

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL**

MARYANA ROBERTA PEDROSA DIAS

**ANATOMIA FLORAL E NECTÁRIOS SUBSTITUTIVOS EM *Mimosa lewisii*,
LEGUMINOSAE ENDÊMICA DO NORDESTE DO BRASIL POLINIZADA POR
MORCEGOS**

**Recife
2017**

MARYANA ROBERTA PEDROSA DIAS

**ANATOMIA FLORAL E NECTÁRIOS SUBSTITUTIVOS EM *Mimosa lewisii*,
LEGUMINOSAE ENDÊMICA DO NORDESTE DO BRASIL POLINIZADA POR
MORCEGOS**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Área de Concentração Ecologia e Conservação, da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de mestre em Biologia Vegetal.

Orientadora: Profa. Dra. Emília Cristina Pereira de Arruda

Co-orientadora: Profa. Dra. Ariadna Valentina Lopes

**Recife
2017**

Catálogo na fonte
Elaine Barroso
CRB 1728

Dias, Maryana Roberta Pedrosa

Anatomia floral e nectários substitutivos em *Mimosa lewisii*, leguminosae endêmica do Nordeste do Brasil polinizada por morcegos/ Maryana Roberta Pedrosa Dias- 2017.

52 folhas: il., fig., tab.

Orientadora: Emilia Cristina Pereira de Arruda

Coorientadora: Ariadna Valentina Lopes

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal. Recife, 2017.

Inclui referências

1. Fertilização de plantas 2. Mimosa 3. Caatinga I. Arruda, Emilia Cristina Pereira de (orient.) II. Lopes, Ariadna Valentina (coorient.) III. Título

571.8642

CDD (22.ed.)

UFPE/CB-2018-066

MARYANA ROBERTA PEDROSA DIAS

**ANATOMIA FLORAL E NECTÁRIOS SUBSTITUTIVOS EM *Mimosa lewisii*,
LEGUMINOSAE ENDÊMICA DO NORDESTE DO BRASIL POLINIZADA POR
MORCEGOS**

Aprovada em: 21 de fevereiro de 2017

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Área de Concentração Ecologia e Conservação, da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de mestre em Biologia Vegetal.

COMISSÃO EXAMINADORA:

Profa. Dra. Emília Cristina Pereira de Arruda/UFPE

Prof. Dr. Antônio Fernando Morais de Oliveira/UFPE

Dr. Oswaldo Cruz Neto/UFPE

Às minhas avós Maria (*in memoriam*) e Miriam,
que despertaram em mim a beleza de observar a
natureza.

AGRADECIMENTOS

À CAPES pela concessão da bolsa para a realização deste trabalho, ao CNPq (Processo nº 403770/2012-2) e FACEPE (Processo nº APQ-0138-2.05/14) pelo apoio financeiro concedido.

Às minhas adoráveis orientadoras, Emília Arruda e Ariadna Valentina Lopes. Inicialmente pela maneira amorosa como introduziram a botânica em minha vida, ainda nos primeiros semestres da graduação. E alguns anos depois, pela orientação cheia de incentivo, oportunidades e dedicação. À Emília, pelos seis anos de trabalho e carinho e à Ariadna, pela confiança, desafios e fofurice.

Ao Centro de Tecnologias Estratégicas do Nordeste (CETENE) e ao Laboratório de Imunopatologia Keizo Asami (LIKA), pela infraestrutura cedida para confecção das lâminas e análise em microscópio de luz polarizada.

À Prof^a. Dr^a Gladys Flávia Melo de Pina, pelo suporte nas análises de microscopia eletrônica de varredura na Universidade de São Paulo e pela recepção calorosa.

Ao Dr. Leonardo Galetto, pela colaboração enriquecedora e análises das amostras de néctar.

À Prof^a. Dr^a Laís Angélica de Andrade Pinheiro Borges, pela hospedagem e auxílio na coleta de *Anadenanthera colubrina*, ainda que os resultados não estejam aqui presentes.

Aos professores dos PPGBV/UFPE, por todo o conhecimento apresentado e por contribuírem expressivamente na minha formação, acadêmica e pessoal.

Aos secretários Soraya Melo e Hildebrando da Silva, por tornarem simples todas as burocracias.

Aos colegas e amigos dos Laboratório de Anatomia Vegetal e Laboratório de Biologia Floral e Reprodutiva, pelos momentos de aprendizado e interação. Especialmente à Silvia Santos, Fillype Pereira e Rafaella Monteiro, por toda a ajuda no laboratório e caminhadas até o CETENE; à Jéssica Souza, Luanda Augusta e Marcela Woolley, por ensinarem os protocolos de néctar; e à Márcia Emanuelle, Lucas Xavier, Rafaella M. e Sinzinando Albuquerque, pela companhia e ajuda nas viagens de campo.

À turma que ingressou no PPGBV em 2015, pelos aprendizados que construímos juntos. Especialmente aos que se tornaram meus amigos (que levarei sempre no coração) de intensas discussões científicas, filosóficas e festivas: Bianca Butter, Clarissa Knoechelmann, Eline Garcia, Gésica Souza, Lúgia Vieira, Maria Reis, Nayara Albuquerque e Valdecir Junior.

Ao “*Maléficas (e Paulo)*”: Almerinda Agrelli, Débora Lubambo, Erwelly Barros, Lays Trajano e Paulo H. Cavalcanti, por serem amigos que me inspiram a ser uma profissional melhor, mas sobretudo pelos momentos de alegria e companheirismo.

A Fillype P., Silvia S. e Sinzinando A., pelo carinho e afago nos momentos de angústia, pelos mimos gastronômicos nos “*Tricô Fest*” e pela inestimável amizade.

Aos amigos Bruno Lustosa, Camila Miranda, Daniela Queiroz, Fernando Sena, Lígia Gomes, Lucas Costa, Silvia Caroline e Rodolfo Ferreira, por toda a diversão, acolhida e carinho.

Às Prof^a. Dr^a Paloma Lys e Prof^a. Dr^a Eliete Cavalcanti, pelos aprendizados de vida acadêmica, pela singularidade e gentileza.

E, finalmente, à minha família: meus pais Antônio Dias e Rosângela Pedrosa; minha irmã, Mayara Dias; todos meus tios e tias, especialmente à Ana Dias e à minha avó Miriam Dias, pelo apoio e incentivo constante, por acreditarem nos meus sonhos, por serem únicos e pelo amor incondicional.

-“Tudo que você vê faz parte de um equilíbrio. Como rei, você tem que entender esse equilíbrio e respeitar todos os animais, desde a formiguinha até o maior dos antílopes.

-Mas nós não comemos antílopes?

-Sim, Simba, mas deixe-me explicar. Quando você morre, seu corpo se torna grama e o antílope a come. E assim estamos todos ligados no grande ciclo da vida”.

(Mufasa e Simba – O Rei Leão)

RESUMO

As Leguminosas apresentam, de um modo geral, nectários florais formando discos nectaríferos localizados ao redor da base do ovário. Entretanto, a ocorrência de nectários não estruturais tem sido documentada em alguns gêneros que não apresentavam nectários característicos. *Mimosa lewisii* é um arbusto ocorrente em Caatinga cujas flores já haviam sido referidas como apresentando néctar floral e polinização por morcegos, porém não se sabia a localização do nectário. O objetivo deste trabalho foi então localizar e caracterizar o nectário floral de *M. lewisii* e analisar produção e composição do néctar. Foram realizados cortes histológicos em botões e flores e feitas medidas de volume e concentração do néctar durante o período de antese para a descrição do padrão de secreção. Foi também feita análise quantitativa dos açúcares presentes no néctar. Anatomicamente a flor de *M. lewisii* é semelhante ao que é descrito para as Mimosoideae. O nectário, entretanto, é do tipo não estrutural e está localizado na epiderme dos filetes, confirmado através dos testes histoquímicos e características das células, o que caracteriza um nectário substitutivo, sendo este o segundo caso relatado para a subfamília. O padrão de secreção de néctar é caracterizado por dois períodos de secreção ativa, o primeiro entre 19-21h e o segundo entre 21-23h. Não há alterações no volume de néctar e concentração de açúcar quando as flores são submetidas a sucessivas remoções experimentais de néctar. Apesar de ser polinizada por morcegos, a sacarose é o açúcar predominante no néctar, fato que contrasta com a maioria das flores quiropterófilas.

Palavras-chave: Nectário. Sacarose. Quiropterófilas.

ABSTRACT

The Leguminosae usually have floral structural nectaries with a nectariferous disk located at the base of the ovary. However, the occurrence of non-structural nectaries has been documented in some genera that did not present typical nectaries. *Mimosa lewisii* is a shrub, endemic to northeastern Brazil, occurring in the Caatinga, whose flowers had already been referred to as presenting nectar but the location of the nectary was unknown. The aim of this study was to localize and to characterize the floral nectary of *M. lewisii* and to analyze nectar production and composition. Histological sections were done in buds and flowers; nectar volume and concentration were measured during the anthesis period for describing the secretion pattern. Quantitative analysis of nectar sugar was also performed. Anatomically, the flower of *M. lewisii* is similar to that described for Mimosoideae. The nectary however is non-structural and is located in the epidermis of the filaments, confirmed by histochemical tests and cell characteristics. Thus, *M lewisii* has substitutive nectary, and this is the second case reported for the subfamily. The secretion pattern is characterized by two periods of active secretion, the first between 19-21h and the second between 21-23h. There are no changes in the volume of nectar and sugar concentration when the flowers are submitted to successive experimental removals of nectar. Although the species is pollinated exclusively by bats, the nectar is sucrose-dominant, which contrasts with most chiropterophilous flowers.

Key-words: Nectary. Sucrose. Chiropterophilous.

LISTA DE FIGURAS

- FIGURA 1** - Desenhos esquemáticos de uma flor de *Acacia bonariensis* (Leguminosae, Mimosoideae). A: posição de nectários na flor. B: secção longitudinal de uma flor. C-D: secções transversais da flor em diferentes alturas. a: sépalas, b: pétalas, c: estames, d: nectário, e: ginecóforo 23
- FIGURA 2** - Inflorescência de *Mimosa lewisii* (Leguminosae) com uma gota de néctar exposta..... 24
- FIGURA 3** - Secções transversais (A-F) e microscopia eletrônica de varredura (G) de *Mimosa lewisii* (Leguminosae). Visão geral do cálice e corola (A). Antera em pré-antese (B), detalhe do espessamento das células do endotécio (setas) (C). Estilete (D) e ovário no estágio de flor, os feixes vasculares estão circundados (E), óvulo em botão em pré-antese evidenciando o obturador (seta) (F) e fenda carpelar (G). Ca= cálice, Co= corola, Fi= filete, Tr= tecido transmissor, Ov= óvulo..... 28
- FIGURA 4** - Microscopia eletrônica de transmissão dos filetes (A-D) de *Mimosa lewisii* (Leguminosae). Detalhe para as organelas que indicam atividade secretora..... 29
- FIGURA 5** - Secção transversal (A-C) e vista frontal (D) do filete de *Mimosa lewisii* (Leguminosae). A: Visão geral. B-D: Epiderme secretora, detalhe para a formação de cristais (seta) após teste com fenilhidrazina cloridrato (C) e precipitado vermelho após o teste de Fehling (D). (Coloração: A-B: Azul de Alcian e Safranina, C: Fenilhidrazina cloridrato e Acetato de sódio, visto em microscópio de luz polarizada, D: Fehling). Ep = epiderme, Ga= grão de amido..... 30
- FIGURA 6** - Padrão de secreção de néctar de *Mimosa lewisii* (Leguminosae). Volume (μL), concentração de açúcar de néctar em porcentagem e quantidade de miligrama de açúcares por flor. Círculos representam a média; barras verticais representam o erro padrão..... 33

LISTA DE TABELAS

TABELA 1 - Vantagens e desvantagens do néctar exposto e do néctar parcial ou completamente protegido em estruturas florais	19
TABELA 2 - Reagentes utilizados na realização dos testes histoquímicos em botões e flores de <i>Mimosa lewisii</i> (Leguminosae).....	25
TABELA 3 - Composição histoquímica de estruturas florais de <i>Mimosa lewisii</i> (Leguminosae) (+ = positivo; - = negativo; ? = inconclusivo).	32
TABELA 4 - Efeito de sucessivas remoções de néctar em volume (µL) e concentração (% e mg/flor) secretados em flores de <i>Mimosa lewisii</i> (Média ± Erro padrão).....	34
TABELA 5 - Composição química do néctar de <i>Mimosa lewisii</i> (Leguminosae) (Média ± Erro padrão).....	35

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	13
1.1	OBJETIVOS	14
1.1.1	Objetivo geral.....	14
1.1.2	Objetivos Específicos.....	14
1.2	REVISÃO DE LITERATURA.....	15
1.2.1	Nectários florais: conceito e estrutura	15
1.2.2	Néctar: composição, apresentação e ecologia.....	17
1.2.3	Leguminosae: caracterização geral e nectários	20
1.2.3.1	<i>Mimosa lewisii</i> Barneby	22
1.3	PROCEDIMENTOS METODOLÓGICOS.....	23
1.3.1	Área de estudo e coleta de material botânico.....	23
1.3.2	Análises morfoanatômicas	25
1.3.2.1	Microscopia óptica (MO).....	25
1.3.2.2	Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV).....	25
1.3.2.3	Microscopia Eletrônica de Transmissão (MET)	26
1.3.3	Néctar.....	26
1.3.3.1	Padrão de secreção e efeito de remoção.....	26
1.3.3.2	Composição química	26
1.3.4	Análise estatística.....	27
2	RESULTADOS	28
2.1	HISTOLOGIA	28
2.2	TESTES HISTOQUÍMICOS.....	31
2.3	PADRÃO DE SECREÇÃO E EFEITO DE REMOÇÃO DE NÉCTAR	31
2.4	COMPOSIÇÃO QUÍMICA DO NÉCTAR	35
3	DISCUSSÃO	36
3.1	LEGUMINOSAE: ANATOMIA E HISTOQUÍMICA FLORAL	36
3.2	ESTRUTURA E LOCALIZAÇÃO DO NECTÁRIO	37
3.3	NÉCTAR: PADRÃO DE SECREÇÃO, EFEITO DE REMOÇÃO E COMPOSIÇÃO DO NÉCTAR	39
5	CONCLUSÕES.....	42
	REFERÊNCIAS.....	43

1 INTRODUÇÃO

A Caatinga é um domínio fitogeográfico do Nordeste do Brasil caracterizada pelas florestas secas tropicais e por um curto período de chvas distribuídos irregularmente no tempo e no espaço (SAMPAIO, 1995; MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE, 2002). Esse domínio possui uma proporção elevada de espécies polinizadas por morcegos (13,1%), representando o terceiro sistema de polinização mais comum desta vegetação (MACHADO; LOPES, 2004).

Os morcegos podem depositar, nos estigmas das flores que visitam, uma grande quantidade de pólen e de variados genótipos, além de serem dispersores de longa distância (FLEMING; GEISELMAN; KRESS, 2009). Enquanto o odor, a cor e os ecos sinalizam a presença de uma flor de morcego, é, em última instância, a recompensa nutricional que atrai morcegos para visitar flores (CUNNINGHAM, 1995). Sendo que, em muitos casos, os morcegos visitam as flores em busca do néctar e apenas indiretamente do pólen (FLEMING; GEISELMAN; KRESS, 2009).

Néctar é o recurso floral mais importante para atrair polinizadores. Características do néctar, como a taxa de secreção, composição e concentração de açúcar são fundamentais para a relação entre plantas e polinizadores (PACINI; NEPI, 2007). Estas características podem ser influenciadas por variáveis bióticas (*i.e* restrições genéticas, idade da planta ou da flor, tipo de polinizador) e variáveis abióticas (*i.e* temperatura do ambiente, umidade relativa do ar e disponibilidade de água) (PACINI; NEPI, 2007). A variabilidade nas características do néctar pode ocorrer em diferentes níveis: em flores individuais, entre as flores da mesma planta, entre plantas de uma população e entre populações (PACINI; NEPI, 2007). Tais diferenças vem sendo interpretadas como adaptativas, em que o comportamento dos polinizadores favorece certos traços em detrimento de outros (CNAANI; THOMSON; PAPAJ, 2006). Por exemplo, as diferenças de volume de néctar são baseadas na relação de custo-benefício em que as espécies polinizadas por grandes animais produzem mais néctar que as espécies polinizadas por animais menores (BAKER; BAKER, 1983); as diferenças na concentração de néctar são relacionadas a diferentes fatores: preferência do polinizador por uma alta concentração, dificuldade do polinizador na manipulação de soluções viscosas e padrões de alocação de energia de plantas que minimizam o custo de produção de néctar (BAKER; BAKER, 1983); e por fim, diferenças na composição são atribuídas às preferências nutritivas dos polinizadores (HEIL, 2011).

Os nectários florais são estruturas relativamente simples que secretam néctar de diferentes origens e que estão envolvidas no processo de polinização (BERNADELLO, 2007).

Os nectários são muito diversos do ponto de vista morfológico, podendo ser estruturados por uma epiderme que reveste o parênquima nectarífero e subnectarífero, além de feixes vasculares constituídos de floema ou xilema/floema; apenas por uma epiderme secretora, tricomas glandulares ou apenas pelo parênquima nectarífero (PACINI; NEPI; VESPRINI, 2003). Diante dessa variedade morfológica, os nectários podem ser divididos basicamente em dois grandes grupos: (a) nectários estruturais – histologicamente diferenciados e (b) nectários não estruturais – áreas não diferenciadas que são capazes de secretar néctar (FAHN, 1979). Em uma série de estudos, Vogel (1997) descreve detalhadamente o tipo e estrutura de nectários em várias famílias de angiospermas, apresentando a definição para nectários substitutivos. Sendo aquele em que a estrutura adquiriu a capacidade de secretar néctar depois que a planta perdeu o órgão, não homólogo, responsável por tal função.

De maneira geral, as Leguminosas apresentam os nectários florais localizados como um anel na base do ovário (SIMPSON, 2010). Entretanto, vem sendo relatado na família casos de nectários não estruturais e substitutivos em espécies cujo pólen era considerado o único recurso para seus visitantes. Como, por exemplo, nectários não estruturais em *Cytisophyllum sessilifolium* e *Spartium junceum* (GALLONI; CRISTOFOLINI, 2003) e nectários substitutivos em *Anadenanthera colubrina* (BORGES; MACHADO; LOPES, 2017). Situação semelhante pode ser observada em *Mimosa*, pertencente a subfamília Mimosoideae, que já foi descrita por Ancibor (1969) como um gênero que não apresentava nectário característico. No entanto, relatos mais recentes descrevem o néctar como recurso em *Mimosa lewisii* (VOGEL; MACHADO, LOPES, 2005), baseados no comportamento de forrageamento dos seus visitantes e na presença de gotículas de néctar.

1.1 OBJETIVOS

1.1.1 Objetivo geral

Caracterizar morfoanatomicamente os nectários florais de *Mimosa lewisii* (Leguminosae: Mimosoideae).

1.1.2 Objetivos Específicos

- a) Descrever morfoanatomicamente as flores de *Mimosa lewisii*;
- b) Descrever a estrutura interna dos nectários florais nos estádios de botão, pré-antese e em período de antese;

- c) Caracterizar o perfil histoquímico dos nectários ao longo dos diferentes estádios analisados;
- d) Avaliar a composição química do néctar e o seu padrão de secreção.

1.2 REVISÃO DE LITERATURA

1.2.1 Nectários florais: conceito e estrutura

Nectários são estruturas especializadas ou tecidos que secretam néctar (ELIAS, 1983). Há basicamente dois tipos de nectários: florais e extraflorais, que podem ser distinguidos pela sua posição ou função. Do ponto de vista topográfico, quando o nectário está em qualquer região da flor é denominado “floral”; e quando está em uma estrutura vegetativa é “extrafloral” (ELIAS, 1983). Do ponto de vista funcional, os nectários florais são os que estão envolvidos com a polinização, enquanto os nectários extraflorais não estão envolvidos com a polinização (ELIAS, 1983), mas estão associados ao fornecimento de alimento para parasitas e vários grupos de insetos, especialmente as formigas, que defendem a planta de herbívoros (BENTLEY, 1977; DÁTILLO et al., 2015). Os nectários florais são também conhecidos do ponto de vista funcional como nectários nupciais, fazendo alusão à sua associação com a polinização (*sensu* DELPINO, 1873).

Nectários florais são estruturas relativamente simples apresentam diferentes origens e podem ocorrer, praticamente, em todas as partes da flor (BERNADELLO, 2007). Como evoluiu de forma independente nas angiospermas, sua morfologia é altamente diversificada (VOGEL, 1997; BERNADELLO, 2007). Dessa maneira, podem apresentar-se como uma simples epiderme glandular ou uma volumosa protuberância parenquimática (ANCIBOR, 1969) ou ter-se desenvolvido a partir de outras estruturas secretoras, como hidatódios (ELIAS; GELBAND, 1977) ou tricomas glandulares (McDADE; TURNER, 1997) que passaram por uma reorganização ultraestrutural e metabólica (VOGEL, 1997). Em outra maneira de organização, os nectários podem ser constituídos por um parênquima nectarífero, formado por pequenas células de citoplasma denso (podendo haver um parênquima sub-nectarífero, composto por células maiores e mais frouxas); toda essa estrutura revestida por uma epiderme. Os feixes vasculares do nectário podem ser constituídos apenas pelo floema ou por xilema e floema e estar presentes no parênquima nectarífero ou sub-nectarífero (DURKEE, 1983; PACINI; NEPI; VESPRINI, 2003; GALETTO; BERNADELLO, 2004;

NUNES et al., 2013). O néctar pode ser exsudado por células epidérmicas comuns, por tricomas ou por células do parênquima nectarífero que o secretam em espaços intercelulares e deles para superfície através de estômatos modificados (FAHN, 1979).

Do ponto de vista celular, as células envolvidas no processo de secreção de néctar são geralmente pequenas e caracterizadas por conter um citoplasma granular e denso e um núcleo relativamente grande (FAH, 2000). Alguns tipos de glândulas incorporam um mecanismo de ligação parede-membrana às suas células, podendo haver espessamento de todas as paredes ou apenas nas paredes internas (PATE; GUNNING, 1972). As paredes das células secretoras de muitos nectários possuem esse espessamento na sua superfície interior, podendo ser apresentado de diferentes maneiras, dependendo da espécie. Eles podem ser muito pequenos e discretos, como nas células epiteliais dos nectários septais de *Tillandsia* ou eles podem formar uma camada espessa e labiríntica como nos nectários septais de *Gasteria trigona* (FAHN, 1979, 2000).

Nectários variam tanto em morfologia quanto em composição química do néctar, essas características refletem o tipo de polinizador. Fahn (1952) faz uma descrição morfológico-topográfica identificando cinco tipos de nectários: (1) “*torus*” (subdividido em *marginal*, em que a superfície externa do nectário tem a forma triangular e o ângulo superior do triângulo está voltado para os estames enquanto que a sua base toca a base das sépalas; *discoide*, nectário forma um anel na base do ovário; *tubular*, tecido nectarífero circunda superfície interna do tubo floral) (2) perigonal, o nectário está localizado em um esporão; (3) estaminal, o tecido que secreta néctar é encontrado na região inferior do estame; (4) “*ovarial*”, o nectário encontra-se entre os septos do ovário; (5) “*stylar*”, o nectário encontra na base do estilete.

Em uma série de estudos, Vogel (1997, 1998a, 1998b, 1998c) faz uma descrição detalhada do tipo e estrutura de nectários em várias famílias de angiospermas. Ele apresenta definições para os nectários (a) substitutivos, que são aqueles em que uma estrutura adquiriu a capacidade de secretar néctar depois que a planta perdeu o órgão responsável por tal função (VOGEL, 1997); (b) “*nectarioles*” que são pequenas estruturas formadas por poucas células que secretam néctar, elas podem representar o ponto inicial para a evolução de estruturas mais complexas, por exemplo os discos (VOGEL, 1998a) e (c) ductos de néctar que conduzem o néctar da fonte para o local de apresentação, o néctar flui ao longo desses ductos por capilaridade, pressão de secreção ou gravidade, dependendo da orientação do nectário nos órgãos que o suportam (VOGEL, 1998b). Além disso, o autor apresenta algumas variações que ocorrem em menor frequência nas plantas, como o surgimento de nectário devido à abscisão de um órgão (por exemplo, botão floral abortado); e o pistilódio, presente nas flores

estaminadas de *Pachysandra terminalis* (Buxaceae) e *Sarcococca ruscifolia* (Buxaceae) e que funciona como nectário (VOGEL, 1998c).

1.2.2 Néctar: composição, apresentação e ecologia

O néctar é uma solução aquosa, considerada a principal recompensa floral para os animais, que o utilizam com fonte de energia para suas atividades metabólicas, devido à predominância de açúcares simples, tais como a sacarose, glicose e frutose (*e.g.* CORBET, 2003). Além de açúcares, o néctar pode ser constituído por concentrações menores de aminoácidos, proteínas, lipídios, antioxidantes, alcalóides, compostos fenólicos, vitaminas, ácidos orgânicos, substâncias inorgânicas e outros componentes (BAKER; BAKER, 1983; NICOLSON; THORNBURG, 2007). Algumas dessas substâncias podem melhorar as propriedades do néctar, como, por exemplo, o aminoácido prolina que atua no desenvolvimento de insetos (HRASSNIGG; LEONHARD; CRAILSHEIM, 2003) e do vôo (MICHEU; CRAILSHEIM; LEONHARD, 2000), aumentando o desempenho dos polinizadores; compostos fenólicos que conferem um sabor amargo ao néctar e impedem a ação de pilhadores (JOHNSON; HARGREAVES; BROWN, 2006) e/ou previnem o crescimento microbiano (NOCENTINI et al., 2012).

Os dois principais componentes do néctar solúvel, carboidratos e aminoácidos, possuem origens diferentes de acordo com o tipo de secreção, se holócrina ou merócrina (PACINI; NEPI, 2007). Os carboidratos são derivados da atividade fotossintética do próprio nectário ou de outras peças florais (como o pedúnculo da flor, cálice, ovário) ou vegetativas adjacentes. Caso parte dos carboidratos sejam sintetizados pelo nectário, este deve possuir tecidos fotossintetizantes (HEIL, 2011). A presença exclusiva de floema ou de floema e xilema no nectário pode indicar se ele é parcial ou totalmente autônomo (PACINI; NEPI, 2007). Além disso, a disposição e abundância desses tecidos apresentam significados fisiológicos distintos, como transporte de sacarose, aminoácidos e outras moléculas complexas (PACINI; NEPI, 2007). Alguns motivos pelos quais os componentes do néctar podem ter diferentes origens histológicas incluem a localização do nectário e produção do néctar para diferentes consumidores (PACINI; NEPI, 2007).

Os nectários florais podem estar no mesmo nível/superfície do órgão que os suportam, podem formar uma protuberância (comum em Brassicaceae e Leguminosae) ou podem estar embutidos (como os nectários septais de monocotiledôneas) (FAHN, 1979). Essas diferentes posições influenciam a forma de secreção e apresentação de néctar, além das vias de

forrageamento dos polinizadores (PACINI; NEPI, 2007). A forma como o néctar é apresentado dentro da flor e o seu grau de exposição é altamente significativa do ponto de vista funcional (PACINI; NEPI; VESPRINI, 2003). O néctar pode ser apresentado aos visitantes de forma primária, quando ele é exposto sobre a superfície do nectário, sobre superfícies contínuas ou na superfície de nectários capitados (PACINI; NEPI; VESPRINI, 2003). Pode haver ainda uma situação em que o néctar flui do nectário e se expõe em outra parte da flor (como um esporão ou no final de um ducto), nesse caso a apresentação do néctar é secundária (PACINI; NEPI; VESPRINI, 2003). Se as classes morfológicas das flores propostas por Faegri e Pijl (1979) forem correlacionados às flores nectaríferas, várias possibilidades surgem a respeito de como o néctar é oferecido e como pode ser o forrageamento dos visitantes. Este sistema pode ser igualmente aplicado a inflorescências inteiras que realmente funcionam como unidades florais individuais, por exemplo capítulos (BERNADELLO, 2007). A apresentação do néctar pode ser uma característica espécie-específica e pode variar mesmo em espécies muito próximas ou entre membros da mesma família (PACINI; NEPI, 2007). Os diferentes tipos de apresentação de néctar estão associados com uma série de vantagens e desvantagens como pode ser vista na tabela 1, retirada de Pacini e Nepi (2007).

A reabsorção do néctar não consumido é um fenômeno comum, especialmente quando grande quantidade de néctar é produzida. Ocorre independentemente da idade, expressão sexual da flor, estrutura do nectário ou forma de exsudação (PACINI; NEPI, 2007). Estudos utilizando micro-autorradiografia demonstraram que os açúcares são reabsorvidos pelos nectários, mesmo que continuem a produzir néctar (STPICZYŃSKA, 2003) e às vezes a reabsorção continua após a secreção ter terminado (NEPI; GUARNIERI; PACINI 2001). A reabsorção tem papéis tanto ecológicos como fisiológicos: permite a modulação da composição e concentração do néctar, permitindo assim a plasticidade fenotípica de acordo com visitas de polinizadores (NEPI; STPICZYŃSKA, 2008); recuperação dos recursos investidos na produção de néctar (NEPI et al., 2003; NICOLSON; NEPI, 2005) e homeostase durante a secreção e apresentação de néctar (NICOLSON, 1995) . Espera-se que as plantas que vivem em habitats secos possam compensar evaporação da água com reabsorção de soluto, mantendo assim um néctar constante concentração (NICOLSON, 1995).

Os componentes do néctar transmitem um sabor e/ou odor específico que podem ser importantes para a atração de polinizadores (GALETTTO; BERNADELLO, 2003). Dessa forma a composição do néctar determina o espectro de consumidores de néctar devido às

diferentes preferências nutritivas de cada consumidor (HEIL, 2011). A relação entre os três principais açúcares que compõe o néctar permite se identificar a especificidade de consumidores (DAVIS et al., 1998). Por exemplo, beija-flores, borboletas, mariposas e abelhas de língua longa geralmente preferem néctar rico em sacarose, enquanto que abelhas de língua curta e moscas preferem néctar rico em hexoses (HEIL, 2011). Já espécies polinizadas por aves Passeriformes e morcegos da subordem Microchiroptera, considerados morcegos verdadeiros, possuem néctar com baixo teor de sacarose, quando comparado aos beija-flores (BAKER; BAKER; HODGES, 1998). As formigas apresentam preferência por néctar enriquecido com aminoácidos, quando comparadas a uma solução constituída apenas por açúcares, além de rejeitar soluções de açúcares diluídos, quando a colônia já foi alimentada com uma solução concentrada (LANZA, 1988; WAGNER; KAY, 2002). Sendo assim, outras características, tais como ritmo de secreção e padrão de produção podem ser fortemente influenciados pela interação com os polinizadores (BOBROWIEC; OLIVEIRA, 2012).

Tabela 1. Vantagens e desvantagens do néctar exposto e do néctar parcial ou completamente protegido.

	Vantagens	Desvantagens
Exposto	• O néctar pode ser coletado por vários tipos de polinizadores devido a acessibilidade. • A concentração de néctar varia com a temperatura e a umidade relativa sendo, portanto, adequada para diferentes polinizadores. • O parênquima fotossintético do nectário recebe luz suficiente para ser autônomo para a síntese de carboidratos.	• O néctar pode ser facilmente pilhado; • A concentração de néctar é afetada por parâmetros ambientais; podendo cristalizar devido à evaporação e não pode ser recolhido. • Esporos fúngicos, bactérias e materiais aéreos podem cair no néctar, provocando infecções. • Chuva e névoa fortes podem remover o néctar ou diluí-lo. • A reabsorção do néctar é difícil ou impossível por causa da evaporação.

Dentro do nectário e / ou da flor	• A concentração do néctar não é afetada (relativamente) por parâmetros ambientais. • O néctar está protegido da precipitação e de material transportado pelo ar. • O néctar não é removido pela chuva ou névoa.	• Os guias de néctar tornam-se necessários para indicar sua presença. • O néctar pode ser acessível apenas a um tipo de polinizador. • O parênquima fotossintético do nectário recebe pouca luz, sendo sombreado por partes florais.
	• A concentração do néctar não é afetada (relativamente) por parâmetros ambientais. • A reabsorção do néctar pode ocorrer durante um longo período porque a evaporação é limitada. • O néctar não é removido pela chuva ou névoa.	• O néctar coletado no esporão pode ser pilhado por animais com poder de perfurar a parede esporão. • O néctar é acessível apenas a alguns polinizadores que possuem peças bucais especializadas. • O número de potenciais polinizadores diminui com o aumento do comprimento do esporão.

Fonte: Pacini; Nepi (2007).

1.2.3 Leguminosae: caracterização geral e nectários

A família Leguminosae está incluída na ordem Fabales, possui 727 gêneros e 19.327 espécies (APG IV, 2016), constituindo a terceira maior família das angiospermas (LEWIS et al., 2005). As leguminosas são abundantes nos diferentes domínios fitogeográficos brasileiros, estão distribuídas em 222 gêneros e 2.807 espécies (LIMA et al., 2015). Em alguns desses domínios, Leguminosae é mais representativa, como na caatinga que ocorrem 292 espécies distribuídas em 87 gêneros (MORO et al., 2014). Na família são reconhecidas três subfamílias: Caesalpinioideae, Mimosoideae e Faboideae (= Papilionoideae) (LEWIS et al., 2005). Estas já foram consideradas por Cronquist (1981) como três famílias distintas e era utilizado o termo “Fabaceae” para se referir a subfamília Faboideae. Dessa forma, para evitar ambiguidades Lewis et al. (2005) optaram por usar “Leguminosae” ou invés de “Fabaceae” para referir-se a família como um todo, sendo ambos aceitos pelo Código Internacional de Nomenclatura Botânica (ICBN, 2012).

Os representantes das Leguminosae apresentam hábito herbáceo, arbóreo, arbustivo ou lianas; folhas geralmente compostas (pinadas, trifolioladas), podendo ser unifolioladas;

inflorescências quase sempre indeterminadas, às vezes reduzidas a uma flor solitária; as flores são geralmente bissexuais, às vezes unissexuais, com hipanto curto. Geralmente são pentâmeras; as pétalas podem ser livres ou conatas, valvadas ou imbricadas. Os estames podem ser de um a numerosos, mas geralmente são 5 ou 10, distintos ou conados. O gineceu é unicarpelar, ovário súpero, com um carpelo (raramente dois ou mais, em algumas Mimosoideae) e um lóculo. O estilete e estigma são solitários (JUDD; SINGER; SINGER, 2009; SIMPSON, 2010).

Apesar das três subfamílias apresentarem muitas características das estruturas floral em comum, há uma grande diversidade de formas florais (ENDRESS, 1996). Por exemplo, em Mimosoideae os filetes são fortemente desenvolvidos em detrimento do perianto (flores do tipo glomérulo ou pincel) tornando-se quase as únicas estruturas florais visíveis e com papel na atração dos polinizadores. Em contraste, na maioria das Faboideae os estames não estão no campo visual a medida que estão incluídos (junto com o gineceu) nas duas pétalas mais inferiores, que formam uma quilha; muitas vezes, o outro par de pétalas, as "asas", são também ligadas mecanicamente à quilha, de modo que um complexo aparato mecânico é formado pelo gineceu, androceu e quatro das cinco pétalas (ENDRESS, 1996).

Os nectários da família são frequentemente presentes como um anel na base do ovário (SIMPSON, 2010). Na subfamília Caesalpinioideae os nectários estão geralmente entre os estames e ovário (TUCKER, 2002). Em Faboideae o néctar pode ser encontrado facilmente, acumulado entre a base do carpelo e os filetes (TUCKER, 2003). Por último, os nectários florais de Mimosoideae encontram-se, geralmente, na base dos estames e na base do ovário ou do ginecóforo (Figura 1). Apresentam-se frequentemente como um disco lobulado: com uma epiderme formada por células prismáticas e estômatos grandes e numerosos, o disco nectarífero propriamente dito é formado por células isodiamétricas e com grandes espaços intercelulares. Mas o desenvolvimento do nectário pode variar desde uma pequena área secretora, uma epiderme glandular ou até um volumoso tecido parenquimático (ANCIBOR, 1969).

Elena Ancibor (1969) realizou uma extensa revisão em Mimosoideae e a partir desta pode-se observar que a presença ou ausência de uma estrutura nectarífera na subfamília independe do grupo taxonômico. Na tribo Ingae, por exemplo, as espécies de seis gêneros (incluindo *Inga*) apresentam discos nectaríferos em diferentes níveis de desenvolvimento, com numerosos estômatos. Já na tribo Mimoseae, os gêneros *Anandenathera* e *Mimosa* não apresentam uma formação nectarífera típica, mas em outros gêneros da tribo, como *Piptadenia*, as espécies apresentam uma estrutura levemente alargada na base dos filetes;

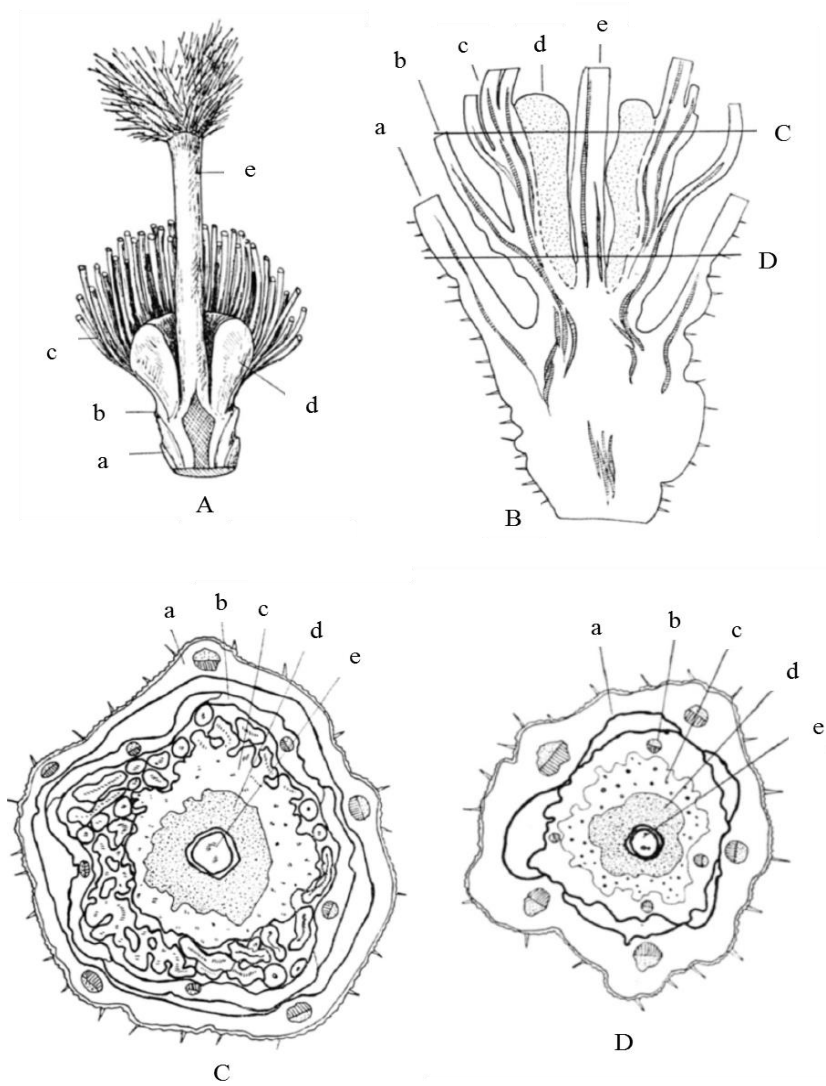
espécies de *Desmanthus* apresentam um anel glandular no tubo floral; *Prosopiss* spp. possuem discos intraestaminais bem desenvolvidos e sem estômatos ou um disco nectarífero volumoso e com numerosos estômatos.

1.2.3.1 *Mimosa lewisii* Barneby

Mimosa lewisii é uma espécie arbustiva ramificada (ca. 2 a 3 m, podendo chegar até 5 m) que forma moitas densas ao longo das bordas da vegetação em áreas de Caatinga e outras formações do Nordeste brasileiro (BARBOSA et al., 1996), como Campos rupestres, Restingas e floresta Atlântica (FLORA DO BRASIL, 2017). É uma espécie endêmica do Brasil, registrada apenas no Nordeste, nos estados do Piauí, Pernambuco e Bahia (DUTRA; MORIM, 2015; FLORA DO BRASIL, 2017).

A parte aérea, exceto os eixos das inflorescências, possui folhas perenes e bipinadas; há espinhos dispersos e estes estão limitados ao caule e à conexão da folha com raque; as flores são tetrâmeras, com cálice denteado, conado na base; apresentam oito estames, as anteras são em forma de disco, com um conectivo circular; apresenta um estilete com estigma puntiforme (VOGEL; MACHADO; LOPES, 2005). A antese é noturna, durando apenas uma noite; é polinizada pelo morcego *Lonchophylla mordax* (Phyllostomidae), a espécie ainda recebe visitas de beija-flores (*Chlorostilbon aureoventris*, *Chrysolampis mosquitus*, *Phaethornis gounellei*) e abelhas, sendo que estes dois últimos grupos não contribuem para a polinização, pois visitam as flores após a senescência das anteras (VOGEL; MACHADO; LOPES, 2005; este estudo). A localização do nectário é desconhecida, mas grande volume de néctar é secretado (103,5 – 173µl/inflorescência) (VOGEL; MACHADO; LOPES, 2005).

Figura 1. *Acacia bonariensis* (Leguminosae, Mimosoideae). A: posição de nectários na flor. B: secção longitudinal de uma flor. C-D: secções transversais da flor em diferentes alturas. a: sépalas, b: pétalas, c: estames, d: nectário, e: ginecóforo.



Fonte: Ancibor (1969).

1.3 PROCEDIMENTOS METODOLÓGICOS

1.3.1 Área de estudo e coleta de material botânico

As coletas de *Mimosa lewisii* Barneby (Figura 2) foram realizadas no Parque Nacional do Catimbau – Pernambuco, (8°24'00" e 8°36'35" Sul e 37°09'30" e 37°14'40" Oeste) localizado nos municípios de Buíque, Tupanatinga e Ibimirim. O clima predominante na

região é o semi-árido do tipo Bsh, com transição para o tropical chuvoso do tipo As”, segundo classificação de Köppen, a precipitação pluviométrica anual varia entre 650 e 1100 mm, com grande irregularidade no regime interanual e a temperatura média anual oscila em torno dos 23°C (SOCIEDADE NORDESTINA DE ECOLOGIA, 2002).

As amostras de *M. lewisii* foram coletadas nos estádios de botão, pré-antese e antese, sendo fixadas em FAA50 (formaldeído-ácido acético-etanol 50%; 5:5:90v/v) para análise em microscopia óptica (JOHANSEN, 1940), em solução Karnovsky (1965) (glutaraldeído-paraformaldeído) para análise em Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV) e em glutaraldeído 2,5% para análise em Microscopia Eletrônica de Transmissão (MET) (ROLAND, 1978) .

Figura 2. Inflorescência de *Mimosa lewisii* (Leguminosae) com uma gota de néctar exposta.



Fonte: O Autor (2017).

1.3.2 Análises morfoanatômicas

1.3.2.1 Microscopia óptica (MO)

As amostras fixadas foram desidratadas em série etanol-butanol (50-100%) e incluídas em parafina (KRAUS; ARDUIN, 1997). Os materiais emblocados foram seccionados em série com o auxílio de um micrótomo rotativo Zeiss HYRAX M55 com espessura entre 8-10 µm. Os cortes obtidos foram submetidos à dupla coloração com safranina e azul de Alcian e, posteriormente, montados em bálsamo do Canadá (BUKATSCH, 1972, modificado). Para a realização de testes histoquímicos, os cortes obtidos foram submetidos a reagentes temporários conforme apresentado na Tabela 2. As observações anatômicas foram realizadas em microscópio de luz Olympus CX31 e registradas em microscópio Leica DM500 com auxílio do software Leica IM50.

Tabela 2. Reagentes utilizados na realização dos testes histoquímicos em botões e flores de *Mimosa lewisii* (Leguminosae).

GRUPOS METABÓLICOS	REAGENTES	REAÇÃO POSITIVA
Lipídios totais	Sudan III (PEARSE, 1961)	Alaranjado
Lipídios ácidos e neutros	Sulfato Azul do Nilo (CAIN, 1947)	Azul para lipídios ácidos e rosa para lipídios neutros
Ácidos graxos	Acetato de Cobre/Ácido Rubiânico (GANTER; JOLLÉS 1969)	Verde escuro
Glicose	Fenilhidrazina cloridrato/Acetato de sódio (PATT et al., 1989)	Cristais amarelos
Açúcares redutores	Fehling (KRAUS; ARDUIN, 1997)	Precipitado vermelho
Amido	Lugol (JENSEN, 1962)	Roxo ou negro
Compostos fenólicos	Cloreto férrico (JOHANSEN, 1940)	Marrom e negro

Fonte: O Autor (2017).

1.3.2.2 Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV)

Após a fixação as amostras foram desidratadas em série etanólica (10-100%) e submetidas ao ponto crítico com gás carbônico BALZERS SCD 050, sendo montadas em suportes metálicos do tipo stub e metalizadas com ouro (SILVEIRA; SOUZA, 1989). A análise do material foi realizada em Microscópio Eletrônico de Varredura Zeiss Zigma VP.

1.3.2.3 Microscopia Eletrônica de Transmissão (MET)

Após a fixação os filetes desidratados em solução de acetona e incorporados em resina Spurr (ROLAND, 1978). Secções ultrafinas foram feitas e contrastadas com acetato de uranil (WATSON, 1958) e citrato de chumbo (REYNOLDS, 1963) para posterior análise em um Microscópio Eletrônico de Transmissão Zeiss EM 900.

1.3.3 Néctar

1.3.3.1 Padrão de secreção e efeito de remoção

Para descrever o padrão de secreção de néctar e os efeitos das sucessivas remoções na produção de néctar nas flores de *M. lewisii*, foi seguido o protocolo delineado por Galetto e Bernardello (2005). Trinta flores foram isoladas com sacos de papel semipermeáveis e separadas em seis grupos, com cinco flores cada. A cada 2 horas, durante o período de antese, um grupo foi adicionado nas medições de volume e concentração de néctar.

Para a medição de volume e concentração de açúcares foram utilizados, respectivamente, microseringas (Microliter® 10 e 25 µl) e refratômetro de bolso (Atago® 0-50%) de acordo com protocolos usuais em biologia floral. Os valores de volume e concentração de açúcares no néctar foram associados para a obtenção da quantidade de miligramas de açúcares no néctar (GALETTO; BERNARDELLO, 2005).

1.3.3.2 Composição química

Para a análise quantitativa dos açúcares presentes no néctar, foi coletada secreção de 14 flores com auxílio de microseringas (Microliter 10µL e 25µL) e armazenada em papel filtro Whatman nº 1 a baixa temperatura (GALETTO; BERNARDELLO, 2005), para posterior dissolução em água destilada. Foram utilizados os kits ®Sigma para a glicose, frutose e sacarose seguindo as metodologias propostas por Bergmeyer e Bernt (1974), Kunsst; Draeger e Ziegenhorn, (1984) e Southgate (1976). A leitura de absorbância foi realizada num espectrofotômetro a 340 nm de comprimento de onda.

A taxa de sacarose/hexoses (r) foi calculada seguindo Baker e Baker (1983), onde $r = \frac{[\%] \text{ sacarose}}{([\%] \text{ glicose} + [\%] \text{ frutose})}$. Se r é menor que 0,1 indica que as hexoses são

predominantes, se $r > 0,999$ indica que a sacarose é predominante. Valores intermediários entre 0,1 e 0,499 indica que o néctar é rico em hexoses, assim como valores entre 0,5 e 0,999 representa um néctar rico em sacarose. A razão de hexose é estimada a partir de quociente entre glicose e frutose.

1.3.4 Análise estatística

Para as análises de padrão de secreção e efeito de remoção foram analisadas as medidas de volume, concentração (%) e quantidade de miligramas de açúcar por flor (mg/flor). Para análise do padrão de secreção foi feito o teste ANOVA 1 fator, seguindo pelo teste de Tukey. Para análise do efeito de sucessivas remoções foi comparada a quantidade total de néctar (volume, %, mg/flor) em período de secreção ativa; foi realizado o teste Kruskal-Wallis.

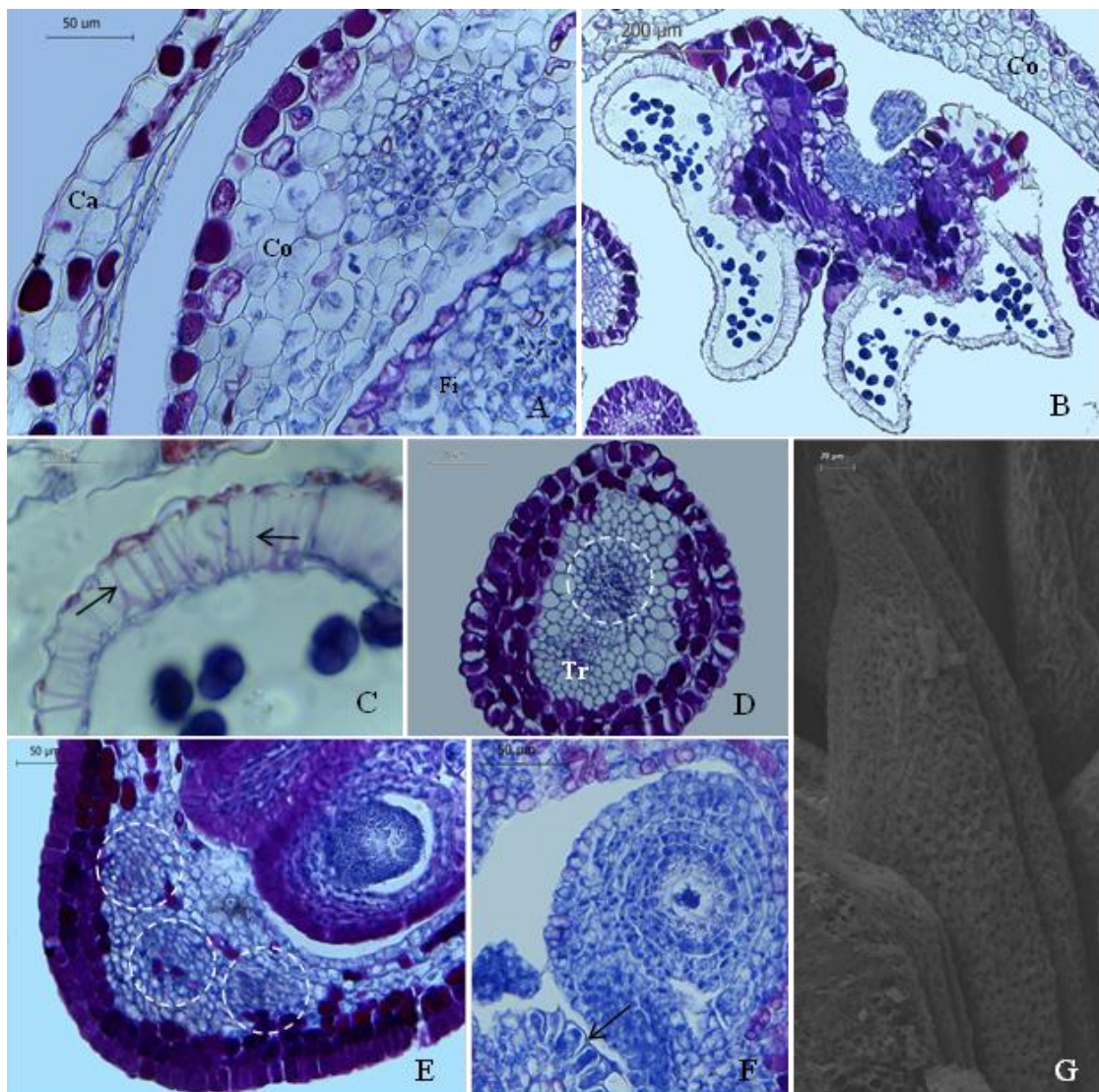
Para comparar as proporções dos açúcares (glicose, frutose e sacarose) entre si, foi realizado o teste ANOVA 1 fator, com o teste a posteriori de Tukey. Todos os testes foram realizados a um nível de significância de 0,05 (α). Para essas análises foi usado o software R, versão 3.3.2 (R DEVELOPMENT CORE TEAM; 2017).

2 RESULTADOS

2.1 HISTOLOGIA

Após a completa diferenciação floral, as pétalas e sépalas são anfiestomáticas cuja epiderme é unisseriada, revestida por uma cutícula espessa e apresentando células secretoras; as camadas subepidérmicas são formadas por células parenquimáticas, com poucos cristais do tipo drusa. É possível perceber ainda feixes vasculares do tipo colateral (Figura 3).

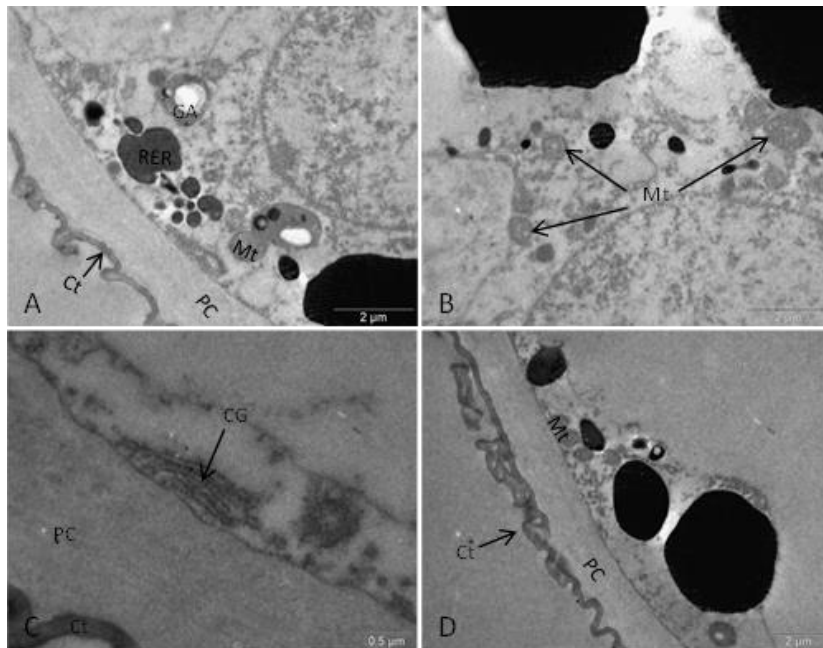
Figura 3. Secções transversais (A-F) e microscopia eletrônica de varredura (G) de *Mimosa lewisii* (Leguminosae). Visão geral do cálice e corola (A). Antera em pré-antese (B), detalhe do espessamento das células do endotécio (setas) (C). Estilete (D) e ovário no estágio de flor, os feixes vasculares estão circulados (E), óvulo em botão em pré-antese evidenciando o obturador (seta) (F) e fenda carpelar (G). Ca= cálice, Co= corola, Fi= filete, Tr= tecido transmissor, Ov= óvulo.



Fonte: O Autor (2017).

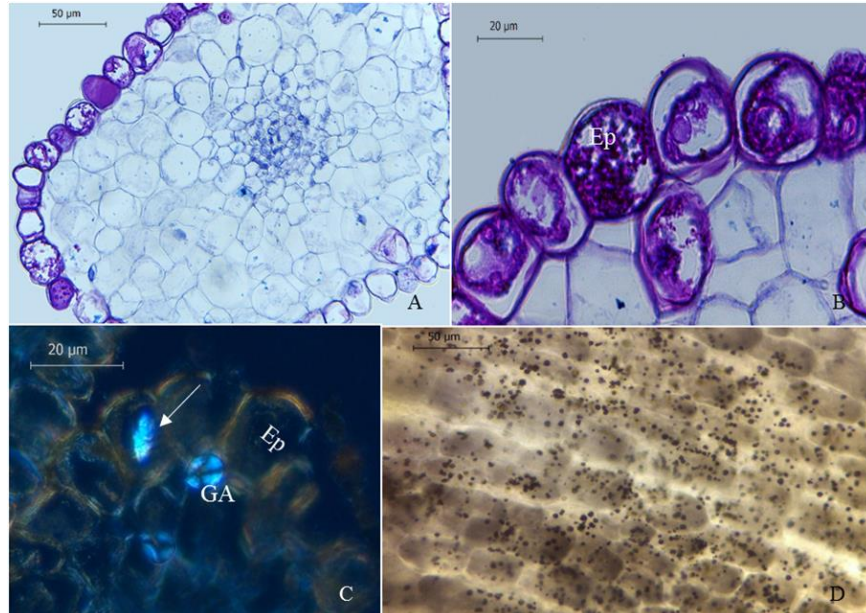
Os filetes encontram-se dobrados em pré-antese, já na antese encontram-se todos eretos. Esses filetes apresentam uma epiderme unisseriada e com células secretoras, com a presença de mitocôndrias, retículo endoplasmático rugoso, complexo de Golgi e plastídios com grãos de amido (Figura 4). O parênquima é formado por células grandes e de parede delgada; apresenta um único feixe vascular colateral e com xilema pouco desenvolvido (Figura 5). As anteras apresentam deiscência rimosa, são dorsifixas e tetraesporangiadas. A parede da antera é formada por uma epiderme; endotécio uniestratificado, no estágio de pré-antese as células possuem o espessamento em formato de “U”; e a camada média é unisseriada (Figura 3).

Figura 4. Microscopia eletrônica de transmissão dos filetes (A-D) de *Mimosa lewisii* (Leguminosae). Detalhe para as organelas que indicam atividade secretora. CG= complexo de Golgi, Ct= cutícula, GA= plastídios com grãos de amido, Mt= mitocôndrias, PC= parede celular, RER= retículo endoplasmático rugoso.



Fonte: O Autor (2017).

Figura 5. Secção transversal (A-C) e vista frontal (D) do filete de *Mimosa lewisii* (Leguminosae). A: Visão geral. B-D: Epiderme secretora, detalhe para a formação de cristais (seta) após teste com fenilhidrazina cloridrato (C) e precipitado vermelho após o teste de Fehling (D). (Coloração: A-B: Azul de Alcian e Safranina, C: Fenilhidrazina cloridrato e Acetato de sódio, visto em microscópio de luz polarizada, D: Fehling). Ep = epiderme, Ga= grão de amido.



Fonte: O Autor (2017).

O estilete é formado por uma epiderme unisseriada preenchida por uma secreção densa; e o córtex é formado por 2-3 camadas de células subepidérmicas também preenchidas por secreção, por células parenquimáticas, um feixe vascular colateral com floema bem desenvolvido, em relação ao xilema, e pelo tecido transmissor. O ovário é unilocular, o carpelo não é completamente fundido, tanto a epiderme interna como a externa são unisseriadas, as células da epiderme externa e as duas camadas de células adjacentes são armazenadoras de conteúdo, o restante do mesofilo é constituído pelo parênquima e por cinco feixes vasculares (três feixes dorsais e dois ventrais). Os óvulos são campilótrofos, unitegumentados e de placentação marginal. Um tecido secretor, com células alongadas ocorre na região onde os óvulos se inserem ao redor do funículo e próximos à micrópila, caracterizando o obturador (Figura 3).

2.2 TESTES HISTOQUÍMICOS

As células epidérmicas do cálice e corola armazenam várias classes de substâncias como substâncias lipídicas, lugol, compostos fenólicos e ácidos graxos. Além disso, tanto o feixe vascular como o parênquima apresentam grãos de amido em grande quantidade. O filete apresenta grãos de amido em todos os tecidos e secreta glicose, uma vez que os testes fenilhidrazina cloridrato/acetato de sódio e Fehling apresentam-se positivos (Figura 5). No ovário, os testes para lipídios totais e ácidos foram positivos na epiderme e nas duas camadas de células subepidérmicas; ácidos graxos são encontrados nas camadas subepidérmicas; envolvendo os óvulos encontra-se uma camada unisseriada de células preenchidas por lipídios totais e ácidos graxos; por fim, grande quantidade de grãos de amido ocorre no parênquima e feixes vasculares (Tabela 3).

2.3 PADRÃO DE SECREÇÃO E EFEITO DE REMOÇÃO DE NÉCTAR

O néctar de *Mimosa lewisii* é secretado por células epidérmicas dos filetes, na porção da circunferência dos filetes voltada para as pétalas. Desse modo os nectários são do tipo substitutivos (*sensu* VOGEL, 1997), conforme discutido adiante.

Foram registrados dois períodos de secreção ativa. O primeiro entre 19h-21h e o segundo entre 23h-01h. Sendo assim, também foram registrados dois períodos de reabsorção. O primeiro entre 21h-23h e o segundo após às 01h ($F_{5,24} = 2.4893$, $p = 0.059$) (Figura 6). A concentração de açúcar (%) máxima foi registrada no primeiro horário de coleta ($20.5\% \pm 1.87$), permanecendo constante até as 03h ($F_{5,24} = 8.63$, $p = 0.0002$). Já a média da concentração de açúcar por flor foi $1.31 \text{ mg/flor} (\pm 0.33)$ e a concentração máxima ocorreu às 21h, não havendo alterações significativas ao longo do período de secreção ($F_{5,24} = 2.083$, $p = 0.102$) (Figura 6).

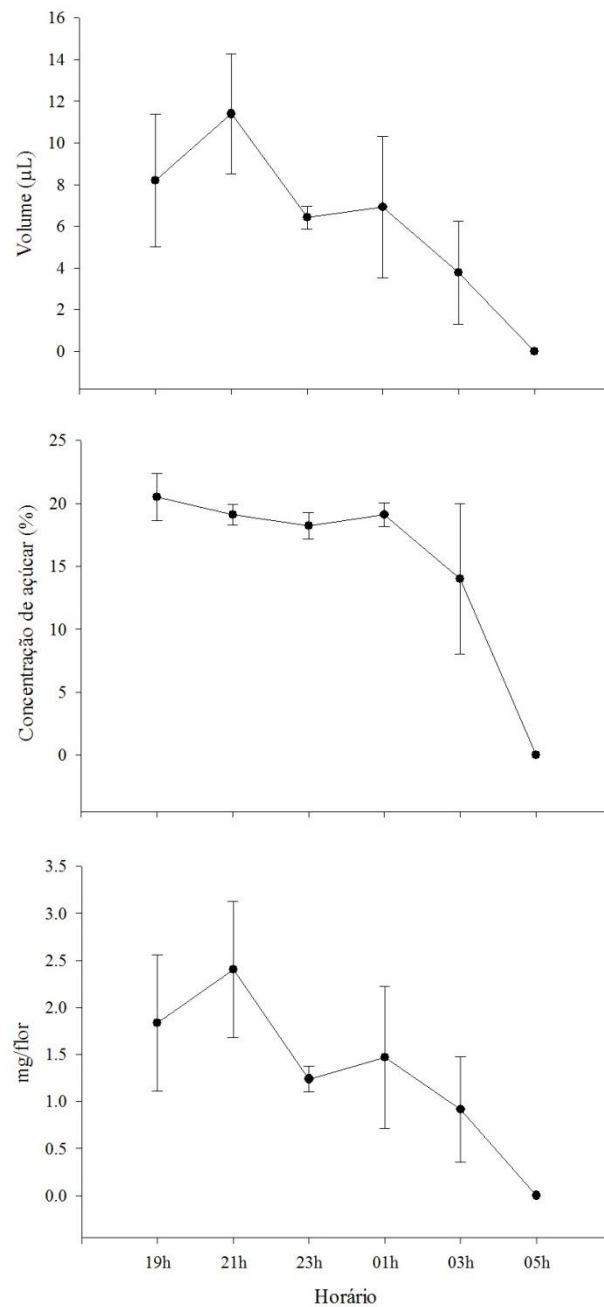
Quando as flores de *M. lewisii* são submetidas a sucessivas remoções de néctar não sofrem aumento significativo na sua produção, nem no primeiro período de secreção ativa ($H_1 = 0.001$, $p = 0.9734$) e nem no segundo ($H_1 = 0.96$, $p = 0.3272$). A concentração de açúcar em porcentagem também não apresentou aumento significativo durante o primeiro período de secreção ativa ($H_1 = 0.6154$, $p = 0.4328$) e nem houve alteração na quantidade de miligrama de açúcar por flor em ambos períodos ($H_1 = 0.467$, $p = 0.4944$; $H_1 = 1.5$, $p = 0.2207$, respectivamente) (Tabela 4).

Tabela 3. Composição histoquímica de estruturas florais de *Mimosa lewisii* (Leguminosae). (+ = positivo; - = negativo; ? = inconclusivo)

Órgão	Tecidos/ estruturas	Reagentes						
		Sudan III	Sulfato Azul do Nilo	Acetato de Cobre/Ácido Rubiânico	Fenilhidrazina cloridrato/Acetato de sódio	Fehling	Lugol	Cloreto férico
Cálice	Cutícula	+	+	-	-	-	-	-
	Epiderme	-	+	+	-	-	+	-
	Parênquima	-	-	-	-	-	+	-
	Feixe	-	-	-	-	-	+	-
	Vascular	-	-	-	-	-	+	-
Corola	Cutícula	+	+	-	-	-	-	-
	Epiderme	-	+	-	-	-	+	+
	Parênquima	-	-	-	-	-	+	-
	Feixe	-	-	-	-	-	+	-
	Vascular	-	-	-	-	-	+	-
Filete	Cutícula	+	-	-	-	-	-	-
	Epiderme	-	-	-	+	+	+	-
	Parênquima	-	-	-	-	-	+	-
	Feixe	-	-	-	-	-	+	-
	Vascular	-	-	-	-	-	+	-
Ovário	Cutícula	+	+	-	-	-	-	-
	Epiderme	+	+	-	-	-	-	-
	Parênquima	+	+	+	-	-	+	-
	Feixe	-	-	-	-	-	+	-
	Vascular	-	-	-	-	-	+	-
Estilete	Cutícula	+	+	-	-	-	-	-
	Epiderme	+	+	+	-	-	+	-
	Parênquima	+	+	+	-	-	+	-
	Feixe	-	-	-	-	-	+	-
	Vascular	-	-	-	-	-	+	-
Receptáculo		-	+	?	-	-	+	-

Fonte: O Autor (2017).

Figura 6. Padrão de secreção de néctar de *Mimosa lewisii* (Leguminosae). Volume (μL), concentração de açúcar de néctar em porcentagem e quantidade de miligrama de açúcares por flor. Círculos representam a média; barras verticais representam o erro padrão.



Fonte: O Autor (2017).

Tabela 4. Efeito de sucessivas remoções de néctar em volume (µL) e concentração (% e mg/for) secretados em flores de *Mimosa lewisii* (Média ± Erro padrão).

Grupo		Horário de extração				Total
		19:00	21:00	23:00	01:00	
1	V (µL)	8.2± 3.19	4.9±1.1	4±2.14	1.56±1.17	18.86±1.37
	%	20.5±1.87	16.6±1.58	19±1.68	11.4±4.71	67.5±1.99
	mg/for	1.83±0.72	0.91±0.25	0.9±0.55	0.35±0.27	3.99±0.31
2	V (µL)		11.4±2.88	3.7±1.44	0.28±0.28	15.38±2.16
	%		19.1±0.81	16.8±1.83	4±4	39.9±4.7
	mg/for		2.40±0.72	0.35±0.17	0.06±0.06	2.81±0.74
3	V (µL)			6.42±0.55	0.18±0.12	6.6±1.59
	%			18.2±1.04	1.2±1.2	19.4±8.5
	mg/for			1.24±0.14	0.0075±0.0073	1.24±0.61
4	V (µL)				6.92±3.41	6.92±0
	%				19.1±0.94	19.1±0
	mg/for				1.47±0.75	1.47±0

Fonte: O Autor (2017).

2.4 COMPOSIÇÃO QUÍMICA DO NÉCTAR

O néctar de *M. lewisii* apresenta os três principais açúcares (glicose, frutose e sacarose) em proporções que diferem significativamente ($F_{2,39} = 16176$, $p < 0,001$) (Tabela 5). A sacarose é predominante, visto que a taxa de sacarose/hexoses foi de 33,8. A relação entre as hexoses foi 1,11.

Tabela 5. Composição química do néctar de *Mimosa lewisii* (Leguminosae) (Média $\pm$ Erro padrão). $r = [\%]\text{sacarose}/([\%]\text{glicose} + [\%]\text{frutose})$; Taxa de hexoses = $[\%]\text{glicose}/[\%]\text{frutose}$. Valores com letras diferentes foram estatisticamente diferentes ($p < 0,05$).

Constituintes	Quantidade
Sacarose	97,11% $\pm$ 0,40 ^a
Frutose	1,36% $\pm$ 0,31 ^b
Glicose	1,51% $\pm$ 0,54 ^b
Taxa de sacarose (r)	33,8
Taxa de hexoses	1,11

Fonte: O Autor (2017).

3 DISCUSSÃO

3.1 LEGUMINOSAE: ANATOMIA E HISTOQUÍMICA FLORAL

A anatomia floral de *M. lewisii* é semelhante ao que é descrito para as Mimosoideae, com a presença de alguns caracteres, como tricomas nas pétalas, a fenda carpelar e o obturador, parecem ser comuns para o grupo (PEDERSOLI; TEIXEIRA, 2016). A presença dos tricomas unicelulares na margem das pétalas encontradas *M. lewisii* são observadas em outras Mimosoideae e eles ajudam no fechamento da corola antes da antese (PEDERSOLI; TEIXEIRA, 2016). Além dessa função mecânica, eventuais substâncias (e.g. substâncias lipídicas) que possam ser secretadas pelos tricomas podem funcionar para atrair polinizadores, uma vez que algumas espécies de abelhas usam apêndices modificados para coletar lipídios como alimento para larvas e para utilizar no revestimento de suas células (BUCHMANN, 1987); os tricomas glandulares também podem funcionar para impedir a ação dos herbívoros ou evitar a dessecação da planta (NOGUEIRA et al., 2013).

A descrição do obturador contribui para uma tendência de crescentes relatos desse tecido nas eudicotiledôneas, anteriormente visto como raros e presentes em algumas famílias das eudicotiledôneas mais basais intimamente relacionadas às monocotiledôneas (RUDALL; PRYCHID; JONES, 1998). O obturador é caracterizado como um tecido secretor, intra-ovariano, que tem como função direcionar o tubo polínico (BOUMAN, 1984). Suas células são alongadas com paredes finas, citoplasma denso e núcleos visíveis (SHAMROV, 2002). Os obturadores placentários foram descritos em várias famílias de angiospermas não relacionadas, incluindo Liliaceae, Rosaceae, Rutaceae e Rubiaceae (MOROKAWA et al., 2015), além de alguns representantes da ordem Malpighiales (MATTHEWS; ENDRESS, 2013). Em Leguminosae os primeiros relatos foram em *Glycine max* (TILTON et al., 1984) e *Acacia* (KENRICK; KNOX, 1981), recentemente a estrutura também foi registrada em *Libidibia ferrea* (TEIXEIRA; CARMELLO-GUERREIRO; MACHADO, 2004). A presença de grãos de amido, como foi observada nos testes histoquímicos, é considerada reserva necessária para a produção das secreções (RODRIGO; HERRERO, 1998).

Nas leguminosas, os flavonóides, tipo mais comum de compostos fenólicos, se mostraram úteis na classificação das Leguminosae (MAGALHÃES et al., 2000). Por exemplo, a distribuição de isoflavonóides, comum em espécies de Leguminosae, possui uma distribuição sistematicamente muito restrita (GRAYER; HARBORNE, 1994). Além disso, na

flor, apresentam-se nos ovários, pétalas, sépalas, brácteas e camadas subepidérmicas das anteras, como é o caso das espécies do clado *Lecointea* (MANSANO; TEIXEIRA, 2008). É amplamente conhecido na literatura que os compostos fenólicos apresentam alelopatia, além de defesa contra patógenos, herbívoros e radiação ultravioleta (TAIZ; ZEIGER, 2004). E presença desses compostos heterogêneos garante maior proteção às flores, especialmente contra herbívoros (PANSARIN et al., 2014). No entanto, os testes histoquímicos para compostos fenólicos não foram reagentes para a maioria dos tecidos analisados em *M. lewisii*.

3.2 ESTRUTURA E LOCALIZAÇÃO DO NECTÁRIO

O nectário de *M. lewisii*, localizado nos filetes, é do tipo substitutivo, uma vez que ocorre em estrutura que adquiriu a capacidade de secretar néctar em um grupo que já havia perdido um órgão não-homólogo responsável por tal função (*sensu* VOGEL, 1997). Nectários substitutivos são uma condição rara em Leguminosae, como será discutido adiante. Nos últimos anos a maior frequência de publicações que fazem novos registros de nectários não estruturais corroboram proposições de Bernadello (2007) de que esse tipo de nectário é pouco relatado devido a dificuldade de observação. Este o segundo relato de nectário substitutivo em Mimosoideae, sendo o primeiro caso observado em *Anadenanthera colubrina* (BORGES; MACHADO; LOPES, 2017).

Os nectários não são originalmente órgãos florais independentes, mas meramente regiões histológicas que secretam néctar e podem estar localizadas em qualquer um dos órgãos florais (ENDRESS, 2010). De maneira geral, os nectários das leguminosas são mesenquimáticos, receptaculares e intraestaminais (BERNARDELLO, 2007), mas já foram relatados nectários não estruturais na porção basal do hipanto em *Dipteryx alata*, *Pterodon pubescens* e *Taralea oppositifolia* (LEITE; MANSANO; TEIXEIRA, 2014) e nas tribos Vicieae (PRENNER, 2003a) e Loteae (PRENNER, 2003b). Em Mimosoideae, os nectários estão geralmente presentes entre as bases dos filetes e a base do ovário ou ginecóforo; eles também podem estar na base de filetes fusionados, que podem ser fusionados com a corola (ANCIBOR, 1969). Alguns táxons são considerados não nectaríferos devido a produção irregular de néctar, por exemplo, a tribo Cytiseae (VOGEL, 1997). Os nectários dessa tribo já foram descritos como extra-estaminais por Bisby (1981), mas Vogel (1997) mostrou através de análises histológicas que eles são nectários não estruturais localizados nos filetes. Nesse caso, assim como em *M. lewisii*, o filete adquire a função de nectário (nectário substitutivo) e torna-se a própria fonte do néctar, como resultado do vazamento de exsudato do floema.

A maneira como o néctar é transferido para fora do protoplasto da célula classifica a secreção em granulócrina ou écrina (NEPI, 2007). A secreção écrina envolve o transporte de moléculas individuais através da membrana celular secretora. Já na secreção granulócrina, as moléculas são agrupadas e transportadas em vesículas derivadas do retículo endoplasmático ou do complexo de Golgi que se fundem com a membrana plasmática e liberam as moléculas para o exterior da célula (FAHN, 1988). Células nectaríferas ricas em retículo endoplasmático, complexo de Golgi e vesículas são associadas à secreção do tipo granulócrina (ARUMUGASAMY et al., 1990). Portanto é provável que esse seja o tipo de secreção em *M. lewisii*.

Existem diversas maneiras pelas quais o néctar pode ser exsudado por meio de células epidérmicas (PACINI; NEPI; VESPRINI, 2003). Pode ser através de estômatos modificados que perderam a capacidade de abrir e fechar (GAFFAL; HEIMLER; EL-GAMMAL, 1998); por pequenos orifícios ou poros (VOGEL, 1997); ou a partir da morte gradual de células da epiderme, produzindo néctar durante um período determinado (VESPRINI; NEPI; PACINI, 1999; GAFFAL; FRIEDRICHS; EL-GAMMAL, 2007). A ausência dessas estruturas no nectário de *M. lewisii* permite inferir que a secreção do néctar é através da cutícula, seja por meio de microcanais ou microporos (STPICZYNSKA, 2003; ANTÓN; KAMINSKA, 2015), seja pela ruptura da mesma. A cutícula é rompida devido à pressão exercida pelo néctar, que fica acumulado entre a parede celular e a cutícula (WUNNACHIT; JENNER; SEDGLEY, 1992; KOWALKOWSKA et al., 2015).

No que diz respeito às origens dos carboidratos, são conhecidos dois mecanismos, que podem ser aplicados em *M. lewisii* devido ao resultado dos testes histoquímicos e ultraestrutura e à posição do feixe vascular no filete. No primeiro caso, os nectários na sua fase pré-secreção podem acumular grandes quantidades de amido em amiloplastos (REN et al., 2007). Pouco antes da antese e da secreção de néctar, ocorre uma rápida degradação dos grãos de amido, o que provavelmente fornece grande parte do carboidrato que está presente no néctar (NEPI; CIAMPOLINI; PACINI, 1996). O fornecedor final da maioria dos açúcares armazenados nestes plastídios é o floema, no entanto o tecido secretor pode ser clorofilado e o amido pode ser produzido *in situ* via fotossíntese (NEPI et al., 2003). No segundo caso, a sacarose é translocada do floema para as células secretoras do nectário, sem armazenamento prévio em amiloplastos (WENZLER et al., 2008).

3.3 NÉCTAR: PADRÃO DE SECREÇÃO, EFEITO DE REMOÇÃO E COMPOSIÇÃO DO NÉCTAR

Embora o odor, a cor e os ecos emitidos sinalizem a presença de uma flor para o morcego, é em última instância, a recompensa nutricional (e isso inclui o néctar) que estimula os morcegos a visitar as flores (FLEMING; GEISELMAN; KRESS, 2009). Em geral, as flores quiropterófilas produzem mais néctar do que as flores de qualquer outra síndrome, embora a quantidade varie muito entre as espécies. E em contraste com a grande quantidade produzida, o néctar dessas flores é, geralmente, diluído com concentrações de açúcares variando de 5 a 29% (WINTER; von HELVERSEN, 2001). A média de volume de néctar secretado por cada flor de *M. lewisii* foi de 6,12µl (± 1.59); de acordo com Vogel; Machado; Lopes (2005) cada glomérulo produz entre 103.5 µl e 173 µl de néctar durante a antese, considerando que as inflorescências passam a constituir a unidade de polinização, esses números são condizentes com flores do cerrado polinizadas por morcegos, em que a média de volume de néctar produzido variou de 430.2 µl a 33.8 µl (BOBROWIEC; OLIVEIRA, 2012). Já a média da concentração de açúcares de *M. lewisii* foi 15.15% (± 3.16). Os pequenos morcegos que se alimentam de néctar têm uma das maiores necessidades energéticas diária entre os mamíferos. Estima-se que um morcego deve consumir 1 mg de açúcar ou cerca de 5 µL de néctar com 20 % de concentração de açúcar em cada flor que visita (NASSAR; RAMÍREZ; LINARES, 1997). A frequência de visitas dos morcegos é correlacionada com o volume de néctar secretado e a concentração de açúcar desse néctar em flores de Cactaceae. Ou seja, o período de maior frequência de visitas corresponde ao período de maior produção de néctar e de melhor qualidade em *Stenocereus griseus*, *Pilosocereus moritzianus*, *Subpilocereus repandus* e *Subpilocereus horrispinus* (NASSAR; RAMÍREZ; LINARES, 1997).

A produção de néctar e açúcar em flores polinizadas por morcegos, no Cerrado, tem diferentes padrões de secreção. Pode ser caracterizada por uma diminuição constante no volume de néctar e concentração de açúcar, como ocorre coma leguminosa *Hymenaea stigonocarpa*, ou pode ocorrer períodos de secreção ativa intercalados por períodos de reabsorção (BOBROWIEC; OLIVEIRA, 2012). Sendo, este último padrão, semelhante a *M. lewisii*. De modo geral, a produção de néctar diminui após um período de secreção, sendo acompanhado, também, pela diminuição da concentração de açúcar (BOBROWIEC; OLIVEIRA, 2012). A produção de néctar requer considerável gasto de energia, portanto a recuperação de recursos é um importante motivo pelo qual as plantas reutilizam esta fonte de

carboidratos quando não é coletada pelos polinizadores (NEPI; STPICZYNSKA, 2008). Além disso, se um polinizador não remove o néctar, a reabsorção pode ser uma alternativa de evitar a ação de pilhadores e reduzir os efeitos negativos das visitas pós-polinização, que têm o potencial de danificar flores já polinizadas (BÚRQUEZ; CORBET, 1991). Este parece ser o caso de *M. lewisii*, visto que as inflorescências também recebem visitas de pilhadores que não possuem hábito noturno, como beija-flores e abelhas (VOGEL; MACHADO; LOPES, 2005). A reabsorção ocorre, independentemente, da estrutura do nectário e da maneira de exsudação do néctar que, geralmente, é feita pelo próprio nectário (PACINI; NEPI, 2007). No entanto, em *Linaria vulgaris* (Scrophulariaceae) o nectário está localizado sob a base do ovário e é apresentado em um esporão onde acontece a reabsorção ativa da sacarose. Esse foi o primeiro relato de reabsorção de néctar por uma parte floral diferente do próprio nectário (BÚRQUEZ; CORBET, 1991; NEPI et al., 2003).

Quando as flores de *M. lewisii* são submetidas a sucessivas remoções de néctar elas não apresentam aumento significativo na produção e nem alteração na concentração de açúcar por flor, contrastando com outras flores polinizadas por morcegos, em que a remoção de néctar estimula sua reposição (PETIT, 1997; BOBROWIEC; OLIVEIRA, 2012). Esse mesmo padrão de aumento na produção de néctar estimulado pela remoção também é encontrado em flores polinizadas por outros animais, como pássaros e insetos (CASTELLANOS; WILSON; THOMSON, 2002; ORDANO; ORNELAS, 2004). A disponibilidade de recursos e pressões seletivas de antagonistas florais (*i.e* pilhadores) pode desempenhar um papel importante na produção de néctar. Plantas com baixa disponibilidade de recursos e forte pressão por pilhadores sofrem *trade-offs* entre alocação de recurso para produção de néctar e esforço reprodutivo pós-polinização. Em ambientes com recursos mais limitados, é provável que a magnitude e a direção da resposta a remoções sucessivas de néctar seja determinada pelo tipo de nectário; limites na quantidade média de energia que uma flor pode oferecer em resposta às remoções repetidas e/ou a disponibilidade de energia, água, quantidade de açúcar, ou outros componentes do néctar para a planta (ORDANO; ORNELAS, 2004; ORNELAS; ORDANO; LARA, 2007).

Além da acessibilidade em relação a morfologia da flor, outras características como concentração, volume, viscosidade e composição do néctar determinam as relações entre plantas e polinizadores (PROCTOR et al., 1996). O néctar das plantas quiropterófilas é constituído, basicamente, pelos açúcares monossacarídeos glicose e frutose e pelo dissacarídeo sacarose (BAKER; BAKER; HODGES, 1998). Estes açúcares simples (glicose e frutose) são rapidamente digeridos e/ou absorvidos, portanto apropriados para abastecer

modos de locomoção dispendiosos. Semelhante aos beija-flores e esfingídeos, os morcegos da subfamília Glossophaginae evoluíram sua habilidade de pairar como parte de seu hábito de alimentar (VOIGT; WINTER, 1999). O vôo pairado é considerado como um modo de vôo energeticamente caro (VOIGT; WINTER, 1999), portanto para suprir esse gasto energético, os morcegos de Glossophagine consomem grandes quantidades de néctar à noite. Estima-se que um morcego nectarívoro de 10 g pode ingerir até 150% de sua massa corpórea com néctar (VOIGT et al., 2005). Em resposta à sua dieta açucarada, os morcegos Glossophagine têm grandes quantidades de sacarase, enzima responsável pela hidrólise da sacarose, no seu trato digestivo (HERNANDEZ; MARTÍNEZ del RIO, 1992). Convergências nas proporções de açúcares associadas aos sistemas de polinização refletem a adaptação às preferências dos polinizadores (MARTÍNEZ del RIO; BAKER; BAKER, 1992). O néctar de *M. lewisii* é constituído predominantemente por sacarose (97%). Esse padrão corresponde a flores ornitófilas e polinizadas por grandes abelhas e não é consistente com a média de sacarose no néctar de flores polinizadas por morcegos do Novo Mundo (18,4%) e por morcegos do Velho Mundo (35,7%) encontrada por Baker; Baker e Hodges (1998) nas flores de leguminosas; em outras famílias como Cactaceae e Euphorbiaceae as concentrações de sacarose em espécies polinizadas por morcegos são 13,7% e 16%, respectivamente.

A proporção de açúcar (*i.e* razão sacarose/hexose) de *M. lewisii* foi de 33,90, segundo a classificação de Baker e Baker (1983) o néctar é “*sucrose-dominant*”. Nas plantas quiropterófilas e esfingófilas a proporção de sacarose/hexoses é inferior a 1 (PERRET et al., 2001). Essas diferenças na proporção de açúcares entre as síndromes de polinização ocorrem principalmente devido a variações na quantidade de sacarose, em vez da concentração de hexose (PERRET et al., 2001). Em estudo recente que analisou a composição e concentração de açúcares no néctar de flores quiropterófilas foram encontradas néctar com maior quantidade de sacarose em 7 das 49 espécies estudadas (RODRÍGUEZ-PEÑA et al., 2016). De acordo com Schondube; Herrena; Martínez-del Rio (2001) mudanças fisiológicas nos morcegos, como por exemplo o aumento da enzima sucrase no intestino, são respostas às mudanças evolutivas de sua dieta. Dessa forma, a ingestão alimentar dos morcegos nectaríferos não é afetada pela composição do néctar e nem pela concentração de açúcares (AYALA-BERDON; SCHONDUBE, 2011; HERRERA; MANCINA, 2007).

5 CONCLUSÕES

O nectário não estrutural e localizado no filete de *Mimosa lewisii* é do tipo substitutivo, uma vez que ocorre em uma estrutura que adquiriu a capacidade de secretar néctar em um grupo que já havia perdido um órgão responsável por tal função (*sensu* VOGEL, 1997). Nectários substitutivos são uma condição rara em Leguminosae. Nos últimos anos a maior frequência de publicações que fazem novos registros de nectários não estruturais corroboram Bernadello (2007) de que esse tipo de nectário é pouco relatado devido a dificuldade de observação. Este o segundo relato de nectário substitutivo em Mimosoideae, sendo o primeiro caso observado em *Anadenanthera colubrina* (BORGES; MACHADO; LOPES, 2017).

Verificou-se que a produção de néctar e açúcar de *Mimosa lewisii* é menor quando comparada com os dados da literatura para flores polinizadas por morcegos, inclusive em ambientes mais secos como o Cerrado. Além disso, a grande quantidade de sacarose também diverge do que se é esperado para proporção dos açúcares de plantas polinizadas por morcegos. Sugere-se que tais mudanças sejam respostas à mudanças fisiológicas dos morcegos (SCHONDUBE; HERRENA; MARTÍNEZ-DEL RIO, 2001).

REFERÊNCIAS

- ANCIBOR, Elena. Los nectarios florales en Leguminosas-Mimosoideas. **Darwiniana**, v. 15, n. 1/2, p. 128-142, 1969.
- ANTÓN, Sebastian; KAMIŃSKA, Magdalena. Comparative floral spur anatomy and nectar secretion in four representatives of Ranunculaceae. **Protoplasma**, v. 252, n. 6, p. 1587-1601, 2015.
- APG – Angiosperm Phylogeny Group. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **Botanical journal of the Linnean Society**, v. 181, n. 1, p. 1-20, 2016.
- ARUMUGASAMY, Karuppanan. et al. Cyathial nectaries of *Euphorbia neriifolia* L.: ultrastructure and secretion. **Phytomorphology**, v. 40, n. 3-4, p. 281-288, 1990.
- AYALA-BERDON, Jorge; SCHONDUBE, Jorge E. A physiological perspective on nectar-feeding adaptation in phyllostomid bats. **Physiological and Biochemical Zoology**, v. 84, n. 5, p. 458-466, 2011.
- BAKER, Herbert G.; BAKER, Irene. A brief historical review of the chemistry of floral nectar. In: BENTLEY, Barbara L.; ELIAS, Thomas S. **The biology of nectaries**. Columbia University Press, New York, p. 126-152, 1983.
- BAKER, Herbert G.; BAKER, Irene; HODGES, Scott A. Sugar composition of nectars and fruits consumed by birds and bats in the tropics and subtropics1. **Biotropica**, v. 30, n. 4, p. 559-586, 1998.
- BARBOSA, Maria Regina de V. et al. Checklist preliminar das angiospermas. In: SAMPAIO, Everardo; MAYO, Simon. J.; BARBOSA, Maria. Regina de V. **Pesquisa Botânica nordestina: Progresso e Perspectivas**. Sociedade Botânica do Brasil, Recife, 1996. p. 253-415.
- BENTLEY, Barbara L. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.8, p. 407-427, 1977.
- BERGMEYER, Hans-Ulrich; BERNT, Erich. **Methods of enzymatic analysis**. New York: Academic Press, 1974. p. 1177-1179.
- BERNARDELLO, Gabriel. A systematic survey of floral nectaries. In: NICOLSON, Susan W; NEPI, Massimo; PACINI, Ettore. **Nectaries and nectar**. Springer Netherlands, 2007. p. 19-128.
- BISBY, Frank A. Genisteae (Adans.) Benth. In: POLHILL, Roger M., RAVEN, Peter H. **Advances in Legume Systematics Part 1**. Kew: The Royal Botanical Gardens, 1981. p. 409–425.

BOBROWIEC, Paulo Estefano D.; OLIVEIRA, Paulo E. Removal Effects on Nectar Production in Bat-pollinated Flowers of the Brazilian Cerrado. **Biotropica**, v. 44, n. 1, p. 1-5, 2012.

BORGES, Laís Angélica; MACHADO, Isabel Cristina; LOPES, Ariadna Valentina. Bee pollination and evidence of substitutive nectary in *Anadenanthera colubrina* (Leguminosae-Mimosoideae). **Arthropod-Plant Interactions**, v. 11, n. 3, p. 263-271, 2017.

BOUMAN, Ferdinand. The ovule. In: In: JOHRI, Brij Mohan. **Embryology of angiosperms**. Berlin: Springer, 1984. p. 123-157.

BUCHMANN, Stephen L. The ecology of oil flowers and their bees. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 18, n. 1, p. 343-369, 1987.

BUKATSCH, Franz. Bemerkungen zur doppelfärbung astrablau-safranin. **Mikrokosmos**, v. 61, n. 8, p. 255, 1972.

BÚRQUEZ, Alberto; CORBET, Sarah Alexandra. Do flowers reabsorb nectar?. **Functional ecology**, p. 369-379, 1991.

CAIN, Arthur James. The use of Nile blue in the examination of lipoids. **Journal of Cell Science**, v. 3, n. 3, p. 383-392, 1947.

CASTELLANOS, Maria Clara; WILSON, Paul; THOMSON, James D. Dynamic nectar replenishment in flowers of *Penstemon* (Scrophulariaceae). **American Journal of Botany**, v. 89, n. 1, p. 111-118, 2002.

CNAANI, Jonathan; THOMSON, James D.; PAPAJ, Daniel R. Flower choice and learning in foraging bumblebees: effects of variation in nectar volume and concentration. **Ethology**, v. 112, n. 3, p. 278-285, 2006.

CORBET, Sarah. Nectar sugar content: estimating standing crop and secretion rate in the field. **Apidologie**, v. 34, n. 1, p. 1-10, 2003.

CRONQUIST, Arthur. **An integrated system of classification of flowering plants**. Columbia University Press, 1981.

CUNNINGHAM, Saul A. Ecological constraints on fruit initiation by *Calyptronyx ghiesbreghtiana* (Arecaceae): floral herbivory, pollen availability, and visitation by pollinating bats. **American Journal of Botany**, p. 1527-1536, 1995.

DÁTTILO, Wesley et al. Secretory activity of extrafloral nectaries shaping multitrophic ant-plant-herbivore interactions in an arid environment. **Journal of Arid Environments**, v. 114, p. 104-109, 2015.

DAVIS, Arthur R. et al. Nectar-carbohydrate production and composition vary in relation to nectary anatomy and location within individual flowers of several species of Brassicaceae. **Planta**, v. 205, n. 2, p. 305-318, 1998.

DELPINO, Frederico. Ulteriori osservazioni e considerazioni sulla dicogamia nel regno vegetale. **Atti Soc. Ital. Sci. Nat**, v. 16, p. 151-349, 1873.

DURKEE, Lenore T. The ultrastructure of floral and extrafloral nectaries. In: BENTLEY, Barbara L.; ELIAS, Thomas S. **The biology of nectaries**. Columbia University Press, New York, p. 1-129, 1983.

DUTRA, Valquíria F.; AMORIM, Marli P. **Mimosa**: Lista de Espécies da Flora do Brasil. 2015. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB18821>>. Acesso em: 25 jan. 2017.

ELIAS, Thomas S. 1983. Extrafloral nectaries: Their structure and distribution. In: BENTLEY, Barbara L.; ELIAS, Thomas S. **The biology of nectaries**. Columbia University Press, New York, p. 174-203, 1983.

ELIAS, Thomas S.; GELBAND, Hellen. Morphology, anatomy, and relationship of extrafloral nectaries and hydathodes in two species of *Impatiens* (Balsaminaceae). **Botanical Gazette**, v. 138, p. 206-212, 1977.

ENDRESS, Peter K. Flower structure and trends of evolution in eudicots and their major subclades. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 97, n. 4, p. 541-583, 2010.

ENDRESS, Peter K. **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**. Cambridge University Press, 1996.

FAEGRI, Knut.; PIJL, Leendert van der. **The principles of pollination ecology**. Pergamon Press, Oxford, 1979.

FAHN, Abraham et al. **Secretory tissues in plants**. London: Academic Press., 1979.

FAHN, Abraham. Secretory tissues in vascular plants. **New phytologist**, v. 108, n. 3, p. 229-257, 1988.

FAHN, Abraham. On the structure of floral nectaries. **Botanical Gazette**, v. 113, n. 4, p. 464-470, 1952.

FAHN, Abraham. Structure and function of secretory cells. **Advances in Botanical Research**, v. 31, p. 37-75, 2000.

FAHN, Abraham. Ultrastructure of nectaries in relation to nectar secretion. **American Journal of Botany**, p. 977-985, 1979.

FLEMING, Theodore H.; GEISELMAN, Cullen; KRESS, W. John. The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective. **Annals of botany**, v. 104, n. 6, p. 1017-1043, 2009.

FLORA DO BRASIL 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>>. Acesso em: 03 Fev. 2017

GAFFAL, Karl Peter; HEIMLER, W.; EL-GAMMAL, Stefan. The floral nectary of *Digitalis purpurea* L., structure and nectar secretion. **Annals of Botany**, v. 81, n. 2, p. 251-262, 1998.

GAFFAL, Karl Peter; FRIEDRICH, Gudrun Johanna; EL-GAMMAL, Stefan. Ultrastructural evidence for a dual function of the phloem and programmed cell death in the floral nectary of *Digitalis purpurea*. **Annals of Botany**, v. 99, n. 4, p. 593-607, 2007.

GALETTI, Leonardo; BERNARDELLO, Gabriel. Rewards in flowers: nectar. In: DAFNI Amots; KEVAN Peter G.; Husband Brian C. **Practical Pollination Biology**. Ontario: Enviroquest, Ltd., 2005. p. 261-313.

GALETTI, Leonardo; BERNARDELLO, Gabriel. Nectar sugar composition in angiosperms from Chaco and Patagonia (Argentina): an animal visitor's matter?. **Plant Systematics and Evolution**, v. 238, n. 1-4, p. 69-86, 2003.

GALETTI, Leonardo; BERNARDELLO, Gabriel. Floral nectaries, nectar production dynamics and chemical composition in six *Ipomoea* species (Convolvulaceae) in relation to pollinators. **Annals of Botany**, v. 94, n. 2, p. 269-280, 2004.

GALLONI, Marta; CRISTOFOLINI, Giovanni. Floral rewards and pollination in Cytiseae (Fabaceae). **Plant Systematics and Evolution**, v. 238, n. 1-4, p. 127-137, 2003.

GANTER, Pierre; JOLLÈS, Georges. **Histochimie normale et pathologique**. Gauthier-Villars, 1969.

GRAYER, Renee J.; HARBORNE, Jeffrey B. A survey of antifungal compounds from higher plants, 1982–1993. **Phytochemistry**, v. 37, n. 1, p. 19-42, 1994.

HEIL, Martin. Nectar: generation, regulation and ecological functions. **Trends in Plant Science**, v. 16, n. 4, p. 191-200, 2011.

HERNANDEZ, Angel; MARTÍNEZ-DEL RIO, Carlos. Intestinal disaccharides in five species of phyllostomid bats. **Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry**, v. 103, n. 1, p. 105-111, 1992.

HERRERA M, L. Gerardo; MANCINA G, Carlos A. Sucrose hydrolysis does not limit food intake by Pallas's long-tongued bats. **Physiological and Biochemical Zoology**, v. 81, n. 1, p. 119-124, 2007.

HRASSNIGG, Norbert; LEONHARD, Bernhard; CRAILSHEIM, Karl. Free amino acids in the haemolymph of honey bee queens (*Apis mellifera* L.). **Amino Acids**, v. 24, n. 1-2, p. 205-212, 2003.

ICBN. **International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code)**. 2012. Disponível em: <<http://www.iapt-taxon.org/nomen/main.php?page=title>>. Acesso em: 25 jan. 2017.

JENSEN, William A. **Botanical histochemistry: principles and practice**. San Francisco: W.H. Freeman and Company, 1962.

JOHANSEN, Donald Alexander. **Plant microtechnique**. McGraw-Hill Book Company, Inc.; London, 1940.

JOHNSON, Steven D.; HARGREAVES, Anna L.; BROWN, Mark. Dark, bitter-tasting nectar functions as a filter of flower visitors in a bird-pollinated plant. **Ecology**, v. 87, n. 11, p. 2709-2716, 2006.

JUDD, Walter; SINGER, Rodrigo; SINGER, Rosana. **Sistemática vegetal: um enfoque filogenético**. 2009.

KARNOVSKY, Morris J. A formaldehyde glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron microscopy. **Journal of Cell Biology**, v. 27, p. 137-138, 1965.

KENRICK, Josephine.; KNOX, R. Bruce. Post-pollination exudate from stigmas of Acacia (Mimosaceae). **Annals of Botany**, v. 48, n. 1, p. 103-106, 1981.

KOWALKOWSKA, Agnieszka K. et al. Studies on floral nectary, tepals' structure, and gynostemium morphology of *Epipactis palustris* (L.) Crantz (Orchidaceae). **Protoplasma**, v. 252, n. 1, p. 321-333, 2015.

KRAUS, Jane Elizabeth; ARDUIN, Marcos. **Manual básico de métodos em morfologia vegetal**. Seropédica: Edur, 1997.

KUNST, A.; DRAEGER, B.; ZIEGENHORN, J. UV-methods with hexokinase and glucose-6-phosphate dehydrogenase. In: Bergmeyer, HU. **Methods of. Enzymatic Analysis**. New York: Academic Press. 1984. p. 163.172.

LANZA, Janet. Ant preferences for *Passiflora* nectar mimics that contain amino acids. **Biotropica**, v. 20, n. 4, p. 341-344, 1988.

LEITE, Viviane Gonçalves; MANSANO, Vidal Freitas; TEIXEIRA, Simone Pádua. Floral ontogeny in Dipterygeae (Fabaceae) reveals new insights into one of the earliest branching tribes in papilionoid legumes. **Botanical journal of the Linnean Society**, v. 174, n. 4, p. 529-550, 2014.

LEWIS, Gwilym Peter; et al. **Legumes of the World**. Royal Botanic Gardens Kew, 2005.

LIMA, Haroldo Cavalcanti et al. **Lista de Espécies da Flora do Brasil: Fabaceae**. 2015. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB115>>. Acesso em: 25 jan. 2017.

MACHADO, Isabel Cristina; LOPES, Ariadna Valentina. Floral traits and pollination systems in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. **Annals of Botany**, v. 94, n. 3, p. 365-376, 2004.

MAGALHÃES, Aderbal F. et al. Flavonoids from *Lonchocarpus latifolius* roots. **Phytochemistry**, v. 55, n. 7, p. 787-792, 2000.

MANSANO, Vidal F.; TEIXEIRA, Simone P. Floral anatomy of the *Lecointea* clade (Leguminosae, Papilionoideae, Swartzieae sensu lato). **Plant systematics and evolution**, v. 273, n. 3-4, p. 201-209, 2008.

MARTÍNEZ-DEL RIO, Carlos; BAKER, Herbert G.; BAKER, Irene. Ecological and evolutionary implications of digestive processes: bird preferences and the sugar constituents of floral nectar and fruit pulp. **Experientia**, v. 48, n. 6, p. 544-551, 1992.

MATTHEWS, Merran L.; ENDRESS, Peter K. Comparative floral structure and systematics of the clade of Lophopyxidaceae and Putranjivaceae (Malpighiales). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 172, n. 4, p. 404-448, 2013.

McDADE, Lucinda A.; TURNER, Melvin D. Structure and development of bracteal nectary glands in *Aphelandra* (Acanthaceae). **American Journal of Botany**, p. 1-15, 1997.

MICHEU, Silvia; CRAILSHEIM, Karl; LEONHARD, Bernhard. Importance of proline and other amino acids during honeybee flight. **Amino Acids**, v. 18, n. 2, p. 157-175, 2000.

MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE. **Avaliação e ações prioritárias para a conservação da biodiversidade da Caatinga**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, 2002.

MORO, Marcelo Freire et al. A catalogue of the vascular plants of the Caatinga Phytogeographical Domain: a synthesis of floristic and phytosociological surveys. **Phytotaxa**, v. 160, n. 1, p. 1-118, 2014.

MOROKAWA, Rosemeri et al. Floral development of *Condylocarpon isthmicum* (Apocynaceae). **Botany**, v. 93, n. 11, p. 769-781, 2015.

NASSAR, Jafet M.; RAMÍREZ, Nelson; LINARES, Omar. Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. **American Journal of Botany**, v. 84, n. 7, p. 918-927, 1997.

NEPI, Massimo; CIAMPOLINI, Fabrizio; PACINI, Ettore. Development and ultrastructure of *Cucurbita pepo* nectaries of male flowers. **Annals of Botany**, v. 78, n. 1, p. 95-104, 1996.

NEPI, Massimo. Nectary structure and ultrastructure. In: NICOLSON, Susan W.; NEPI, Massimo; PACINI, Ettore. **Nectaries and nectar**. Springer Netherlands, 2007. p. 129-166.

NEPI, Massimo. et al. Variability of nectar production and composition in *Linaria vulgaris* (L.) Mill.(Scrophulariaceae). **Plant Systematics and Evolution**, v. 238, n. 1, p. 109-118, 2003.

NEPI, Massimo; GUARNIERI, Massimo; PACINI, Ettore. Nectar secretion, reabsorption, and sugar composition in male and female flowers of *Cucurbita pepo*. **International Journal of Plant Sciences**, v. 162, n. 2, p. 353-358, 2001.

NEPI, Massimo; STPICZYŃSKA, Małgorzata. The complexity of nectar: secretion and resorption dynamically regulate nectar features. **Naturwissenschaften**, v. 95, n. 3, p. 177, 2008.

NICOLSON, Susan W.; NEPI, Massimo. Dilute nectar in dry atmospheres: nectar secretion patterns in *Aloe castanea* (Asphodelaceae). **International Journal of Plant Sciences**, v. 166, n. 2, p. 227-233, 2005.

NICOLSON, Susan W.; THORNBURG, Robert W. Nectar chemistry. In: NICOLSON, Susan W.; NEPI, Massimo; PACINI, Ettore. **Nectaries and nectar**. Springer Netherlands, 2007. p. 215-264.

NICOLSON, Susan. W. Direct demonstration of nectar reabsorption in the flowers of *Grevillea robusta* (Proteaceae). **Functional Ecology**, p. 584-588, 1995.

NOCENTINI, Daniele et al. Flower morphology, nectar traits and pollinators of *Cerintho major* (Boraginaceae-Lithospermeae). **Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 207, n. 3, p. 186-196, 2012.

NOGUEIRA, Anselmo et al. Trichome structure and evolution in Neotropical lianas. **Annals of botany**, v. 112, n. 7, p. 1331-1350, 2013.

NUNES, Carlos EP et al. Anatomy of the floral nectary of ornithophilous *Elleanthus brasiliensis* (Orchidaceae: Sobralieae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 171, n. 4, p. 764-772, 2013.

ORDANO, Mariano; ORNELAS, Juan Francisco. Generous-like flowers: nectar production in two epiphytic bromeliads and a meta-analysis of removal effects. **Oecologia**, v. 140, n. 3, p. 495-505, 2004.

ORNELAS, Juan Francisco; ORDANO, Mariano; LARA, Carlos. Nectar removal effects on seed production in *Moussonia deppeana* (Gesneriaceae), a hummingbird-pollinated shrub. **Ecoscience**, v. 14, n. 1, p. 117-123, 2007.

PACINI, Ettore; NEPI, Massimo. Nectar production and presentation. In: NICOLSON, Susan W.; NEPI, Massimo; PACINI, Ettore. **Nectaries and nectar**. Springer Netherlands, 2007. p. 167-214.

PACINI, Ettore; NEPI, Massimo; VESPRINI, José L. Nectar biodiversity: a short review. **Plant Systematics and Evolution**, v. 238, n. 1-4, p. 7-21, 2003.

PANSARIN, Emerson R.; PANSARIN, Ludmila M. Floral biology of two Vanilloideae (Orchidaceae) primarily adapted to pollination by euglossine bees. **Plant Biology**, v. 16, n. 6, p. 1104-1113, 2014.

PATE, John S.; GUNNING, Brian E. Transfer cells. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 23, n. 1, p. 173-196, 1972.

PATT, Joseph M. et al. Pollination biology of *Platanthera stricta* (Orchidaceae) in Olympic National Park, Washington. **American Journal of Botany**, p. 1097-1106, 1989.

Pearse AGE. 1961. Histochemistry: theoretical and applied. *The American Journal of the Medical Sciences* 241: 136.

PEDERSOLI, Giseli Donizete; TEIXEIRA, Simone Pádua. Floral development of *Parkia multijuga* and *Stryphnodendron adstringens*, two andromonoecious mimosoid trees (Leguminosae). **International Journal of Plant Sciences**, v. 177, n. 1, p. 60-75, 2016.

PERRET, Mathieu et al. Nectar sugar composition in relation to pollination syndromes in Sinningieae (Gesneriaceae). **Annals of Botany**, v. 87, n. 2, p. 267-273, 2001.

PETIT, Sophie. The diet and reproductive schedules of *Leptonycteris curasoae curasoae* and *Glossophaga longirostris elongata* (Chiroptera: Glossophaginae) on Curaçao. **Biotropica**, v. 29, n. 2, p. 214-223, 1997.

PRENNER, Gerhard. (a) A developmental analysis of the inflorescence and the flower of *Lotus corniculatus* (Fabaceae-Loteae). **Mitteilungen des Naturwissenschaftlichen Vereins für Steiermark**, v. 133, p. 99-107, 2003.

PRENNER, Gerhard. (b) Floral ontogeny in *Lathyrus latifolius* (Fabaceae-Vicieae). **PHYTO**, v. 43, n. 2, p. 392-401, 2003.

PROCTOR, Michael et al. **The natural history of pollination**. HarperCollins Publishers, 1996.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. **R 3.3.3**. Disponível em: <www.r-project.org>. Acesso em: 25 set. 2017.

REN, Gang et al. Transient starch metabolism in ornamental tobacco floral nectaries regulates nectar composition and release. **Plant Science**, v. 173, n. 3, p. 277-290, 2007.

REYNOLDS, Edward S. The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. **The Journal of cell biology**, v. 17, n. 1, p. 208, 1963.

RODRIGO, Javier; HERRERO, Maria. Influence of intraovular reserves on ovule fate in apricot (*Prunus armeniaca* L.). **Sexual Plant Reproduction**, v. 11, n. 2, p. 86-93, 1998.

RODRÍGUEZ-PEÑA, Nelly et al. Factors affecting nectar sugar composition in chiropterophilic plants. **Revista Mexicana de Biodiversidad**, v. 87, n. 2, p. 465-473, 2016.

ROLAND, Jean-Cloude. General preparations and staining of thin sections. In: HALL, John Lloyd. **Electron microscopy and cytochemistry of plant cells**. Amsterdam: Elsevier-North Holland, 1978. p. 1-60.

RUDALL, Paula J.; PRYCHID, Chrissie J.; JONES, C. Intra-ovarian trichomes, mucilage secretion and hollow styles in monocotyledons. In: OWENS, Simon J.; RUDALL, Paula J. **Reproductive biology in systematics, conservation and economic botany**. Kew: Royal Botanic Gardens, 1998. p. 219-230.

SAMPAIO, Everardo Valadares SB. 1995. Overview of the Brazilian Caatinga. In: BULLOCK, Stephen H.; MOONEY, Harold A.; MEDINA, Ernesto. **Seasonally dry tropical forests**. Cambridge: Cambridge University Press, 1995. p. 35-63.

SCHONDUBE, Jorge E.; HERRERA-M, L. Gerardo; MARTÍNEZ-DEL RIO, Carlos. Diet and the evolution of digestion and renal function in phyllostomid bats. **Zoology**, v. 104, n. 1, p. 59-73, 2001.

SHAMROV, Ivan I. Obturator. In: BATYGINA, Tatyana B. **Embryology of flowering plants, terminology and concepts, volume 1: generative organs of flower**. Enfield: J.B. Science Publishers, 2002. p. 128-130.

SILVEIRA, Marina; SOUZA, Wanderley de. Preparo de amostras biológicas para microscopia eletrônica de varredura. **Manual sobre técnicas básicas em microscopia eletrônica**, v. 1, p. 71-79, 1989.

SIMPSON, Michael G. **Plant systematics**. Lodon: Academic press, 2010.

SOCIEDADE NORDESTINA DE ECOLOGIA. **Projeto Técnico para a Criação do Parque Nacional do Catimbau/PE**. Recife: Secretaria de Ciência, Tecnologia e Meio Ambiente de Pernambuco – SECTMA, 2002.

SOUTHGATE, David AT. **Determination of food carbohydrates**. London: Applied Science Publishers, 1976.

STPICZYŃSKA, Małgorzata. Nectar resorption in the spur of *Platanthera chlorantha* Custer (Rchb.) Orchidaceae-structural and microautoradiographic study. **Plant Systematics and Evolution**, v. 238, n. 1, p. 119-126, 2003.

TAIZ, Lincoln; ZEIGER, Eduardo. **Fisiologia vegetal**. Porto Alegre: Ed. Artmed, 2004.

TEIXEIRA, Simone de Pádua; CARMELLO-GUERREIRO, Sandra Maria; MACHADO, Silvia Rodrigues. Fruit and seed ontogeny related to the seed behaviour of two tropical species of Caesalpinia (Leguminosae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 146, n. 1, p. 57-70, 2004.

TILTON, Varien R. et al. Stigma, style, and obturator of soybean, *Glycine max* (L.) Merr.(Leguminosae) and their function in the reproductive process. **American Journal of Botany**, p. 676-686, 1984.

TUCKER, Shirley C. Floral development in legumes. **Plant Physiology**, v. 131, n. 3, p. 911-926, 2003.

TUCKER, Shirley C. Floral ontogeny in Sophoreae (Leguminosae: Papilionoideae). III. Radial symmetry and random petal aestivation in *Cadia purpurea*. **American journal of botany**, v. 89, n. 5, p. 748-757, 2002.

VESPRINI, José L.; NEPI, Massimo; PACINI, Ettore. Nectary structure, nectar secretion patterns and nectar composition in two Helleborus species. **Plant Biology**, v. 1, n. 5, p. 560-568, 1999.

VOGEL, Stefan. (a) Remarkable nectaries: structure, ecology, organophyletic perspectives. II. Nectarioles. **Flora: Morphologie, Geobotanik, Oekophysiologie**, v. 193, n. 1, p. 1-29, 1998.

VOGEL, Stefan. (b) Remarkable nectaries: structure, ecology, organophyletic perspective. III. Nectar ducts. **Flora: Morphologie, Geobotanik, Oekophysiologie**, v.193, v. 1, p. 113-131, 1998.

VOGEL, Stefan. (c) Remarkable nectaries: structure, ecology, organophyletic perspectives IV. Miscellaneous cases. **Flora: Morphologie, Geobotanik, Oekophysiologie**, v.193, n. 1, p. 225-248, 1998.

VOGEL, Stefan. Remarkable nectaries: structure, ecology, organophyletic perspectives. I. Substitutive nectaries. **Flora: Morphologie, Geobotanik, Oekophysiologie**, v. 192, p. 305–333, 1997.

VOGEL, Stefan; LOPES, Ariadna Valentina; MACHADO, Isabel Cristina. Bat pollination in the NE Brazilian endemic *Mimosa lewisii*: an unusual case and first report for the genus. **Taxon**, v. 54, n. 3, p. 693-700, 2005.

VOIGT, Christian C. et al. Blood-sucking bugs as a gentle method for blood-collection in water budget studies using doubly labelled water. **Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology**, v. 142, n. 3, p. 318-324, 2005.

VOIGT, Christian C.; WINTER, York. Energetic cost of hovering flight in nectar-feeding bats (Phyllostomidae: Glossophaginae) and its scaling in moths, birds and bats. **Journal of Comparative Physiology B**, v. 169, n. 1, p. 38-48, 1999.

WAGNER, Diane; KAY, Adam. Do extrafloral nectaries distract ants from visiting flowers? An experimental test of an overlooked hypothesis. **Evolutionary Ecology Research**, v. 4, n. 2, p. 293-305, 2002.

WATSON, Michael L. Staining of tissue sections for electron microscopy with heavy metals. **The Journal of Cell Biology**, v. 4, n. 4, p. 475-478, 1958.

WENZLER, Michael et al. Nectar formation and floral nectary anatomy of *Anigozanthos flavidus*: a combined magnetic resonance imaging and spectroscopy study. **Journal of experimental botany**, v. 59, n. 12, p. 3425-3434, 2008.

WINTER, York; VON HELVERSEN, Otto. Bats as pollinators: foraging energetics and floral adaptations. In: CHITTKA, Lars; THOMSON, James D. **Cognitive ecology of pollination: animal behaviour and floral evolution**. Cambridge University Press, 2001. p. 148-170.

WUNNACHIT, Wijit; JENNER, Colin F.; SEDGLEY, Margaret. Floral and extrafloral nectar production in *Anacardium occidentale* L.(Anacardiaceae): an andromonoecious species. **International Journal of Plant Sciences**, v. 153, n. 3, Part 1, p. 413-420, 1992.