a sua incerteza no posicionamento filogenético junto ao gênero *Prosopis* (Catalano et al. 2008). Entretanto, considerando sua singularidade estrutural, é provável que este tipo também tenha uma origem única em Mimosoideae, assim como observado para o tipo Pentaclethra.

Relação da diversidade das glândulas com outros caracteres florais

Os principais eventos de perdas de glândulas em anteras parecem ter ocorrido quando o formato da inflorescência de eixo longo, semelhante a ‘espiga’, foi modificado para outras formas de inflorescências como os glomérulos em *Anandenanthera* e *Leucaena*, ou as inflorescências em Ingeae compostas por flores do tipo ‘*brush flowers*’. Uma possível explicação para essa relação negativa é que as inflorescências de eixo longo tornam as glândulas mais visíveis aos polinizadores. Isso porque, nos gêneros da tribo tradicional Mimoseae, nos quais está concentrada a maioria dos registros de glândulas nas anteras, as flores são pequenas, com estames pouco numerosos e curtos, e formam inflorescências tão densas que as flores perdem superficialmente a sua individualidade (Endress 1994). Como o conjunto das flores atua na interação com polinizadores como uma unidade floral, é coerente pensar que a forma de apresentação das glândulas é influenciada pela estrutura da inflorescência.

Em Mimosoideae, o eixo longo das inflorescências forma uma longa superfície, ou plataforma, onde os polinizadores podem caminhar e explorar as flores em busca de recursos, e na qual as glândulas ficam posicionadas na mesma altura (ver figura 19A). O comportamento de caminhar sobre as inflorescências, observado em espécies como *Entada polystachya* e *Stryphnodendron adtsringens* (Parte 3), parece favorecer um maior contato dos polinizadores com as glândulas, o que seria importante considerando que as glândulas podem atuar produzindo substâncias pegajosas que ajudem na adesão do pólen ao corpo do polinizador (Parte 3).

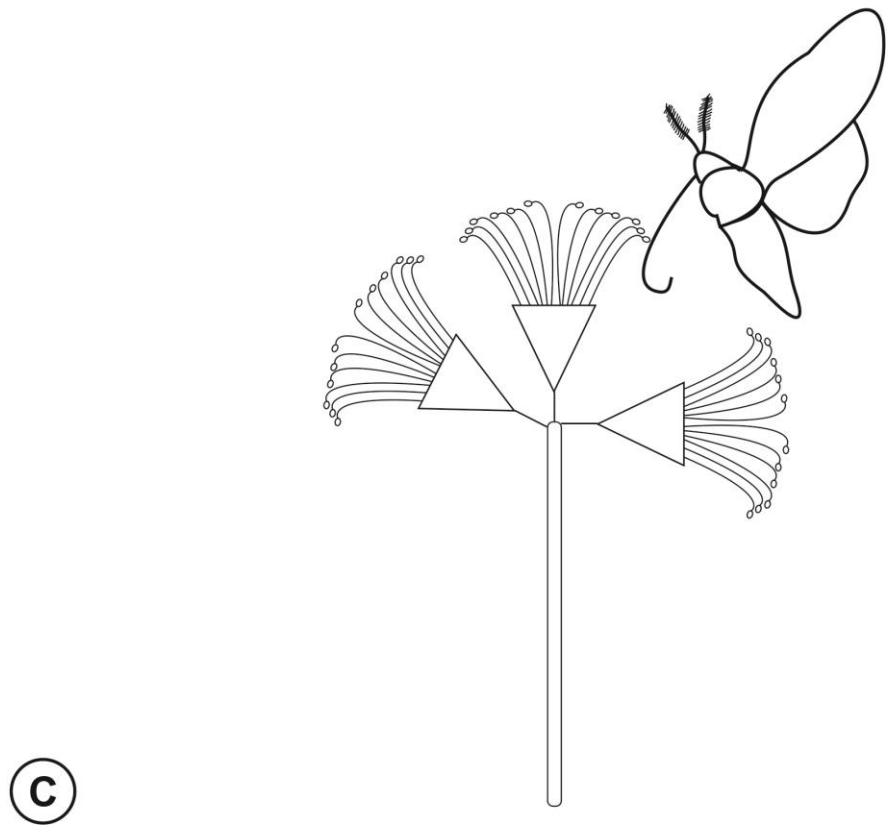
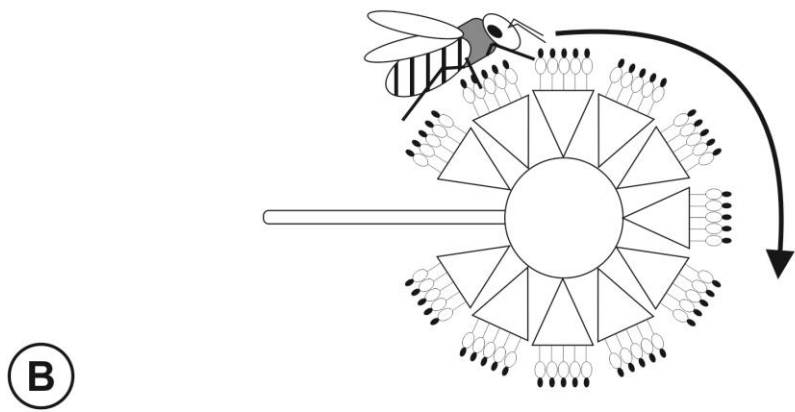
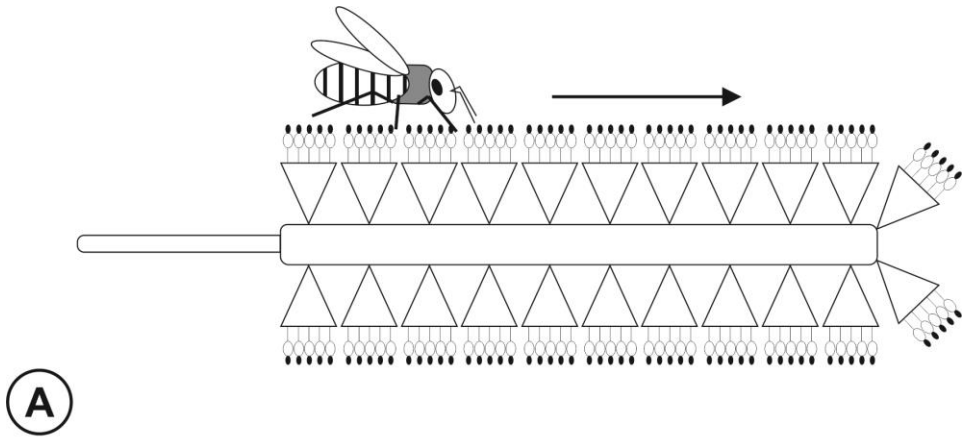


Figura 19 Ilustração que sumariza os principais tipos de inflorescências encontradas em Mimosoideae e o comportamento dos polinizadores em relação às flores. A. Inflorescências de ‘eixo longo’ mostrando que as flores formam uma plataforma coesa que possibilita a caminhada dos polinizadores, geralmente abelhas. B. Inflorescência de ‘eixo curto’ mostrando que apesar das flores formarem uma plataforma coesa, as anteras não estão posicionadas na mesma altura na inflorescência, o que faz com que o polinizador tenha que percorrer toda a circunferência da inflorescência para contatar um grande número de glândulas. C. Inflorescência de ‘eixo curto’ representadas nas espécies de Ingeae. Neste caso, os polinizadores são maiores, geralmente aves, morcegos ou mariposas, que se aproximam da flor para coleta de néctar, tocando as anteras de forma passiva. Note que as flores não formam uma superfície coesa para os polinizadores.

Embora os glomérulos também possam ser compostos de flores pequenas com poucos estames curtos, como por exemplo, em *Anadenanthera* e *Leucaena*, o aspecto circular da inflorescência não possibilita a formação de uma longa plataforma e, portanto, um campo visual grande para os polinizadores, além de interferir na posição das glândulas na inflorescência. Assim, para que o polinizador tenha contato com um grande número de glândulas, ele precisa caminhar sobre toda a circunferência da inflorescência (fig. 19B).

Já nos gêneros de *Ingeae*, os quais não possuem glândulas nas anteras, as flores possuem um número elevado de estames unidos formando um tudo estaminal mais longo que o perianto (Endress 1994). Também não são agrupadas de forma a compor inflorescências densas, portanto, uma superfície coesa, que permita a caminhada de polinizadores, não é formada. De fato, nesses gêneros é muito comum a polinização por animais maiores como morcegos, aves e mariposas (ver Amorim et al 2013), que buscam o néctar acumulado no interior do tubo estaminal. A abordagem do polinizador se dá em direção à base da flor, e, portanto seu contato com as anteras é geralmente passivo (fig. 19C).

Considerando que a aquisição secundária de glândulas em anteras, após o surgimento de estames numerosos ou de estames unidos, não ocorre em *Mimosoideae*, conclui-se que um androceu com estames numerosos, livres ou unidos, parece não compor um cenário favorável ao surgimento das glândulas em anteras no grupo. Uma das explicações para isso pode ser a restrição espacial causada pela formação de numerosos estames na flor, visto que em espécies de *Acacia* s.l. e *Ingeae* o aumento no número de estames parece resultar na redução do tamanho das anteras (Endress 1994). De fato, nas espécies de *Acacia* s. l. que possuem glândulas, elas são geralmente diminutas (Dilcher et al. 1992, observação pessoal). Caso as glândulas também tenham

um papel na atração visual de polinizadores, além da produção de recursos florais, uma redução no seu tamanho poderia afetar a sua atratividade aos polinizadores além do processo de secreção de compostos.

A poliandria em Leguminosae está associada à presença de um meristema anelar (Tucker 2003, Paulino et al. 2014), que produz obrigatoriamente muitos órgãos semelhantes, como relatado para espécies de *Acacia* s.l. e Ingeae. A atuação desse meristema resultaria também na formação de centenas de glândulas, acompanhando o número de estames, o que representaria uma alocação de recursos alta para a planta, uma vez que as glândulas são estruturas altamente especializadas.

Em Mimosoideae, glândulas com morfologia similar apresentam funcionamento e exsudatos com características semelhantes (Parte 3), o que deve refletir uma mesma função. Em espécies como *Tetrapleura tetraptera* e *Entada polystachya*, posicionadas em uma região do cladograma com diversidade de tipos de glândulas e registros de mônades, a glândula parece ter um papel importante na produção de substâncias que favorecem a adesão do pólen ao corpo dos polinizadores (Parte 3). Já no clado (Parkia (Acacia (grupo informal Piptadenia (Senegalia (Ingeae + Racosperma))) ocorreu estabilização do tipo de glândula Piptadenia subtipo Piptadenia associada à dispersão de pólen em políades. É interessante notar que as glândulas do tipo Piptadenia subtipo Piptadenia atuam principalmente como osmóforos ou na produção de voláteis repelentes de formigas, e não na produção de substâncias para adesão. Há, então, uma função análoga entre glândulas que produzem substâncias adesivas e as políades em Mimosoideae? As glândulas passam por alterações também em relação à função ao longo de sua história evolutiva, desempenhando papéis exclusivos, seja na atração olfativa de polinizadores, seja repelindo formigas?

Referências

- Amorim; F. W.; Galetto, L.; Sazima, M. 2013. Beyond the pollination syndrome: nectar ecology and the role of diurnal and nocturnal pollinators in the reproductive success of *Inga sessilis* (Fabaceae). *Plant Biology*, 15 (2): 317-327.
- Aubréville, A. 1970. Légumineuses-Césalpinioïdées. Flore du Cameroun, vol. 9. Yaoundé.
- Banks, H.; Himanen, I.; Lewis, G. P. 2010. Evolution of pollen, stigmas and ovule numbers at the caesalpinioïd-mimosoïd interface (Fabaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 162: 594-615.
- Bentham, G. 1975. Revision of the suborder Mimosoideae. *Transactions of the Linnean Society, London*, 30: 335-664.
- Bouchenak-Khelladi, Y.; Maurin, O.; Hurter, J.; van der Bank, M. 2010. The evolutionary history and biogeography of Mimosoideae (Leguminosae): an emphasis on African acacias. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 57 (2): 495-508.
- Brenan, J. P. M. 1966. Notes on Mimosoideae: XI: The genus *Entada*, its subdivisions and a key to the African species. *Kew Bulletin*, 20 (3): 361-378.
- Burkart, A. 1976. A monograph of the genus *Prosopis* (Leguminosae subfam. Mimosoideae). *Journal of the Arnold Arboretum*, 57 (3): 217-249.
- Caccavari, M. A. 2002. Pollen morphology and structure of Tropical and Subtropical American genera of the Piptadenia-group (Leguminosae: Mimosoideae). *Grana*, 41 (3): 130-141.
- Catalano, S. A.; Vilardi, J. C.; Tosto, D.; Saidman, B. O. 2008. Molecular phylogeny and diversification history of *Prosopis* (Fabaceae: Mimosoideae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 93 (3): 621-640.

- Chaudry, B.; Vijayaraghavan, M. R. 1992. Structure and function of the anther gland in *Prosopis juliflora* (Leguminosae, Mimosoideae): a histochemical analysis. *Phyton Annales Rei Botanicae*, 32 (1): 1-7.
- De Barros, T. C.; Teixeira, S. P. 2016. Revisited anatomy of anther glands in mimosoids (Leguminosae). *International Journal of Plant Sciences*, 177 (1): 18-33.
- Dilcher, D. L.; Herendeen, P. S.; Hueber, F. 1992. Fossil Acacia flowers with anther glands from Dominican Republic amber. Pages 33-42 in Herendeen, P.S.; Dilcher, D. L. eds. *Advances in legume systematics. Pt 4. The fossil record.* Royal Botanic Gardens, Kew.
- Du Puy, D.J.; Labat, J. N.; Rabevohitra, R.; Villiers, J. F.; Bosser, J.; Moat, J. 2002. *The Leguminosae of Madagascar.* Royal Botanic Gardens, Kew.
- Elias, T. S. 1981. Mimosoideae. In: Polhill, R. M.; Raven, P. H. (eds.), *Advances in legume systematics, part 1*, 143-151. Royal Botanical Gardens, Kew.
- Endress, P. K. 1994 . *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers.* Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Fahn, A. 1979. *Secretory Tissues in Plants.* Academic Press, New York.
- Fahn, A. 2002. Functions and locations of secretory tissues in plants and their possible evolutionary trends. *Israel Journal of Plant Sciences*, 50: S59-S64.
- Fougère-Danezan, M.; Herendeen, P. S.; Maumont, S.; Bruneau, A.. 2010. Morphological evolution in the variable resin-producing Detarieae (Fabaceae): do morphological characters retain a phylogenetic signal? *Annals of Botany*, 105 (2): 311-325.
- Gale, S. W.; Pennington, T. D. 2004. *Lysiloma* (Leguminosae: Mimosoideae) in Mesoamerica. *Kew Bulletin*, 59(3): 453-467.

- Gilbert, G.; Boutique, R. 1952. Mimosaceae. In: Robyns, W., Staner, P., Demaret, F., Germain, R., Gilbert, G., Hauman, L., Homès, M., Jurion, F., Lebrun, J., Vanden Abeele, M. & Boutique, R. (Editors). Flore du Congo belge et du Ruanda-Urundi. pp. 137- 233. Spermatophytes. Volume 3. Institut National pour l'Étude Agronomique du Congo belge, Brussels, Belgium.
- Hernandez, H. M. 1989. Systematics of *Zapoteca* (Leguminosae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 76 (3): 781-862.
- Hernández, H.; Guinet, Ph. 1990. *Calliandropsis*: a new genus of Leguminosae: Mimosoideae from Mexico. *Kew Bulletin*, 45 (4): 609-620.
- Hopkins, H. C. F. 1986. *Parkia* (Leguminosae: Mimosoideae). *Flora Neotropica Monograph*, 43: 1-124.
- Hughes, C. E. 1997. Variation in anther and pollen morphology in *Leucaena* Benth. (Leguminosae-Mimosoideae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 123 (3): 177-196.
- Lemmens, R. H. M. J. 2006. *Calpocalyx heitzii* Pellegr. In: Louppe, D., Oteng-Amoako, A.A. & Brink, M. (Editors). PROTA (Plant Resources of Tropical Africa / Ressources végétales de l'Afrique tropicale), Wageningen, Netherlands. Accessed 8 March 2016.
- Lewis, G. P.; Elias, T. S. 1981. Mimoseae. In: Polhill, R. M.; Raven, P. H. (eds.), *Advances in legume systematics*, part 1, 155-168. Royal Botanical Gardens, Kew.
- Lewis, G. P.; Guinet, Ph. 1986. Notes on *Gagnebina* (Leguminosae - Mimosoideae) in Madagascar and neighbouring islands. *Kew Bulletin*, 41(2): 463-470.
- Lewis, G.; Schrire, B.; Mackinder, B.; M, Lock. 2005. *Legumes of the world*. Royal Botanic Gardens, Kew.

- Lima, M. P. M.; Lima, H. C. 1984. *Parapiptadenia* Brenan (Leguminosae - Mimosoideae): estudo taxonômico das espécies brasileiras. *Rodriguésia*, 36 (60): 23-30.
- Lorence, D. H.; Wood, K. R. 1994. *Kanaloa*, a new genus of Fabaceae (Mimosoideae) from Hawaii. *Novon*, 4 (2): 137-145.
- Luckow, M. 1993. Monograph of *Desmanthus* (Leguminosae-Mimosoideae). Systematic Botany Monographs. Vol. 38. The American Society of Plant Taxonomists.
- Luckow, M.; Grimes, J. 1997. A survey of anther glands in the mimosoid legume tribes Parkieae and Mimoseae. *American Journal of Botany*, 84 (3): 285-297.
- Luckow, M.; Miller, J. T.; Murphy, D. J.; Livshultz T. 2003. A phylogenetic analysis of the Mimosoideae (Leguminosae) based on chloroplast DNA sequence data. *Advances in Legume Systematics, Part 10*. Klitgaard B. B.; Bruneau, A (eds). Royal Botanic Gardens Kew, UK.
- Maddison, W. P.; Maddison, D. R. 2015. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.04 <http://mesquiteproject.org>
- Marazzi, B.; Conti, E.; Sanderson, M. J.; McMahon, M. M.; Bronstein, J. L. 2013. Diversity and evolution of a trait mediating ant-plant interactions: insights from extrafloral nectaries in *Senna* (Leguminosae) *Annals of Botany*, 111 (7): 1263-1275.
- Nielsen, I. 1981. Ingeae. In: Polhill, R. M.; Raven, P. H. (eds.), *Advances in legume systematics, part 1*, 173-190. Royal Botanical Gardens, Kew.
- Nielsen, I.; Guinet, P. 1992. Synopsis of *Adenantha* (Leguminosae- Mimosoideae). *Nordic Journal of Botany*, 12 (1): 85-114.

- Nogueira, A.; El Ottra, J. H. L.; Guimarães, E.; Machado, S. R.; Lohmann, L. 2013. Trichome structure and evolution in Neotropical lianas. *Annals of Botany*, 112 (7): 1331-1350.
- Pascal, L.M.; Motte-Florac, E. F.; Mckey, D.B. 2000. Secretory structures on the leaf rachis of Caesalpinieae and Mimosoideae (Leguminosae): implications for the evolution of nectary glands. *American Journal Botany*, 87 (3): 327-338.
- Paulino, J. V.; Prenner, G.; Mansano, V. F.; Teixeira, S. P. 2014. Comparative development of rare cases of a polycarpellate gynoecium in an otherwise monocarpellate family, Leguminosae. *American Journal of Botany*, 101 (4): 572-586.
- Pedley, L. 200. A synopsis of *Racosperma* C. Mart. (Leguminosae: Mimosoideae). *Austrobaileya*, 6 (3): 445-496.
- Polhill, R. M.; Vidal, J. E. 1981. Caesalpinieae. I: R. M. Polhill; Raven, P. H. (Eds.). 1981. *Advances in Legume Systematics 1*. Kew: Royal Botanic Gardens., p. 81-95.
- Queiroz, L.P. de. 2009. Leguminosas da Caatinga. Feira de Santana: Universidade Estadual de Feira de Santana: Royal Botanic Gardens, Kew, Associação Plantas do Nordeste.
- Rao, H. S. 1954. Pollination mechanism in *Acacia catechu*. *Indian Botanical Society*, 33: 93-97.
- Rico Arce, M. L.; Bachman, S. 2006. A taxonomic revision of *Acaciella* (Leguminosae, Mimosoideae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 63(2): 189-244.
- Rico Arce, M. L. 1991. New species, combinations, and synonyms for *Zygia*, *Cojoba*, *Marmaroxylon*, and *Pithecellobium* (Leguminosae –Mimosoideae, Ingeae). *Kew Bulletin*, 46(3): 493-521.

- Robbertse, P. J.; du Toit, E. S.; Annandale, J. G. 2014. Phenology and reproductive biology of *Acacia karroo* Hayne (Leguminosae:Mimosoideae). American Journal of Plant Sciences, 5: 2074-2093.
- Santos-Silva, J.; Tozzi, A. M. G. A.; Simon, M. F.; Urquiza, N. G.; Morales, M. 2013. Evolution of trichome morphology in *Mimosa* (Leguminosae-Mimosoideae). Phytotaxa, 119 (1): 1-20.
- Scalon, V. R. 2007. Revisão taxonômica do gênero *Stryphnodendron* Mart. (Leguminosae-Mimosoideae). Tese. Universidade de São Paulo.
- Seigler, D. S.; Ebinger, J. E.; Miller, J. T. 2006. *Mariosousa*, a new segregate genus from *Acacia* s.l. (Fabaceae, Mimosoideae) from Central and North America. Novon, 16 (3): 413-420.
- Simon, M.F.; Grether, R.; Queiroz, L. P. de; Skema, C.; Pennington, R.T.; Hughes, C.E. 2009. Recent assembly of the Cerrado, a Neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. Proceedings of the National Academy of Sciences. 106 (48): 20359-20364.
- Teppner, H. 2010 Anther and anthesis in *Pararchidendron pruinatum* (Mimosaceae-Ingeae). Phytotaxa, 50: 91-108.
- Tucker, S C. 2003. Floral ontogeny in *Swartzia* (Leguminosae: Papilionoideae: Swartzieae): distribution and role of the ring meristem. American Journal of Botany, 90(9): 1271-1292.
- Vassal, J. 1981. Acacieae. In: Polhill, R. M.; Raven, P. H. (eds.), Advances in legume systematics, part 1, 169-171. Royal Botanical Gardens, Kew.
- Villiers, J. F. 1983. Le genre *Pseudoprosopis* Harms (Mimosaceae) en Afrique. Bulletin du Jardin botanique National de Belgique / Bulletin van de Nationale Plantentuin van België, 53 (3/4): 417-436.

Warwick, M. C.; Lewis, G. P. Revision of *Plathymenia* (Leguminosae-Mimosoideae).

Edinburgh Journal of Botany, 60 (2): 111-119.

Considerações finais

As glândulas que ocorrem nas anteras de Mimosoideae são estruturas de grande valor taxonômico e, provavelmente, sua diversidade reflete as relações filogenéticas dos táxons em que ocorrem, o que ressalta sua importância em um momento de reavaliação da sistemática do grupo.

Dados originados a partir do estudo ontogenético foram fundamentais para a constatação de que a origem meristemática das glândulas é, provavelmente, conservada em Mimosoideae, o que além de permitir a sua correta classificação, resultando em um novo registro de emergências para Leguminosae, indica a possibilidade de homologia entre essas estruturas. A hipótese de homologia também foi reforçada pela origem única da presença das glândulas em anteras de Mimosoideae e, portanto, sua presença pode ser considerada uma apomorfia para o clado no contexto da família Leguminosae.

Os resultados encontrados a respeito do funcionamento das glândulas indicam que glândulas estruturalmente mais complexas, como as do tipo Piptadenia subtipo Adenantha, subtipo Entada e tipo Pentaclethra podem estar mais relacionadas à produção de substâncias aderentes ou apresentar outras funções que não a produção de odor, como no caso das glândulas estruturalmente mais simples do tipo Piptadenia subtipo Piptadenia. Ainda, na história evolutiva das glândulas em anteras, as do tipo Piptadenia subtipo Adenantha parecem preceder as do tipo Piptadenia subtipo Piptadenia, o que pode indicar que as glândulas podem ter passado também por alterações funcionais ao longo da sua evolução.

Determinar a função de uma estrutura secretora é um desafio nessa área de estudo e no caso das glândulas em anteras, dados gerados em estudos de biologia floral em espécies de Mimosoideae que tenham glândulas certamente contribuiriam com a determinação do seu papel ecológico. Porém, até o momento, esses estudos são raros na

literatura. Algumas das possíveis explicações para a escassez dos estudos é o tamanho reduzido das flores e o porte das espécies de Mimosoideae, que geralmente são arbóreas e podem chegar a dezenas de metros de altura, o que dificulta a observação do comportamento dos polinizadores durante a floração. Diante desse cenário, a utilização de métodos avançados de microscopia (ex. microscopia eletrônica de luz correlativa - CLEM) é imprescindível na elucidação do funcionamento das glândulas.

As dúvidas a respeito da ocorrência de glândulas nos gêneros *Erythrophleum*, *Pachyelasma*, e nos gêneros de *Acacia s.l.*, principalmente *Racosperma*, *Senegalia* e *Vachellia*, podem trazer novos subsídios para a hipótese de origem da glândula em Mimosoideae e sua história evolutiva e merecem ser melhor investigadas.

A ontogenia e os mecanismos de secreção das glândulas dos tipos Gagnebina e *Prosopis africana*, e das glândulas diminutas de *Acacia s.l.* não foram contemplados neste estudo e são fundamentais para fortalecer a hipótese de homologia das glândulas e suas possíveis funções ecológicas.

Nosso estudo é um exemplo de que investigações mais abrangentes, que utilizem diferentes abordagens a respeito das estruturas secretoras, podem revelar aspectos muito interessantes, especialmente em glândulas pouco conhecidas e de ocorrência restrita a poucos grupos taxonômicos ou restritas a poucos órgãos na planta, como é o caso das glândulas que ocorrem em anteras. Existem poucas informações sobre a diversidade das glândulas em anteras para outras famílias de angiospermas. Portanto, este estudo pode ser considerado um dos possíveis modelos de investigação dessas estruturas e seus resultados poderão ser utilizados comparativamente por projetos futuros que abordem as glândulas nas anteras que ocorrem em outros táxons. Assim como em Mimosoideae (Leguminosae), o estudo das glândulas em anteras que ocorrem em outros grupos

taxonômicos pode revelar aspectos surpreendentes dessas estruturas e merecem investigação.