

## **11. DISCUSSÃO**

As análises morfológicas do gênero *Copaifera* revelaram-no como estenopolínico por apresentar os grãos de pólen com um tipo característico e constante, ou seja, desprovido de variações marcantes quanto ao tamanho, forma e número de aberturas e estratificação da exina.

As variações mais significativas revelaram-se na ornamentação da exina, e foram fundamentais para a separação das espécies nos cinco Subtipos Polínicos. As espécies foram divididas com base nos seguintes padrões de superfície: 1) Padrão Tênuemente Ornamentado, o qual caracteriza-se por exibir a estrutura mais simplificada da parede do pólen. A exina constitui-se de um misto de áreas psilada e ornamentada; 2) Padrão Punctado, cuja distribuição das pontuações pode assemelhar-se a rugas ou papilas. Esse padrão é considerado intermediário em termos estruturais, estando entre a ornamentação da exina não elaborada e a elaborada; 3) Padrão Microrreticulado, este último encerra morfologia mais complexa, no qual é possível até identificar os muros estreitos do microrretículo. Nas superfícies tênuemente ornamentada e punctada o teto é liso, enquanto que na microrreticulada é simplesbaculado, onde os báculos, mesmo dispostos de maneira simplificada, já ostentam uma superfície diferenciada. Esses resultados coincidem em parte com os de Watson & Dallwitz (2000), que descreveram o pólen do gênero como punctado homogêneo, com as pontuações distribuídas discretamente por toda a superfície. Contudo, os microrretículos aqui constatados, não foram mencionados por esses autores.

A indicação da ornamentação da exina como principal caráter para analisar as espécies representativas do gênero deve-se, sobretudo aos constituintes da parede dos grãos de pólen. Segundo Faegri & Iversen (1964) o pólen das Angiospermas consiste fundamentalmente de duas camadas: 1) celulósica, camada interna, mais ou menos uniforme, a qual é comumente destruída na acetólise; 2) exina, ou exina-escultural, camada externa resistente à acetólise, conhecida como esporopolenina, de grande complexidade estrutural, fossilizada, e portanto, taxonomicamente útil. Para Walker & Doyle (1975) essa camada escultural fornece uma gama de caracteres filogeneticamente importantes.

As pontes de exina revelaram-se em todas as espécies estudadas, e apenas foram evidenciadas quando os grãos de pólen não acetolisados submeteram-se às análises na MEV. Tais estruturas parecem induzir um espessamento da região apertural, levando a formação de protuberâncias. Não foi possível visualizar pontes de exina em grãos de pólen acetolisados, uma vez que a destruição do conteúdo celular impediu que elementos situados abaixo da endoexina pudessem emergir para o exterior da célula.

Banks (2003) observou a formação de saliências na região apertural de grãos de pólen maduros de *taxa* de Detarieae s.s. (Figura 34), e associou estas formações a camadas bem desenvolvidas de substâncias pécticas situadas abaixo da endoexina, denominados “zwischenkörper”. Segundo a autora, este é considerado o primeiro relato de “zwischenkörper” para pólen de leguminosas, e tal estrutura está presente nos gêneros *Daniellia*, *Eurypetalum*, *Eperua*, *Augouardia*, *Stemonocoleus*, *Baikiaea*, *Copaifera*, *Pseudosindora*, *Detarium*, *Sindora*, *Sindoropsis*, *Tessmannia*, *Gilletiodendron*, *Hylodendron*, *Hymenaea*, *Peltogyne* e *Guibourtia*, os quais fazem parte do clado Detarieae s.s. com base em análises moleculares recentes. Banks (*l.c.*) enfatizou ainda, que não foi encontrado “zwischenkörper” em grãos de pólen que não apresentaram projeções nas aberturas, indicando estreita relação destes componentes com o acidente morfológico.

A presença de “zwischenkörper” já tinha sido descrita para o pólen do gênero *Corylus* por Rowley (1964), Heslop-Harrison & Heslop-Harrison (1980, 1981), Heslop-Harrison *et al.* (1986), Heslop-Harrison & Heslop-Harrison (1991), El-Ghazaly (2000), El-Ghazaly & Jensen, (2003). Blackmore & Barnes (1986) interpretaram “zwischenkörper” como estruturas portadoras de funções ecológicas, auxiliando nos processos germinativos, acomodações volumétricas, economia de substâncias intracitoplasmáticas e adaptações para dispersão.

Rowley (1981) analisou “zwischenkörper” como estruturas produzidas pela célula, que funcionam como um mecanismo de proteção quando o citoplasma aumenta ou diminui de tamanho em decorrência dos processos pré e pós germinativos. Portanto, quando o protoplasma intumescce, a nexina também sofre espessamento, gerando forte pressão, oriunda do protoplasma, em direção a zona

apertural. O referido autor complementou ainda, que essas formações atuam como um verdadeiro “escudo”, impedindo a ruptura da membrana, e mantendo a integridade da camada bacular e do teto.

Heslop-Harrison (1976), Banks & Gasson (2000) e Banks & Klitgaard (2000) explicaram as pontes de exina como elementos presentes nas membranas aperturais, que ao invés de projetarem-se para o citoplasma da célula, como na maioria das leguminosas, voltam-se para o exterior, e conseqüentemente, as paredes do mesocolpo vergam-se para dentro da célula, a partir de forças de compressão do teto e infrateto (Crane, 1986; Banks & Klitgaard, 2000). Banks (2003) que investigou na MET grãos de pólen não acetolisados, constatou nos cortes ultrafinos a presença de componentes situados logo abaixo da endoabertura, e acima da endoexina. Tais estruturas situam-se entre a ectoexina e a endoexina (Figura 35), e, como nos grãos de pólen acetolisados ocorre a remoção de elementos intracitoplasmáticos, essas áreas anteriormente preenchidas por “Zwischenkörper”, tornam-se cavidades. A autora, também realizou testes com corantes específicos, como “alcian blue”, a fim de evidenciar “Zwischenkörper”.

Banks (2003) reconheceu pontes de exina em uma espécie de *Copaifera*, (*C. baumiana* Harms) de um total de 16 espécies examinadas, e em oito espécies de *Sindora*, de 13 espécies analisados. Nesses gêneros, os grãos de pólen nitidamente ostentam as saliências, e apresentam a forma de um losângulo, denominada pela autora como “diamond-shaped pollen”. De acordo com Banks (*l.c.*) estas características são também encontradas no pólen de *Detarium*, *Pseudosindora*, *Hylodendron* e *Sindoropsis*.

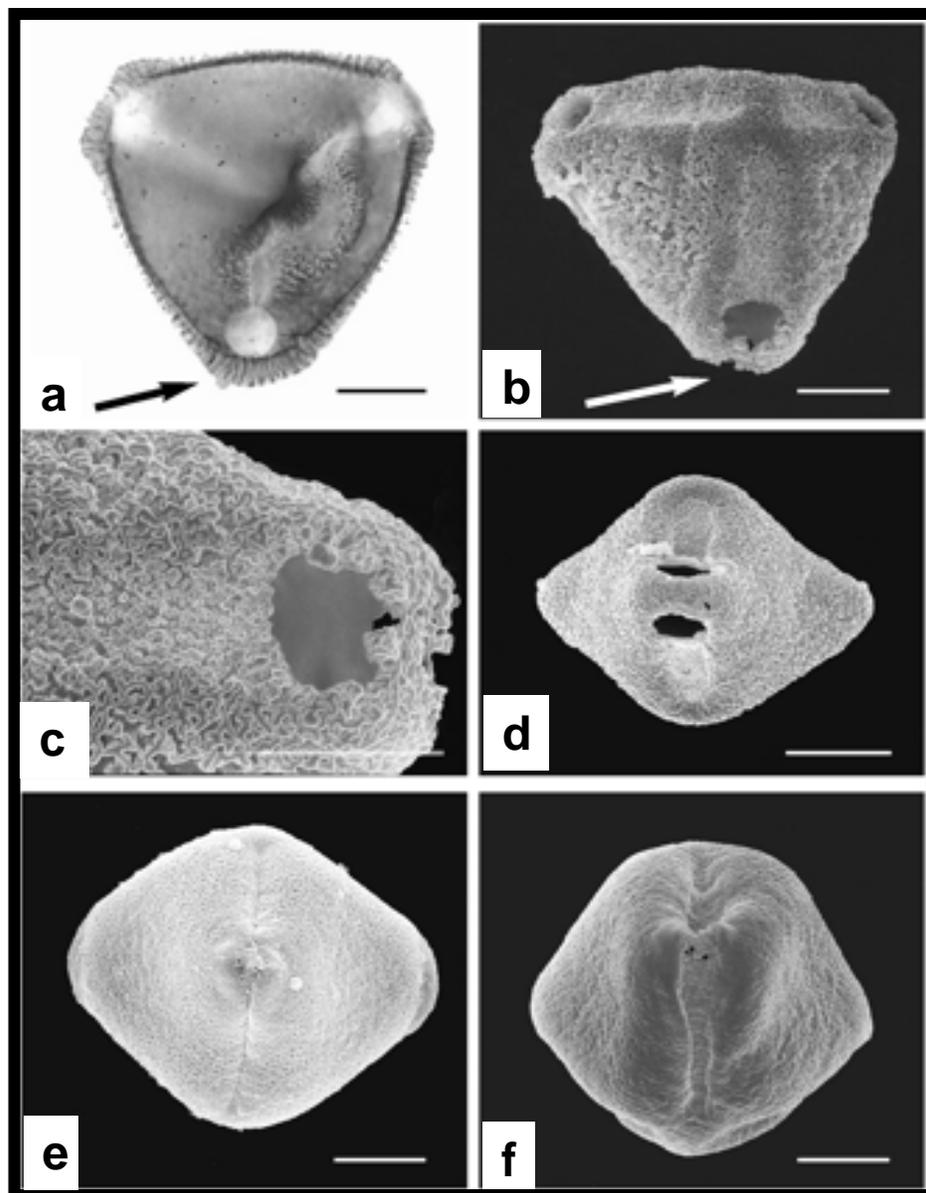


Figura 34 - Estrutura da abertura do pólen de *Sindora* e *Copaifera*. a) *Sindora maritima*, V. P., em ML, mostrando as pontes de exina columelar cruzando o centro da abertura; b) Idem, em *Sindora coriacea*, MEV; c) *Sindora coriacea*, detalhe da ponte de exina; d) *Sindora maritima*, V.E., ponte de exina cruzando o centro da abertura; e) *Copaifera multijuga*, V. E., destacando a projeção da ponte de exina; f) Idem, em *Sindora klaineana*. Escalas = 10 $\mu$ m, A-C, E e F; 20 $\mu$ m, D. (Banks, 2003).

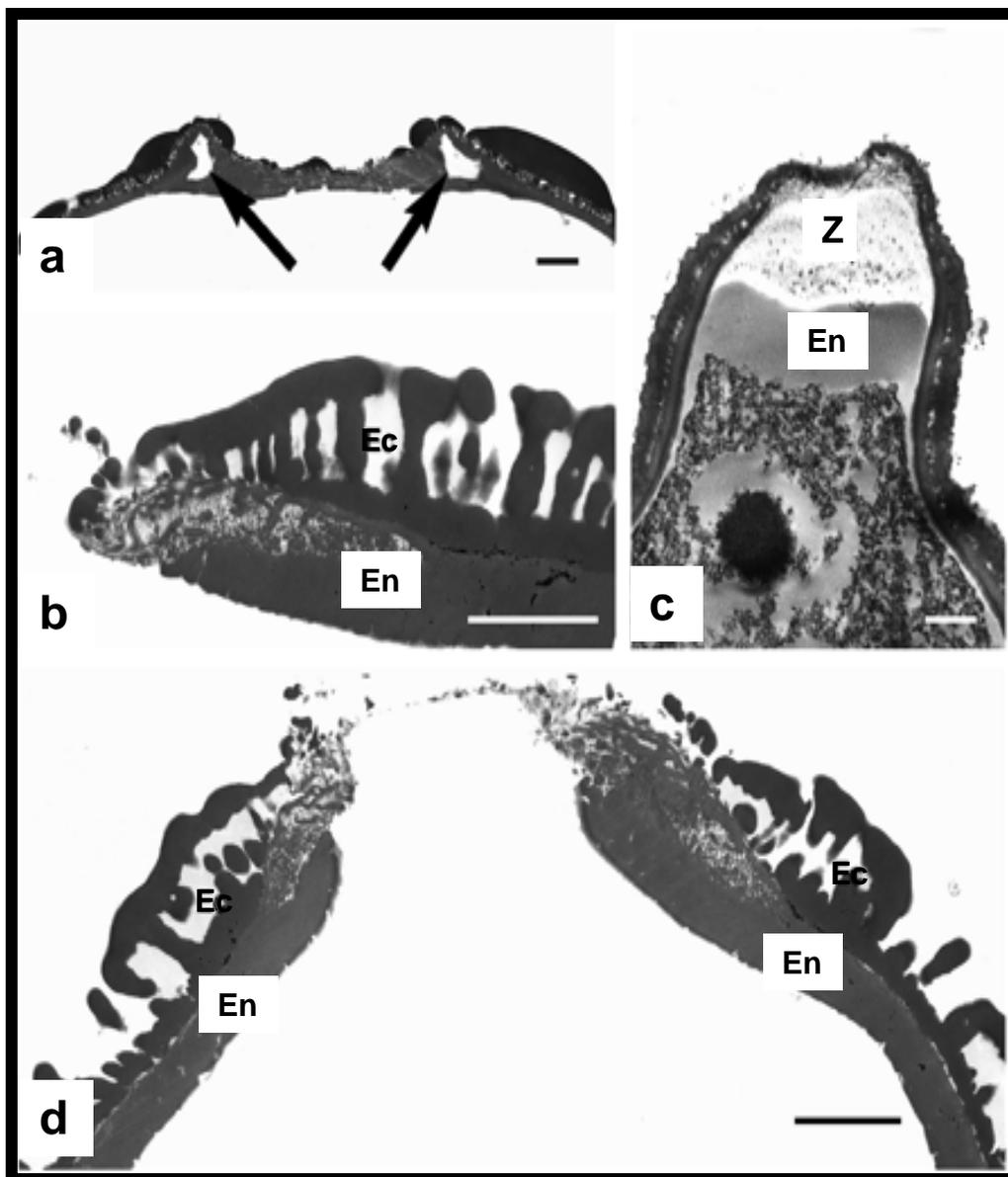


Figura 35 - "Zwischenkörper (Z) em MET. a) *Hymenaea velutina*, seção transversal em torno da região da endoabertura, destacando a cavidade que separa a ectoexina (Ec) da endoexina (En); b) *Baikiaea plurijuga*, seção transversal da parede do pólen, mostrando a separação entre Ec e En; c) *Copaifera baumiana*, seção em torno da endoabertura de grãos de pólen não acetolisados, indicando (Z) logo abaixo da endoabertura, e, acima de uma espessa camada de (En); d) *Baikiaea plurijuga*, idem figura a. Escalas = 2 $\mu$ m (Banks, 2003).

Quanto à forma dos grãos de pólen, mudanças verificadas em alguns espécimes dentro da mesma espécie não foram significativas para caracterizar dimorfismos polínicos, ou até mesmo, motivo para exclusão desses espécimes. De acordo com Erdtman (1952) a forma do pólen é representada por classes que apresentam diferentes comprimentos, apresentando-se na seguinte ordem: peroblato, oblato, suboblato, oblata esferoidal, prolata esferoidal, subprolata, prolata e perprolata. Em *Copaifera*, apesar das diferentes classes observadas na mesma espécie, o fato destas estarem muito próximas, pode-se interpretar como caracteres ainda não tão bem estabelecidos, os quais encontram-se numa fase transicional. Por exemplo, em *C. bijuga*, *C. piresii* e *C. reticulata* a forma variou de suboblata a oblata esferoidal.

O estudo da caracterização dos colpos revelou que todas as espécies constituem-se do tipo longicolpado, porém, em quatro espécies observou-se o sincolpado, e, em 10 espécies, também o parassincolpado. A presença das 3 formas de projeção dos colpos foi verificada em *C. cearensis* var. *arenicola* e *C. martii* e *C. rigida*, sendo portanto, tal fato, indicativo de polimorfismo polínico.

O contorno regular ou dilatado da base dos colpos, identificado neste estudo na grande maioria das espécies, é interpretado por Thanikaimoni (1986) como um mecanismo de proteção que a célula utiliza para suportar variações volumétricas intracelulares, as quais induzem a lise e perda do conteúdo celular. Para Wodehouse (1935) tais mudanças volumétricas estão associadas às fases de hidratação e desidratação nos períodos pré e pós germinativos dos grãos de pólen. Rowley & Skavarla (1976) explicam que a presença de dilatações na região apertural indica uma grande quantidade de proteínas inorgânicas exógenas que se acumularam mais nessa região do que nos estratos mais internos da exina. Banks & Klitgaard (2000) denominam esse caráter morfológico como “presença de saliências na margem da abertura”, tornando esta área mais dilatada e acentuada.

Sobre as medidas dos longicolpados, o Gráfico 15 revelou que há variações de tamanho entre estes, tendo *C. martii* o maior comprimento, 12,62 $\mu$ m, e *C. paupera* o menor, 7,43 $\mu$ m. Em virtude dessa variação, convencionou-se nesta pesquisa subdividir os longicolpos em brevicolpos e longicolpos, segundo um

determinado intervalo de comprimento. Assim, com até cerca de 9,99 $\mu$ m de comprimento os grãos de pólen são brevicolpados, estando neste grupo as espécies, *C. bijuga*, *C. langsdorfii*, *C. officinalis*, *C. paupera*, *C. piresii* e *C. reticulata*. A partir de cerca de 10 $\mu$ m de comprimento, são longicolpados, tendo como representantes as espécies, *C. cearensis* var. *arenicola*, *C. guyanensis*, *C. martii*, *C. multijuga*, *C. oblongifolia*, *C. pubiflora*, *C. reticulata* var. *grandifolia* e *C. rigida*.

Mesmo que as medidas dos grãos de pólen sejam parte importante da pesquisa palinológica, já que o espessamento das camadas, sexina e nexina, são de elevado valor taxonômico, estas nem sempre são significativas. Neste trabalho, pelo fato das espécies estarem estreitamente correlacionadas, as medidas mostraram-se ferramentas duvidosas para fins de identificação. Por exemplo, as variações de tamanho exibidas na maioria dos diagramas polínicos, medidas dos golpes e área do apocolpo, não expressaram dados interpretativos confiáveis, sendo válidas apenas para ilustrações.

A descrição do gênero feita por Fasbender (1959) classifica o pólen de *Copaifera* como 3-colporado, âmbito circular a triangular, forma suboblata, oblata esferoidal ou prolata esferoidal, golpes dispostos como longicolpados ou sincolpados, endoabertura variando de alongada retangular a circular, sexina psilada, a qual tem a mesma espessura da nexina, ou o dobro do tamanho desta, e em vista equatorial o pólen tem a forma elíptica ou como autora cita, "diamond-shaped". Esta autora, também concluiu que de todos os gêneros estudados para a tribo Cynometreae a morfologia do pólen gerou duas classificações, a primeira, com as espécies que apresentam a exina finamente estriada, e a segunda, com as que exibem a exina psilada, na qual a autora incluiu *Copaifera*, *Cynometra* (algumas espécies), *Gossweilerodendron*, *Hardwickia*, *Kingiodendron*, *Oxystigma*, *Prioria*, *Pterogyne*, *Guibourtia* e *Pseudocopaiva*. Fasbender (*l.c.*) comentou, ainda, que o aparecimento de pólen psilado, nestes gêneros, indica a existência de estreitas relações entre os mesmos. Comparando-se os resultados observados por Fasbender (*l.c.*) exceto pela endoabertura, que é aqui observada como circular, e a sexina, que variou de punctada a microrreticulada, nos demais aspectos os resultados coincidem. Contudo, é justificável que a autora acima não tenha detectado as demais variações da exina e

a presença de pólen parassincolpado, em face de ter examinado poucas espécies, e que somente *C. multijuga*, *C. officinalis* e *C. pubiflora* coincidem com as aqui referidas. Outro ponto fundamental, é que a falta de uma amostragem significativa para cada espécie levou a obtenção de dados mais restritos, já que na maioria das vezes Fasbender (*l.c.*) coletou apenas um espécime.

Banks & Klitgaard (2000) divulgaram que geralmente o pólen de Detarieae varia de prolato a prolato esferoidal, isopolar, 3-colporado, com ampla variação de tamanho, forma e ornamentação da exina. Também, essas autoras acrescentam, que certos *taxa* com ornamentação da exina superficialmente similar, apresentam expressivas diferenças na estrutura da parede. Banks & Klitgaard (*l.c.*) verificaram que o pólen de *Copaifera* tem ornamentação da superfície semelhante ao de *Sindora*, contudo, no primeiro gênero a parede mostra-se densamente acomodada, sem ramificações ou interrupções em sua estrutura, com sólida camada basal, sustentando columelas estreitamente alinhadas, enquanto que, em *Sindora*, esta estrutura exhibe um modelo descontínuo, com amplos espaços intercolumnelares.

Como já citado anteriormente, os estudos taxonômicos tradicionais geraram inúmeros questionamentos a respeito da determinação de algumas espécies. Os dados alcançados com a morfologia polínica neste trabalho chegaram as seguintes constatações:

- *Copaifera bijuga*, *Copaifera pubiflora*, *Copaifera guyanensis* e *Copaifera officinalis*

*C. bijuga* é a única representante do Subtipo Polínico *bijuga* por apresentar pontuações que conferem aparência rugosa à superfície do grão de pólen. Apesar de não ter sido possível analisar o *typus*, e que posteriormente dados complementares venham elucidar as dúvidas restantes, as conclusões obtidas nesta pesquisa divergiram das afirmações feitas pelos especialistas. Bentham (1870) considerou *C. bijuga* como sinônimo de *C. officinalis*, enquanto Dwyer (1951) sinonimizou *C. bijuga* a *C. guyanensis*. No presente trabalho, os dados coletados na MEV demonstraram o contrário, evidenciando diferenças significativas na organização dos colpos e ornamentação da exina entre essas três espécies. Diferentemente de *C. bijuga*, em *C. guyanensis*, além das pontuações assumirem aspecto papiloso, a forma

subprolata, as aletas evidentes, e, apenas grãos de pólen longicolpados, reforçam ainda mais essas diferenças. Quanto à *C. officinalis*, a ausência de uma ornamentação definida nesta espécie não a aproxima morfologicamente de *C. bijuga*. Martins-da-Silva (2006) observa que dentre as amostras coletadas por Ducke, algumas, procedentes de Roraima, que foram primeiramente identificadas por este coletor como *C. officinalis* e depois como *C. bijuga*, inserem-se em *C. pubiflora*. Porém, para outras amostras considerou-as um tanto duvidosas, comentando que as mesmas apresentam caracteres tanto de *C. officinalis* quanto de *C. pubiflora*, mas, ressaltando que não houve a possibilidade de encontrar caracteres que justificassem considerá-las como terceiro táxon, lembrando assim os comentários de Enrech *et al.* (1983) quanto à possibilidade de hibridização entre *C. pubiflora* e *C. officinalis*.

Desfontaines (1821) *apud* Martins-da-Silva (2006) citou a proximidade morfológica entre *C. guyanensis* e *C. officinalis*, sugerindo que a primeira espécie poderia ser uma variedade deste último táxon. Contudo a referida autora ressalta que os folíolos subfalcados e assimétricos, bem como, as sépalas, brácteas e bractéolas glabras externamente em *C. officinalis*, diferenciam-se em *C. guyanensis*, que possui folíolos retos e simétricos, e as sépalas, brácteas e bractéolas acham-se pubescentes. Tudo indica, que pelas citações de Desfontaines, e com o nível atual de conhecimento morfológico, essas inferências não procedem. Os resultados da morfologia polínica corroboram com as informações de Martins-da-Silva (*l.c.*) visto que o pólen de *C. officinalis* não apresenta um tipo característico de superfície, apenas simples ornamento, isolando-a no Subtipo Polínico *officinalis*, enquanto em *C. guyanensis*, o teto é simplesbaculado, o que faz desta espécie a única representante do subtipo *guyanensis*. Dentre as espécies analisadas neste trabalho, *C. guyanensis* é a única com caracteres bem estabelecidos e constantes, ou seja, não foi verificada variação morfológica nos seus grãos de pólen. Esses dados são pertinentes com os de Martins-da-Silva (*l.c.*) que caracteriza *C. guyanensis* como taxonomicamente bem definida.

Ducke (1958) postulou *C. bijuga* como sinônimo *C. officinalis* seguindo Bentham (1870), o que é controverso, pois palinologicamente essas duas espécies diferenciam-se principalmente pela ornamentação da exina.

Ainda sobre *C. officinalis*, os dados divergentes obtidos entre os espécimes de Martinho & Ferreira, 020 INPA191211; Martinho & Ferreira, 021 INPA 191212; Martinho & Ferreira, s/n INPA 191213, e Xena, N., 13 VEN 227569, indicaram tratar-se de espécies diferentes. Devido às numerosas similaridades morfológicas entre *C. pubiflora* e as amostras Martinho & Ferreira, acima citadas, recomenda-se nesse trabalho a inclusão dos espécimes de Martinho & Ferreira dentro de *C. pubiflora*. O Subtipo Polínico *C. officinalis* é agora representado apenas pelo espécime Xena, N., 13 VEN 227569, o qual, apresenta como características próprias grãos de pólen longicolpados, de mesocolpo côncavo. De acordo com Enrech *et al.* (1983) *C. pubiflora*, citada para o Brasil, coabita determinadas faixas geográficas com *C. officinalis*, que ocorre na Martinica, Trinidad e Tobago e na Venezuela. Para esta autora, nessas áreas de contato provavelmente deve estar ocorrendo hibridização. Martins-da-Silva (2006) ressalta que no Estado Bolívar (Venezuela) ocorre *C. officinalis*, e que este Estado faz limites com Roraima (Brasil), portanto, não havendo barreiras geográficas entre os mesmos, não se descarta a possibilidade da distribuição dessa espécie no Estado de Roraima.

Bentham (1870) *apud* Martins-da-Silva (2006) considerou *C. pubiflora* como variedade de *C. martii* Hayne. Dwyer (1951) devolveu o “status” de espécie a *C. pubiflora* e indicou a variedade proposta por Bentham (*l.c.*) como sinônimo de *C. pubiflora*. Martins-da-Silva (*l.c.*) afirmou que, morfológicamente, *C. pubiflora* está mais próxima de *C. officinalis* do que de *C. martii*. Corroborando com os resultados obtidos por Martins-da-Silva (*l.c.*) o pólen também revelou tais afinidades, contudo diferenças na ornamentação da exina separaram-nas nos seus respectivos Subtipos.

Um fato importante a ser considerado, é que mesmo que *C. bijuga*, *C. guyanensis*, *C. officinalis* e *C. pubiflora*, espécies taxonomicamente sinonimizadas no passado, sejam agora, no presente estudo, classificadas em diferentes Subtipos Polínicos, acham-se palinologicamente correlacionadas. É nítido que as características morfológicas do pólen dessas espécies estão lentamente se alterando, e assim, produzindo modificações sutis.

- *C. martii* e *C. rigida*

Os dados aqui obtidos mostram que os grãos de pólen dessas espécies são muito semelhantes quanto à forma, tamanho, aberturas e ornamentação da exina. Essas informações corroboram com as de Dwyer (1951) que considerou *C. rigida* e *C. martii* Hayne var. *rigida* (Benth) como sinônimo de *C. martii*. Para o referido autor a variedade proposta por Ducke é baseada em observações ecológicas, e, portanto, superficiais. O fato das espécies ocorrerem em habitats diferentes, não foi suficiente para alterar a morfologia dos grãos de pólen, que permaneceram constantes. Isso apenas reforça o conceito de que a morfologia polínica está intimamente ligada a fatores genéticos da espécie. Neste caso, *C. rigida* e *C. martii* var. *rigida* foram sinonimizadas a *C. martii*.

- *C. multijuga*

Os caracteres dos grãos de pólen de *C. multijuga* são bem distintos e constantes. A presença do microrretículo, assim como, as aletas evidentes, separam-na de várias espécies do gênero *Copaifera*. Martins-da-Silva (2006) ressalta que o identificador menos avisado pode confundí-la com *C. guyanensis*, *C. glycyarpa* ou com *C. reticulata*. Pela morfologia do pólen de *C. guyanensis* e *C. reticulata*, facilmente percebe-se que essas espécies têm muito pouco em comum, bastando apenas observar o microrretículo de *C. multijuga*.

- *C. paupera* x *C. langsdorfii* x *C. reticulata*

As informações palinológicas extraídas deste trabalho afirmam que *C. paupera*, *C. reticulata* e *C. langsdorfii* são espécies afins, com caracteres que se correlacionam, porém cada espécie preserva individualidades. Variações foram detectadas apenas na forma, tipo de colpo e contorno da base dos colpos. A forma oblata esferoidal, os longicolpos e o contorno regular da base dos colpos ocorrem nas três espécies. Em *C. reticulata* verificou-se também a forma suboblata. Grãos de pólen parassincolpados e contorno dilatado da base dos colpos aparecem em *C. paupera* e *C. langsdorfii*. Contudo, em *C. paupera* os parassincolpados são raros, e em *C. langsdorfii* compreendem um caráter marcante. Quanto à ornamentação da

exina essas espécies apresentam o mesmo padrão de pontuações, e, portanto, estão inseridas no mesmo Subtipo Polínico, o Subtipo *paupera*. Esses dados são concordantes com os de Dwyer (1951), quando este, comentou que *C. paupera* está morfológicamente relacionada com *C. reticulata*. No mesmo ano, o referido autor também relatou a dificuldade encontrada em distinguir amostras de *C. reticulata* e *C. langsdorfii* Desf., principalmente no que diz respeito aos caracteres foliares, os quais na sua opinião são instáveis nas duas espécies. Do ponto de vista morfopalinológico, neste estudo constatou-se que *C. paupera* e *C. langsdorfii* encontram-se mais estreitamente relacionadas entre si do que com *C. reticulata*. Apenas pelo padrão de distribuição das pontuações, aglomeradas em *C. langsdorfii* e mais esparsas em *C. paupera*, e, pela expressiva presença de polens parassincolpados em *C. langsdorfii*, foi possível separar essas duas espécies.

Sobre o pólen de *C. langsdorfii*, Mellhem & Labouriau (1963) analisaram um único espécime (Barreto, L. 5834 R 33010), e descreveram-no com forma oblata esferoidal, *amb* triangular, trizonocolporado, longicolpados, anguloaperturado, com endoabertura lalongada. A sexina é psilada, e ligeiramente mais espessa que a nexina. O espécime estudado, acima citado, foi aqui examinado, e comparado com mais outros 2. Os resultados obtidos por essas autoras coincidem apenas em parte com os verificados nesta pesquisa. A ornamentação da exina, projeção dos colpos e endoabertura, são os pontos mais contrastantes. Por exemplo, os colpos, além de longicolpados exibem-se também como parassincolpados. A exina, mostra-se psilada apenas na ML, contudo, na MEV é nitidamente punctada. As pontuações são constantes e distribuem-se uniformemente por toda superfície do pólen. A endoabertura é circular, o que nada se compara ao tipo lalongado. Também, analisando o pólen de *C. langsdorfii*, Salgado-Labouriau (1973) o descreveu de forma mais completa. O *amb* triangular, de lados retos ou ligeiramente côncavos, e, a área do apocolpo, considerada pequena ou nula, mesmo que sejam concordantes com esta pesquisa, ainda são controversos. Carreira *et. al.* (1996) ao observar o pólen de *C. langsdorfii* o descreveu como médio, isopolar, simetria radial, *amb* triangular, forma oblata esferoidal, 3-colporados, de superfície psilada. Indubitavelmente, o resultado destes autores é mostrado de maneira superficial, sem

deter-se aos detalhes, os quais, são aqui minuciosamente investigados. Assim, não há comentários a respeito dos tipos de projeção e contorno dos colpos, âmb subtriangular e superfície punctada. Todos os equívocos acima citados devem-se principalmente ao fato de que para o estudo de grupos taxonomicamente complexos, como *Copaifera*, faz-se necessário a utilização de recursos especializados e repetições em amostragens, a fim de se produzir descrições mais completas.

A despeito da variedade *grandifolia* proposta para *C. reticulada*, esta, parece ser imprópria por basear-se em um único material botânico (Silva, M. F. da, 18/12/1982). Quanto aos grãos de pólen, mesmo que um espécime seja insuficiente para a correta diagnose, recomenda-se que a variedade seja sinonimizada a espécie, uma vez que as mudanças encontradas não são significativas para formação de um táxon independente.

*C. cearensis* var. *arenicola* demonstrou expressiva relação com *C. reticulata*, sobretudo, no tipo e distribuição das pontuações da ornamentação da exina. A princípio esta variedade foi imediatamente sinonimizada a *C. reticulata*, mas, devido à abundância de pólen parassincolpado na primeira, e, a falta total na segunda, essa hipótese foi descartada.

#### - *C. oblongifolia* e *C. piresii*

Como Ducke (1959) diferenciou *C. piresii* de *C. oblongifolia* em virtude da primeira não possuir pontos translúcidos, e a segunda apresentá-los em abundância, interpretou-se que a amostra de Egler 1185, UB 1329, com pontos translúcidos, pudesse ser *C. oblongifolia*. Contrariando este raciocínio, apesar dos dois espécimes de *C. piresii* apresentarem diferenças na forma dos seus grãos de pólen, não foi detectada nenhuma outra variação morfológica que fosse expressiva a ponto de separá-los. Os dados aqui obtidos concordam com as indagações de Martins-da-Silva (2006) que, ao analisar o *typus* de forma minuciosa, observou tais pontuações.

Martins-da-Silva (2006) argumenta que pela morfologia, *C. piresii* está estreitamente correlacionada com *C. oblongifolia* e *C. trapezifolia*, e ressalta ainda que *C. piresii* apresenta caracteres em comum com as duas espécies. Segundo a autora, o caráter forma oblonga do folíolo é afim tanto para *C. piresii* quanto para *C.*

*oblongifolia*, sendo a venação laxa, presente na primeira espécie, o caráter diferencial. Apesar das descrições polínicas aqui consideradas concordarem que *C. piresii* e *C. oblongifolia* sejam semelhantes, confrontam quanto à ornamentação da exina, a qual é punctada em *C. piresii* e, microrreticulada em *C. oblongifolia*. Por esse motivo, tais espécies enquadraram-se em diferentes Subtipos Polínicos. A estrutura da exina revelou que estas, mesmo morfologicamente próximas, no principal caráter palinotaxonômico utilizado, separam-se. Como *C. piresii* e *C. oblongifolia* estão em Subtipos Polínicos próximos, possivelmente *C. piresii* tenha se diferenciado, a ponto dos seus grãos de pólen adquirirem um tipo de superfície mais elaborada, como os de *C. oblongifolia*. Este fato é comprovado ao examinar isoladamente o pólen de cada espécime de *C. oblongifolia*. É possível observar que as amostras gradativamente exibem caracteres polínicos exclusivos. A coleta de Irwin, H. S. *et al.*, 16712 - IAN 140767 é a única a exibir morfologia constante e predominante, como grãos de pólen sincolpados, mesocolpo retilíneo, contorno dilatado e âmbito triangular. No entanto, o espécime coletado por Martinelli, & Jouvin, P. P., 3782 - RB 71448, embora assemelhe-se com o de Irwin, H. S. *et al.*, 16712, possui pólen longicolpado, estando os sincolpados ausentes. Expondo variações na forma, prolata esferoidal, âmbito, subtriangular a triangular, estrutura de mesocolpo e contorno dos colpos, a coleta de Salgado, M., 65 - IAN 163690 difere em muitos aspectos à de Irwin, H. S. *et al.*, 16712. Sobre a amostra Ivanauskas, N. M. 1695 - ESA 42567, esta é a que exhibe o menor número de caracteres a serem analisados, e portanto, palinologicamente complexo, em virtude dos grãos de pólen mostrarem-se de difícil diagnóstico.

É nítido que a morfologia polínica dos espécimes estudados de *C. oblongifolia* encontra-se em situação ainda não bem estabelecida, sobretudo pelo elevado grau de variabilidade morfológica intraespecífica. As divergências expostas entre os espécimes levam a constatação de que o material de Irwin, H. S. *et al.*, 16712 apresenta o menor grau de variação morfológica, estando, Martinelli, & Jouvin, P. P., 3782, em posição intermediária, sendo as maiores dúvidas referentes às coletas feitas por Ivanauskas, N. M. 1695 - ESA 42567 e Salgado, M., 65 - IAN 163690, por possuírem grãos de pólen extremamente variados. Esses dados são

complementados por Martins-da-Silva (2006) que ao descrever *C. oblongifolia* com ovário piloso e venação congesta, confirma tais características no espécime de Irwin, H. S. *et al.*, 16712, considerando-o como padrão. Sobre as coletas, Ivanauskas, N. M. 1695 e Salgado, M., 65, a referida autora questiona se realmente trata-se de *C. oblongifolia*, principalmente em virtude de a primeira amostra possuir ovário glabro. No presente estudo, sugere-se que Irwin, H. S. *et al.*, 16712 e Martinelli, & Jouvin, P. sejam considerados como *C. oblongifolia*, contudo a segunda amostra representaria uma possível variedade de *C. oblongifolia*. Quanto aos outros dois espécimes, conclui-se que devam estar indevidamente posicionados nessa espécie. Mas, em face da grande complexidade em analisar o pólen de *C. oblongifolia* para fins de comparação com *C. piresii*, faz-se necessária à avaliação de um maior número de amostras, a fim de confirmar a constância dos caracteres observados.

Comparando os cinco Subtipos Polínicos, o Subtipo *officinalis* é o que apresenta a superfície mais simplificada, e o Subtipo *multijuga*, a mais elaborada, destacando-se entre os demais. Neste último Subtipo, é possível evidenciar o maior grau de complexidade na forma de projeção dos colpos, no qual revelam-se os tipos longicolpado e parassincolpado, presentes em todas as espécies, e, em duas, também o tipo sincolpado.

Dentro de cada Subtipo são perceptíveis as afinidades existentes entre as espécies de cada grupo. No Subtipo *paupera*, *C. cearensis* var. *arenicola*, *C. langsdorfii*, *C. paupera* e *C. reticulata* ostentam o mesmo padrão punctado da ornamentação da exina, estando *C. pubiflora*, com pontuações que mais assemelham-se a um microrretículo, e *C. piresii*, com pontuações não tão destacadas, estando essas duas espécies isoladas dentro do Subtipo *paupera*. O mesmo acontece no Subtipo *multijuga*, no qual *C. martii*, *C. multijuga* e *C. rigida*, demonstram significativas semelhanças no tipo estrutural do microrretículo, enquanto em *C. oblongifolia*, este parece estar em desenvolvimento.

## **12. CONSIDERAÇÕES EVOLUTIVAS SOBRE O PÓLEN DE *Copaifera***

A morfologia dos grãos de pólen das espécies aqui investigadas é, aparentemente comum nas Angiospermas, principalmente por exibir o pólen 3-colporado, com as aberturas eqüidistantes, isopolar, de simetria radial. Entretanto, quando são analisadas as tendências evolucionárias de todos os caracteres palinológicos, dentro do grupo das Angiospermas, verifica-se que o padrão morfológico encontrado no pólen de *Copaifera* é nitidamente mais simplificado.

Banks & Klitgaard (2000) selecionaram nove estruturas morfológicas consideradas altamente significativas nos estudos filogenéticos: 1) aberturas, colporadas ou poradas; 2) tipo de membrana apertural; 3) presença de apocolpo, sincolpado ou parassincolpado; 4) presença ou ausência de pontes de membranas nas aberturas; 5) presença ou ausência de pontes de exina cruzando endoaberturas; 6) presença ou ausência de aberturas marginais proeminentes; 7) presença ou ausência de nexina 1 ou camada basal; 8) presença ou ausência de uma camada infratectal adicional; 9) presença ou ausência de estruturas suprategais.

Analisando os componentes estruturais da exina, Walker & Doyle (1975) verificaram que na maioria das Angiospermas, a exina acha-se constituída por duas camadas, ectoexina e endoexina, as quais são nitidamente diferentes e quimicamente correlacionadas. Com tal modelo de estratificação, a ectoexina é formada por sexina e ectonexina, ou Nex 1, sendo esta última, a porção mais basal da sexina que sustenta os báculos ou columelas, e, a nexina, que é representada pela ectonexina e endonexina, denominadas respectivamente de Nex 1 e Nex 2 (Figura 36).

Em *Copaifera*, apesar da exina também apresentar **ectoexina e endoexina**, a primeira camada é somente formada por sexina, e a segunda, apenas por nexina, a qual sustenta a camada bacular (Figura 37). Há, portanto, dois componentes, um suprategal, com significado escultural, que evidencia as pontuações e o microrretículo, e outro infrategal, de responsabilidade estrutural, que corresponde a camada baculada. A exina é tectada, diferenciando-se em tectada sem perfurações, como mostrado em *Copaifera officinalis*, e com perfurações, presente nas demais

espécies estudadas. As perfurações constituem espaços descontínuos do teto, ou seja, áreas não preenchidas que exibem-se externamente na forma de pontuações ou microrretículo.

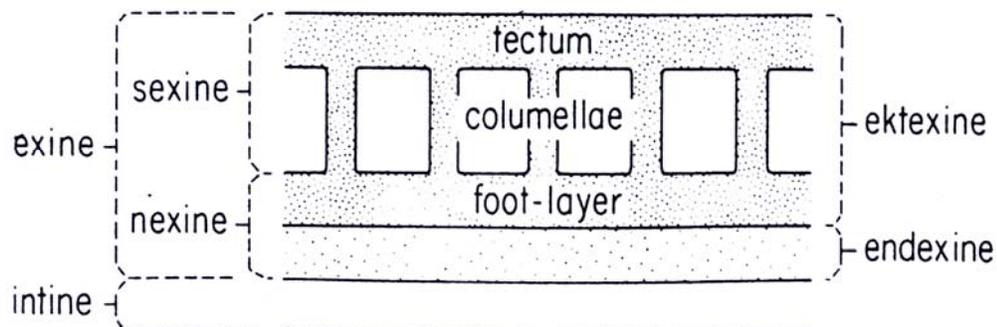
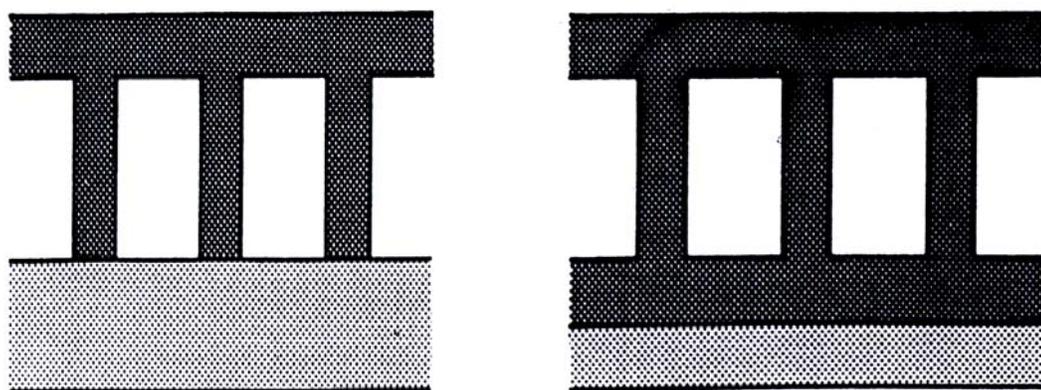


Figura 36 –Estratificação da exina geralmente observada no pólen das Angiospermas (Walker & Doyle, 1975).



a) Tipo 1

b) Tipo 2

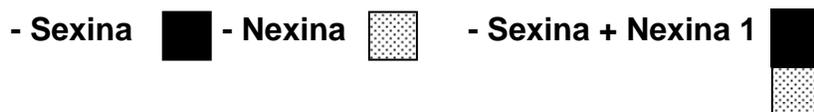


Figura 37 – Tipos de estratificação da exina. a) Ectoexina, representada apenas pela sexina, e a nexina, é constituída somente nexina; b) Ectoexina é formada por sexina e nexina 1, que corresponde a ectonexina (Walker & Doyle, 1975; Modificado).

Van Campo (1971) divulgou que a presença da exina baculada é tida como um avanço evolutivo, quando comparado às Gimnospermas. Walker & Kemp (1972) constataram que a proporção de sexina e nexina, encontrada na parede do grão de pólen, assim como, presença ou ausência de endoexina e ectonexina, já indicam tendências evolutivas. Observações do pólen das Angiospermas primitivas, subclasse Magnoliidae, evidenciaram pólen atectado, e, primitivamente, desprovido de báculos ou columelas (Walker, 1974a; Walker & Skvarla, 1975). Contudo, Walker (1974b) noticiou que há uma linha evolucionária migrando da estrutura tectal menos elaborada, com o teto liso, para a mais elaborada, com grãos de pólen desprovidos de teto. Nesse caso, a ausência de teto deve-se ao fato dos elementos esculturais, como verrugas, pilos, etc, não necessitarem compartilhar uma mesma superfície, e assim apresentam-se independentes. Na Figura 38, Walker & Doyle (1975) ilustraram o desenvolvimento evolucionário da parede do pólen, com destaque para a organização da superfície.

O modelo de exina observado para as espécies estudadas neste trabalho encontra-se entre os tipos mais basais de configurações, com grandes possibilidades de reversão de um estágio para o outro. A variação de ornamentada para microrreticulada delimitou extremos dentro de um contexto evolutivo. É facilmente perceptível que a exina ornamentada, Subtipo Polínico *officinalis*, foi diferenciando-se em pontuações, e, de acordo com a disposição desses pontos, a superfície do pólen foi adquirindo aspecto verrucoso, Subtipo *guyanensis*, e papiloso, Subtipo *bijuga*. No Subtipo Polínico *paupera* essas pontuações já são regulares e bem caracterizadas como padrão de superfície, contudo em *C. pubiflora* as pontuações tendem para um microrretículo, fazendo desta espécie um possível elo entre os Subtipos *paupera* e *multijuga*. Também, é curioso o quanto às superfícies dos grãos de pólen de *C. cearensis* var. *arenicola*, *C. langsdorfii*, *C. paupera*, *C. reticulata* e *C. reticulata* var. *grandifolia* assemelham-se, em relação ao tipo e distribuição das pontuações. Como tais afinidades puderam ser comprovadas nos demais caracteres polínicos verificados, e, também, corroborando com as informações da taxonomia, pode-se inferir sobre existência de estreitos laços de parentesco entre esses taxa.

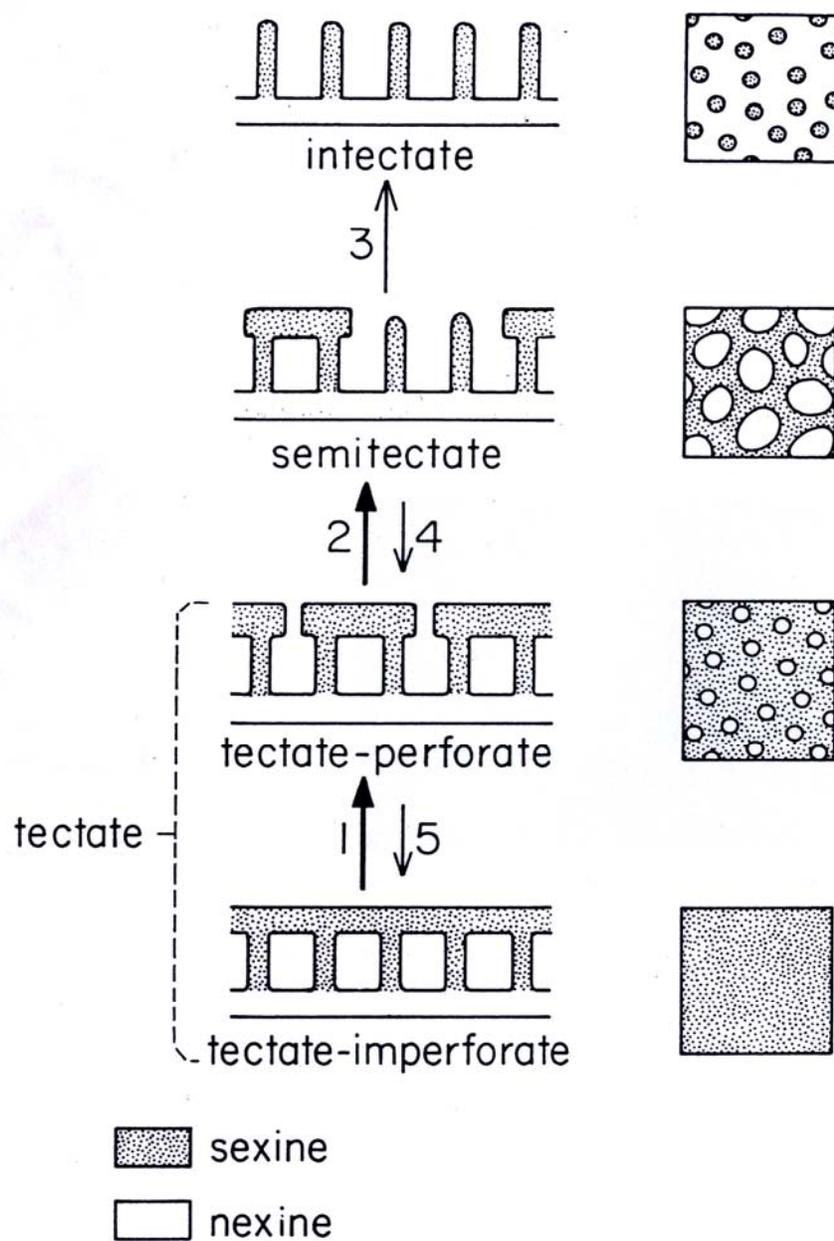


Figura 38 - Tendências evolucionárias da estrutura da exina nas Angiospermas. As setas espessadas, indicando as fases 1 e 2, categorizam os estágios mais basais; O estágio 3, é considerado menos freqüente, porém com elevado grau de complexidade morfológica. As setas 4 e 5 identificam prováveis reversões evolutivas nas fases basais (Walker & Doyle, 1975).

Sobre o microrretículo, as investigações iniciais, em ML, não foram suficientes para caracterizá-lo como tal. Contudo, é interessante observar que este avanço está evoluindo de forma gradativa, e já é claramente detectável em MEV. No Subtipo *multijuga*, com exceção de *C. oblongifolia*, as demais espécies o ostentam inteiramente pela superfície do pólen. É possível que nesta última espécie, esteja ocorrendo uma transição entre o punctado e microrreticulado, sendo *C. oblongifolia*, também considerada aqui, um elo entre os Subtipos *paupera* e *multijuga*. Este fato é suportado também pelos dados da taxonomia, uma vez que *C. piresii* e *C. oblongifolia* são tidas como espécies afins. Na palinologia, mesmo que estejam em Subtipos diferentes, o misto de pontuações e microrretículo examinado em *C. oblongifolia*, fortalece esta hipótese.

Sobre as aberturas dos grãos de pólen, a posição que as mesmas ocupam na célula, é indubitavelmente o aspecto mais relevante em termos evolucionários-filogenéticos. Em todas as espécies aqui analisadas, as aberturas são constituídas de três sulcos, perpendiculares ao eixo equatorial, e, devido ao fato de possuírem uma área no centro do colpo, denominada poro, são classificadas como aberturas compostas, classificando o pólen como tricolporado. As aberturas compostas e o pólen tricolporado tornam essas espécies morfologicamente mais elaboradas, contudo, em âmbito geral, Thanikaimoni (1986) interpretou as formas tricolpada e tricolpada derivada nas Angiospermas, como pontos de diversificação para os demais tipos de aberturas. Na Figura 39, o referido autor esquematizou a importância evolutiva do pólen tricolporado, atestando que o mesmo encontra-se estrategicamente posicionado como elemento de divergências e convergências.

A respeito das projeções verificadas na região das aberturas, como as pontes de exina, e o contorno dilatado na base dos colpos, é provável que tais estruturas estejam diretamente relacionadas à proteção celular, impedindo a ruptura da membrana apertural quando há variações volumétricas intracitoplasmáticas. O fato dos grãos de pólen de *Copaifera* apresentarem a exina fina e delgada torna-os susceptíveis a colapsos, em decorrência dos vários processos químicos e metabólicos celulares. Thanikaimoni (1986) concluiu que nessas situações, o pólen está geneticamente programado para produzir elementos que têm como função dar

suporte a membrana celular. Este autor explicou que a ausência ou redução da estratificação da exina induz o aparecimento dessas estruturas, e tal caráter é considerado adaptativo. Corroborando com as conclusões de Thanikaimoni (*l.c.*) Banks & Klitgaard (2000) interpretaram que as áreas não preenchidas por exina na região apertural levaram ao surgimento desses elementos, que atuam como forma de suprir a ausência desta.

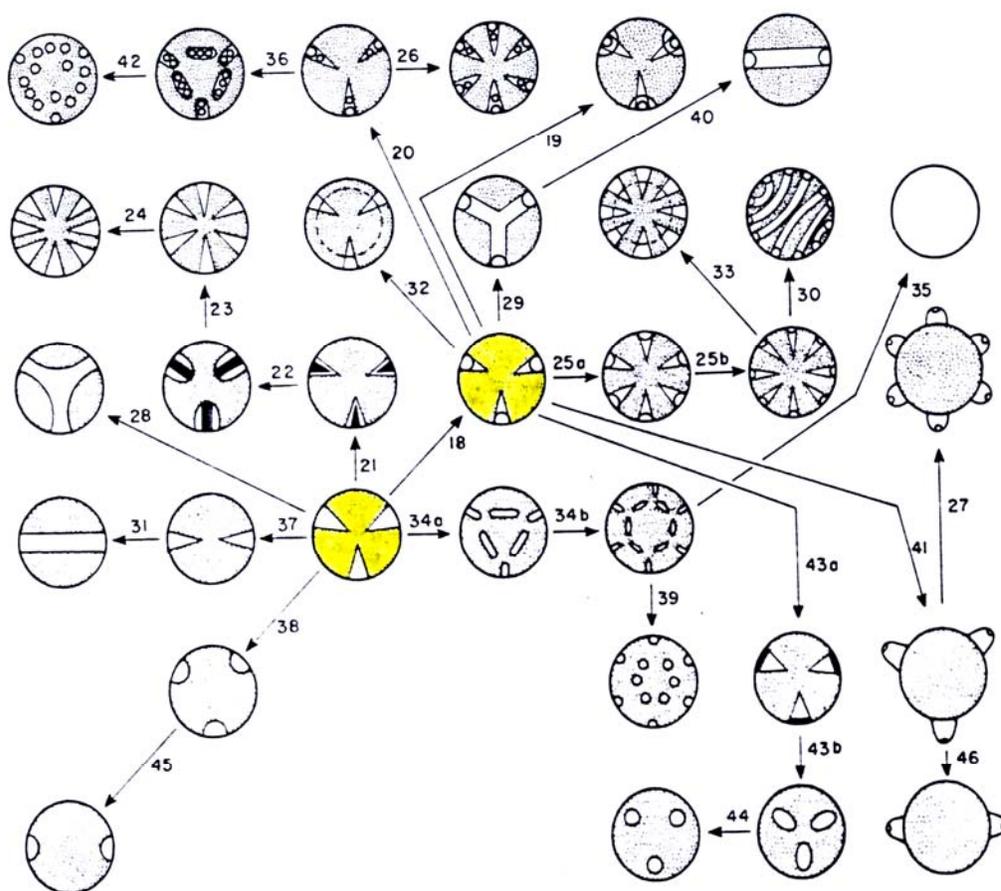


Figura 39 - Esquema ilustrativo das derivações morfológicas das aberturas dos grãos de pólen nas Angiospermas, a partir dos tipos tricolpado (pólen n° 17) e tricolpado derivado (pólen n° 18), em destaque. Thanikaimoni (1986).

A projeção dos golpes em longicolpados, sincolpados e parassincolpados, é amplamente exibida nos grãos de pólen de *Copaifera*, sendo longicolpado, o tipo mais freqüente. No esquema de Thanikaimoni (1986), mostrado acima, as linhas derivadas representadas pelos números 28, 29, 30 e 31, indicam a evolução das aberturas ao migrarem para a área meridional do grão de pólen, e assim, ostentando o tipo sincolpado, e como derivado deste, o parassincolpado. O tipo longicolpado, com golpes longos, preservando pequenas áreas do apocolpo, é caracterizado por Banks & Klitgaard (2000) como o tipo mais comum observado na tribo Detarieae.

O caráter polaridade e simetria, os quais são usualmente determinados pelo tipo de abertura, são respectivamente identificados neste estudo como isopolar e radial, para todas as espécies investigadas. Sobre estes dois padrões morfológicos, Walker & Doyle (1975) esclareceram que as linhas evolucionárias direcionadas para a polaridade dos grãos de pólen, possivelmente iniciaram com o pólen heteropolar, monosulcado, indo em direção ao apolar, inaperturado, continuando até a forma básica isopolar colpada, e daí, expandindo-se para os sub-isopolares e os secundariamente apolares.

Com relação à simetria, Thanikaimoni (1986) explicou que a simetria bilateral, do pólen monossulcado, é o tipo mais primitivo de plano de simetria já detectado nos registros fósseis. A partir deste ponto, a simetria evoluiu até o plano radial, passando por uma fase intermediária de simetria isobilateral. Os grãos de pólen de simetria radial são geralmente encontrados nas dicotiledôneas, e evolutivamente são interpretados por esses autores como ponto de radiação para os tipos birradial, nos quais ocorrem apenas duas aberturas.

Dentro das principais linhas evolutivas em Palinologia, como a presença de nexina 1, maior número de estratos na sexina e maior complexidade das aberturas, a morfologia polínica nas 14 espécies de *Copaifera* evidenciou apenas variabilidades nas conformações aperturais, enfatizando a idéia de que este gênero segue linhas evolutivas basais, reforçando sua posição intermediária como zona de irradiação de caracteres derivados. É perceptível a continuidade de um processo evolutivo, no qual cada espécie, aos poucos, exhibe características tanto próprias quanto ancestrais, e

que, a estrutura e função destas, pode mudar em virtude de que muitos desses caracteres válidos para identificação dos *taxa* são adaptativos.

É importante entender que todo esse estudo representa apenas um aspecto dentro do contexto evolutivo proposto: estudar os caracteres morfológicos disponíveis no presente. O fato de estas análises utilizarem material biológico recente deixa-se sem explicação todas as mudanças ocorridas no passado. Mas, o que deve-se supor e sugerir sobre a filogenia desses caracteres e suas variações dentro do grupo *Copaifera*, é que haverá não apenas um modo particular de desenvolvimento, e sim, influência de fatores ontogênicos, filogenéticos e ecológicos, para o mesmo caráter e/ou em caracteres diferentes. No momento, é difícil afirmar o sentido em que a evolução ocorreu, já que temos que levar em conta possíveis reversões, mas, um dos primeiros passos é definir se *Copaifera* é um grupo monofilético, para posteriormente inferir-se a respeito da sua filogenia.

### 13. CONCLUSÕES

A Palinologia mostrou-se importante ferramenta na interpretação dos dados taxonômicos, principalmente nos grupos complexos, como *Copaifera*. Devido ao elevado grau de semelhança morfológica, os 14 *taxa* aqui analisados, acham-se representadas por apenas cinco, que correspondem aos seguintes Subtipos Polínicos: Subtipo *officinalis*, Subtipo *bijuga*, Subtipo *guyanensis*, Subtipo *paupera* e Subtipo *multijuga*.

Desde a descoberta do gênero *Copaifera*, até os tempos atuais, houve várias mudanças na posição taxonômica, ou seja, foram descritas novas espécies, algumas reduzidas a sinônimos e outras incluídas em categorias infraespecíficas. É sabido que os grãos de pólen estão intimamente ligados aos fatores genéticos das espécies, e por isso, são postulados como elementos celulares imutáveis ou conservativos. Mas, ao longo da história taxonômica do gênero, variações ecológicas, ou caracteres morfológicos não tão consistentes, foram, na maioria das vezes, enaltecidos pelos estudiosos como “caráter novo”, e conseqüentemente, essa “novidade” era ratificada com a criação de entidades taxonômicas. Ao final desta pesquisa, a morfologia dos grãos de pólen recomenda certa cautela nesta questão, já que tantas sinonímias foram correlatadas. Esta discussão torna-se também pertinente, pelo fato de que a maioria dos taxonomistas trata a Palinologia como uma ciência sofisticada, muito embora, esta deveria ser considerada fundamental nos estudos taxonômicos.

Sugere-se que sejam sinonimizadas: *C. martii* e *C. rigida* em ***C. martii***; *C. reticulata* e *C. reticulata* var. *grandifolia* em ***C. reticulata***. Para as amostras duvidosas indica-se: **1)** que os espécimes de Martinho & Ferreira, 020 INPA191211, 021 INPA 191212 e INPA 191213, identificados para *C. officinalis*, sejam classificados como *C. pubiflora*; **2)** que a coleta de Martinelli, & Jouvin, P, s/n, para *C. oblongifolia* seja considerada uma variedade da amostra de Irwin, H. S. *et al.*, 16712; **3)** maiores investigações para os espécimes Ivanauskas, N. M. 1695 e Salgado, M., 65, os quais possivelmente devam estar indevidamente posicionados em *C. oblongifolia*.

A indefinição de um microrretículo propriamente dito em *C. oblongifolia*, faz desta espécie um elo evolutivo entre a superfície punctada e a microrreticulada. As afinidades taxonômicas supostas entre esta espécie e *C. piresii* são perceptíveis, mesmo que ambas pertençam a Subtipos Polínicos diferentes. É nítido, que as pontuações em *C. piresii* estão aos poucos se diferenciando, a ponto de esboçarem certo aprimoramento, como o detectado em *C. oblongifolia*.

A morfo-palinologia atesta *Copaifera* como um grupo instável, em processo de desenvolvimento de seus caracteres polínicos e morfológicos, no qual, os grãos de pólen de uma mesma espécie apresentam ora uma característica, ora outra. Essa instabilidade gera caracteres adaptativos e multivariados, ou seja, polimorfismos polínicos freqüentes. Variações verificadas na forma, posição das aberturas, assim como dilatações e pontes de exina, confirmam tal fato. É nítido que tais caracteres “transitam” entre as espécies de forma constante, e ao mesmo tempo, expressando claras possibilidades de reversão.

As variações encontradas na convergência das aberturas, como por exemplo os colpos, que tendem ora de longicolpados para brevicolpados, ou de longicolpados para sincolpados, ou ainda, de longicolpados para parassincolpados, evidenciam transição de formas mais derivadas, com formas menos derivadas, resultando em expressiva variabilidade morfológica.

Há poucos caracteres disponíveis “confiáveis”, ou seja, aqueles que possam contribuir de forma efetiva para a diagnose do grupo em estudo, sendo compreensíveis os motivos pelo quais as revisões taxonômicas a respeito do gênero são conflitantes e incompletas.

O Subtipo Polínico *officinalis* é o que está na condição menos derivada filogeneticamente, enquanto que o Subtipo *multijuga* é o mais derivado. Em posição intermediária, encontram-se os Subtipos *bijuga* e *guyanensis* e *paupera*, representados por espécies que estão em processo de desenvolvimento dos seus caracteres polínicos, e quanto às afinidades destes três Subtipos com relação aos

demais, os Subtipos *bijuga* e *guyanensis*. estão palinologicamente mais próximos do Subtipo *officinalis*, enquanto o Subtipo *paupera* apresenta mais afinidades com o Subtipo *multijuga*.

A utilização da MEV foi indispensável por ostentar com grande nitidez, a variação existente na ornamentação da exina dos diferentes Subtipos Polínicos. Graças a essa importante ferramenta da Ciência, tornou-se possível identificar alterações morfológicas não tão evidentes, mas que produziram mudanças silenciosas, e, individualizaram alguns grupos.

#### 14. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alencar, J. da C. 1982. Estudos siviculturais de uma população natural de *Copaifera multijuga* Hayne - Leguminosae, na Amazônia Central. 2 - Produção de óleo-resina. *Acta Amazônica*, **12**(1): 75-89.
- Allen, O. N. & Allen, E. K. 1981. *The Leguminosae*. London, Macmillan, 812p.
- Baker, E. G. 1930. *The Leguminosae of Tropical Africa*, vol. 3. Unitas: Ostend.
- Banks, H. & Klitgaard, B.B. 2000. Palynological contribution to the systematics of detarioid legumes (Leguminosae: Caesalpinioideae). In: Herendeen, P.S. & Bruneau, A. (eds). *Advances in Legume Systematics* **9**:79-106. Royal Botanic gardens, Kew.
- Banks, H. 2003. Structure of Pollen Apertures in the Detarieae sensu stricto (Leguminosae: Caesalpinioideae), with Particular Reference to Underlying Structures (Zwischenkörper). *Annals of Botany* **92**: 425-435.
- Banks, H. & Gasson, P. 2003. In: Banks, H. Structure of Pollen Apertures in the Detarieae sensu stricto (Leguminosae: Caesalpinioideae), with Particular Reference to Underlying Structures (Zwischenkörper). *Annals of Botany* **92**: 425-435.
- Barata, F. C. A.; Carreira, L. M. M. & Silva, M. F. da. 2005. Leguminosas da Amazônia Brasileira – IX. O Pólen do gênero *Diptychandra* Tul. (Leg. Caes.). *Bol. Mus. Par. Emílio Goeldi, Série Ciências Naturais*, Belém – PA, **1**(2): 49-59.
- Barata, F. C. A. & Carreira, L. M. M. 2006. Notas sobre a morfologia polínica de *Dinizia excelsa* Ducke (Leg. Mim.). *Bol. Mus. Par. Emílio Goeldi, Série Ciências Naturais*, Belém – PA, **1**(2).
- Barros, M.M. 1963. Contribuição ao Estudo das Políades Polínicas em Leguminosae-Mimosoideae. *Atas Soc. Biol.*, **7**(1):1-6.

- Barth, O.M, & Bouzada, C.P. 1964. Catálogo Sistemático dos Pólens das Plantas Arbóreas do Brasil Meridional. VI – Leguminosae: Caesalpinioideae. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, **62**(fasc. Único): 169-192. Rio de Janeiro.
- Barth, O.M, & Barbosa, A. F. 1972. Catálogo Sistemático dos Polens das Plantas Arbóreas do Brasil Meridional. XV – Myrtaceae. *Mem. do Instituto Oswaldo Cruz*, **7**(4): 467-496.
- Barth, O.M, & Melhem, T.S. 1988. *Glossário ilustrado de palinologia*. Campinas: UNICAMP, 75p.
- Basile, A.C.; Sertie, J.A.; Freitas, P.C.D. & Zanini, A.C. 1988. Antiinflammatory activity of oleoresin from Brazilian *Copaifera*. *Journal of Ethnopharmacology* **22**: 101-109.
- Bennett, A. 1857. Proc. Linn. Soc. Bot., London, **1**: 149.
- Berg, M.E. van den. 1993. *Plantas Medicinais na Amazônia: contribuição ao seu conhecimento sistemático*. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi, 207p.
- Bentham, G. 1840. Contributions towards a flora of South América – enumeration of plants collected by Mr. Schomburgk in British Guiana. *Journal Bot.*, London, **2** p. 60.
- Bentham, G. 1865. Description of some new genera and species of tropical Leguminosae. *Transactions Linnean Society of London*, London, **15**: 297-320.
- Bentham, G. 1870. Leguminosae. Swartzieae et Caesalpinieae, In Martius, C. P. Von; Endlicher, S.; Urban, I. (eds.). *Flora Brasiliensis*. Monachii, Lipsiae, Frid. Fleischer in comm., **15**(2): 239-244.
- Blackmore, S. & Barnes, 1986. Harmomegathic mechanisms in pollen grains. In: Blackmore, S.; Ferguson, I. K., (eds.). *Pollen and Spores: form and function*. London: Academic press, 137-149.
- Boelle, C. A. 1949. In: Léonard, J. Notulae Systematic IV (Caesalpiniaeeae-Amherstieae africanae americanaeque), *Bulletin du Jardin Botanique del Etat Bruxelles*, Bruxelles, **19**(4): 383-407.

- Breteler, F. J. 2003. **In:** Banks, H. Structure of Pollen Apertures in the Detarieae sensu stricto (Leguminosae: Caesalpinioideae), with Particular Reference to Underlying Structures (Zwischenkörper). *Annals of Botany* **92**: 425-435.
- Bruneau, A.; Breteler, F. J.; Wieringa, J. J.; Gervais, G. Y. F.; Forest, F. 2000. Phylogenetic relationships in tribes Macrolobieae and Detarieae as inferred from chloroplast *trnL* intron sequences. **In:** Herendeen, P. S.; Bruneau, A. (eds.) *Advances in Legume Systematics* **9**:121-149. Royal botanic gardens, Kew.
- Bruneau, A.; Herendeen, P. S.; Klitgaard, B. B.; Lewis, G. P. 2001. Phylogenetic relationships in the Caesalpinioideae (Leguminosae) as inferred from chloroplast *trnL* intron sequences. *Systematic Botany* **26**: 487-514.
- Burkart, A. 1987. Flora Ilustrada de Entre Rios (Argentina). **In:** Biondo, E.; Miotto, S.T.S.; Schifino-Wittmann, M.T. 2005. Citogenética de espécies arbóreas da subfamília Caesalpinioideae – Leguminosae do sul do Brasil. *Ciência Florestal*, **15**(3): 241-248.
- Carreira, L.M.M. & Gurgel, E. S. C. 1995. Leguminosas da Amazônia Brasileira – V. O Pólen do gênero *Monopteryx* Spruce ex Benth. (Leg. Pap.). *Bol. Mus. Par. Emílio Goeldi*, Belém – PA, **11**(1): 99-108.
- Carreira, L.M.M. & Barata, F.C.A. 1996. Leguminosas da Amazônia Brasileira – VII. O Pólen do gênero *Hymenaea* L. (Leg. Caes.). *Bol. Mus. Par. Emílio Goeldi*, Belém – PA, **12**(2): 203-207.
- Carreira, L. M. M.; Silva, M. F. da; Lopes, J. R. C.; Nascimento, L. A. S. 1996a. Catálogo de Pólen das leguminosas da Amazônia Brasileira. Coleção Adolpho Ducke, *Museu Paraense Emílio Goeldi*, 137p. il.
- Carreira, L.M.M.; Castro, I.M.A. de; Lopes, J.R.C.; Contente, J. do S.B. & Barata, F.C.A. 1996b. Leguminosas da Amazônia Brasileira – VI. O Pólen dos gêneros *Chaetocalyx* DC., *Dussia* Krug. & Urb. e *Vataireopsis* Ducke (Leg. Pap.). *Bol. Mus. Par. Emílio Goeldi*, Belém – PA, **12**(1): 103-117.

- Carreira, L. M. M.; Kalume, M. A. de A.; Gurgel, E. S. C. 2002. Leguminosas da Amazônia Brasileira – O pólen do gênero *Andira* Lam. (Leg. Pap.). *Bol. Mus. Par. Emílio Goeldi*, Belém – PA, **18**(1): 61-78.
- Cascon, V.; Fernandez-Ferreira, E.; Soares, R.O.A. ; Gibaldi, D.; Gilbert, B.; Ribeiro dos Santos, R. 1998. Avaliação da composição química e da atividade tripanosomicida in vitro de óleos-resinas de *Copaifera* spp. *Resumos. XV Simpósio de Plantas Medicinais do Brasil*. Águas de Lindóia - SP, p.199.
- Cascon, V. & Gilbert, B. 2000. Characterization of the chemical composition of oleoresins of *Copaifera guianensis* Desf., *Copaifera duckei* Dwyer and *Copaifera multijuga* Hayne. *Phytochemistry*, **55**: 773-778.
- Corrêa, M.P. 1931. *Dicionário das plantas úteis do Brasil e das exóticas cultivadas*. Rio de Janeiro: Imprensa Nacional, **2**(110): 3-35.
- Cowan, R. S. & Polhill, R. M. 1981a. Detarieae. **In**: Polhill, R. M. & Raven, P. H. (eds.). *Advances in legume systematics*, part 1, Kew Royal Botanical Garden, 117-134.
- Cowan, R. S. & Polhill, R. M. 1981b. Amherstieae. **In**: Polhill, R. M. & Raven, P. H. (eds.). *Advances in legume systematics*, part 1, Kew Royal Botanical Garden, 135-142.
- Crane, P. R. 1986. Form and function in Wind dispersed pollen. **In**: Blackmore, S.; Ferguson, I., K. (eds.). *Pollen and Spores: form and function*. London: Academic Press, 179-202. Pollen
- Desfontaines, M. 1821. Observations sur le genre Coapifera. Description de deux nouvelles espèces. **In**: Martins-da-Silva, R.C.V. 2006. *Taxonomia das espécies de Copaifera L. (Leguminosae-Caesalpinioideae) ocorrentes na Amazônia Brasileira*. Tese (Doutorado em Botânica) – Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- Doyle, J. J., Doyle, J. L.; Ballenger, J. A.; Dickson, E. E.; Kajita, T.; Ohashi, H. 1997. A phylogeny of the chloroplast gene *rbcL* in the Leguminosae: taxonomic

- correlations and insights into the evolution of nodulation. *American Journal of Botany*. **84**: 541-554.
- Doyle, J. J., Chappill, J. A.; Bailey, C. D.; Kajita, T. 2000. Towards a comprehensive phylogeny of legumes: evidence from *rbcL* sequences and non-molecular data. **In**: Herendeen, P. & Bruneau, A. (eds.). *Advances in legume systematics*, Kew Royal Botanical Garden, **9**: 1-20.
- Ducke, A., 1915. Plantas novas ou pouco conhecidas da região amazônica (I). *Archivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro*, Rio de Janeiro, **1**, p. 22.
- Ducke, A., 1922. Plantas novas ou pouco conhecidas da região amazônica (II). *Archivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro*, Rio de Janeiro, **3**:89-90.
- Ducke, A. 1925. As Leguminosas do Estado do Pará. *Arch. Jard. Bot.* **4**:211-342.
- Ducke, A., 1930. As Leguminosas do Estado do Pará. *Archivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro*, Rio de Janeiro, **5** supl., p. 195.
- Ducke, A., 1932. Notes sur l'origine du copahu de la région amazonienne. *Tropical Woods*, Yale, **32**, p.28.
- Ducke, A. 1949. Notas sobre a flora neotropical II. As Leguminosas da Amazônia Brasileira. 2a. ed., *Boletim Técnico do Instituto Agrônomo do Norte*, **18**:8-9.
- Ducke, A. & Black, G.A. 1954. Notas sobre a fitogeografia da Amazônia. **29**:41.
- Ducke, A. 1958. Notas Adicionais às Leguminosas da Amazônia Brasileira. *Boletim Técnico do Instituto Agrônomo do Norte*, **36**: 50-51.
- Ducke, A. 1959. Estudos Botânicos no Ceará. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **31**(2): 290-294.
- Ducke, A., 1979. Estudos Botânicos no Ceará. *Ann. Acad. Brás. Ciênc.* Ed. Facsimila, **31**(2):211-308.
- Dwyer, D. 1951. The Central American, West Indian and South American species of *Copaifera* (Caesalpiniaceae). *Brittonia* **7**(3): 143-172.

- Dwyer, D. 1954. Further studies on new world species of *Copaifera*. *Bull. Torrey Bot. Club*, **81**(3): 179-187.
- Eden, M. J. 1974. Paleoclimatic influences and the development of savanna in southern Venezuela. *Journal of Biogeography*. **In**: Enrech, X. N.; Arroyo, M. T. K.; Langenheim, J. 1983. Sistemática del genero *Copaifera* L. (Leguminosae: Caesalpinioideae, Detarieae) em Venezuela. *Acta Botanica Venezuelia*, Caracas, **14**:239-290.
- El- Ghazaly, G. 2000. **In**: Banks, H. Structure of Pollen Apertures in the Detarieae sensu stricto (Leguminosae: Caesalpinioideae), with Particular Reference to Underlying Structures (Zwischenkörper). *Annals of Botany* **92**: 425-435.
- El- Ghazaly, G. & Jensen, W. A. 2003. **In**: Banks, H. Structure of Pollen Apertures in the Detarieae sensu stricto (Leguminosae: Caesalpinioideae), with Particular Reference to Underlying Structures (Zwischenkörper). *Annals of Botany* **92**: 425-435.
- Enrech, X. N.; Arroyo, M. T. K.; Langenheim, J. 1983. Sistemática del genero *Copaifera* L. (Leguminosae: Caesalpinioideae, Detarieae) em Venezuela. *Acta Botanica Venezuelia*, Caracas, **14**:239-290.
- Erdtman, G. 1952. *Pollen Morphology and Plant Taxonomy: Angiosperms*. Stockholm: Almquist & Wikseel, 588p.
- Erdtman, G. 1969. *Handbook of Palynology*. New York: Hafner, 486p.
- Faegri, K. & Deuse, P. 1960. Size variation in pollen grains with different treatment. *Pollen et Spores*, **2**: (2) 293-298.
- Faegri, K. & Iversen, J. 1964. *Textbook of Pollen Analysis*. 2<sup>a</sup>. ed. Copenhagen, Munksgaard, 228p.
- Fasbender, M.V. 1959. Pollen grain morphology and its taxonomic significance in the Amherstieae, Cynometreae and Sclerolobieae (Caesalpinaceae) with special reference to American genera. *Lloydia*, **22**:107-162.

- Ferguson, I. K. 1987. A preliminary survey of the pollen exine stratification in the Caesalpinieae. In: Banks, H. Structure of Pollen Apertures in the Detarieae sensu stricto (Leguminosae: Caesalpinioideae), with Particular Reference to Underlying Structures (Zwischenkörper). *Annals of Botany* **92**: 425-435.
- Fernandes, R.M. & Pereira, N.A. 1989. Copalic acid analgesic activity in mice. *Abstracts*. In: SIMPÓSIO BRASIL-CHINA DE QUÍMICA E FARMACOLOGIA DE PRODUTOS NATURAIS. Rio de Janeiro, Fundação Oswaldo Cruz, Ministério da Saúde, p. 248.
- Fernandes, R.M.; Pereira, N.A. & Paulo, L.G. 1992. Anti-inflammatory activity of copaiba balsam (*Copaifera cearensis* Huber). *Revista Brasileira de Farmácia* **73**(3): 53-56.
- Fonseca, E. T. 1927. Óleos vegetais brasileiros, 2<sup>a</sup>. Ed., Ministério da Agricultura: Rio de Janeiro, p. 152.
- Gilbert, B.; Mors, W.B.; Baker, P.M.; Tomassini, T.C.B.; Goulart, E.G.; Holanda, J.C.; Costa, J.A.R.; Lopes, J.N.G.; Santos, F.D.; Sarti, S.J.; Turco, A.M.; Vichnewski, W.; Lopes, J.L.C.; Thames, A.W.; Pellegrino, J. & Katz, N. 1972. A atividade antelmíntica de óleos essenciais e de seus componentes químicos. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **44**(Suppl.): 423-428.
- Graham, A. & Barker, G. 1981. Palynology and tribal classification in the Caesalpinioideae. In: Polhill, R. M. & Raven, P. H. (eds.). *Advances in legume biology. Monographs in Systematic Botany*, St. Louis: Missouri Botanical Garden, (29)77-103.,
- Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* **163**: 1.131-1.136.
- In: Enrech, X. N.; Arroyo, M. T. K.; Langenheim, J. 1983. Sistemática del genero *Copaifera* L. (Leguminosae: Caesalpinioideae, Detarieae) em Venezuela. *Acta Botanica Venezuelia*, Caracas, **14**:239-290.
- Harms, H. 1899. In: Engler, A. Leguminosae africanae. II. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*, **26**, p.265.
- Harms, H. 1903. In: Warburg, O. (ed.). Kunene-Sambesi Expedition, p.246.

- Harms, H. 1910. Über die Stammpflanze des Kamerun-Kopals und eine neue Copaifera-Art aus Spanisch-Guinea. *Notizblatt des Königl. Botanischen Gartens und Museums zu Berlin-Dahlem*, Berlin, (46), p.181-183.
- Harms, H. 1928. Leguminosae americanae novae VIII. *Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis*, **24**, p.210.
- Hayne, *Arzneig* 1825.
- Herendeen, P.S.; Bruneae, A. 2000. *Advances in Legume Systematics*, Part 9. Kew: Royal Botanical Gardens. p.45-64.
- Heslop-Harrison, J. 1976. The adaptative significance of the exine. **In**: Ferguson, I. K. & Muller, J. (eds.). *The Evolutionary Significance of the Exine*, London & New York Academic Press. 27-37.
- Heslop-Harrison, J. & Heslop-Harrison, Y. 1980. Cytochemistry and function of the Zwischenkörper in grass pollens. *Pollen et Spores* **23**: 5-10.
- Heslop-Harrison, J. & Heslop-Harrison, Y. 1981. The pollen-stigma interaction in the grasses. 2. Pollen-tube penetration and the stigma response in *Secale*. *Acta Botanica Neerlandica*, **30**: 289-307.
- Heslop-Harrison, Y.; Heslop-Harrison, J. S.; Heslop-Harrison, J. 1986. Germination of *Corylus avellana* L. (Hazel) pollen: hydration and the function of the oncus. *Acta Botanica Neerlandica*, **35**: 265-284.
- Heslop-Harrison, J. & Heslop-Harrison, Y. 1991. Structural and functional variation in pollen intines. **In**: Blackmore, S.; Barnes, S. H., (eds.). *Pollen and spores: patterns of diversification. Systematics Association Special Volume 44*. Oxford: Oxford Scientific Publishing, 331-343.
- Holmgren, P.K.; Holmgren, N. H. & Banett, L. G. 1990. *Index Herbariorum*. Part 1: The Herbaria of the World. 8 ed. New York Botanical Garden: New York. 693p.
- Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, IBGE. 1962 – 1996. Comércio Exterior do Brasil, Rio de Janeiro.
- Index Kewensis, 1893. Clarendon Press: Oxford, vol. 1.

- Jacquin, N. J. 1760. *Enumeratio Systematica Plantarum*. P.21.
- Judd, W.S.; Campbell, C.S.; Kellogg, E.A. *et al.* 1999. *Plant Systematics*, Massachusetts: Sinauer Associates. 464p.
- Kisser, J. 1935. *Bemerkungen zum einschluss in glicerin-gelatine*. [S.l.] Z. Wiss. Mikr.,. 51p.
- Langgaard, T.J.H. 1872. *Formulário do Farmacêutico*. Rio de Janeiro: Ed. Laemmert. 1220p.
- Langenheim, J. H. 1973. Leguminous resin-producing trees in África and South América. **In:** "Tropical Forest Ecosystems in Africa and South América: A Comparative Review". (B. J. Meggers, E. S. Ayensu y W. D. Duckworth, eds.). Smithsonian Press, Washington, D. C.
- Langenheim, J. 1968. Infrared spectrophotometric study of resins from Northeast Angola. **In:** Subsídios para a História, Arqueologia e Etnografia dos Povos da Lunda. Cia. De Diamantes de Angola (DIAMANG). *Serviços Culturais museu do Dundo-Luanda*. Angola, 151-152.
- Le Cointe, P. 1947. *Amazônia Brasileira III. Árvores e Plantas Úteis (indígenas e aclimatadas)*. 2ª ed. São Paulo: Nacional. 506p. il. (Brasiliana, 251)
- Léonard, J. 1949. Notulae Systematicae IV (Caesalpiniaceae-Amherstieae africanae americanaeque). *Bulletin du Jardin Botanique de L'Etat Bruxelles, Bruxelles*, **19**(4): 383-407.
- Léonard, J., 1957. Genera dès Cynometreae et dès Amherstieae africaines (Leguminosae-Caesalpinioideae). *Mémoires de l' Academie Royale de Belgique*, Classe de Sciences, **30**(2): 1-314.
- Lewis, G.P. 1987. *Legumes of Bahia*. Royal Botanic Gardens: Kew. p.209-214.
- Lewis, G.P. & Owen, P.E. 1989. *Legumes Of The Ilha de Maracá*. Royal Botanic Gardens: Kew. 95p.
- Lewis, G.P. & Polhill, R. M. 1998. A situação atual da sistemática de leguminosae neotropicais. **In:** Proceedings of the VI Congresso Latinoamericano de Botânica.

- Mar Del Plata, Argentina. Bacigalupo, N.; Fortunato, R. (eds.). *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, **68**:113-129.
- Linneu, C. 1762. *Species Plantarum*. Tome 1 (2<sup>a</sup>. ed.). Holmiae: Laurentii Salvii. P.557.
- Marcgrav, G. & Piso, G. 1648. *Historiae Rerum Naturalium Brasiliae*. In: Dwyer, D. 1951. The Central American, West Indian and South American species of *Copaifera* (Caesalpinioideae). *Brittonia* **7**(3): 143-172.
- Martins, E. 2003. A voz das selvas: Ponto de espera ou de cura? In: Folha do Amapá, Rede Amapá de Comunicação. Disponível em <http://www.folhadoamapa.com.br> . Acesso em 28 jun.2004.
- Martins-da-Silva, R.C.V. 2006. *Taxonomia das espécies de Copaifera L. (Leguminosae-Caesalpinioideae) ocorrentes na Amazônia Brasileira*. Tese (Doutorado em Botânica) – Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- Maruzzella, J.C. & Sicurella, N.A. 1960. Antibacterial activity of essential oil vapors. *Journal of the American Pharmaceutical Association*, **49**(11): 692-694.
- Melhem, T.S. & Salgado-Laboriau, M.L. 1963. Pollen grains of plants of the “Cerrado”. V-Leguminosae Caesalpinioideae. *Rev. Bras. Biol.*, **23**(4):369-387.
- Melhem, T.S. 1971. Pollen grains of Plants of the “Cerrado” – Leguminosae-Lotoideae: Tribo Phaseoleae. *Hoehnea*, **1**:119-151.
- Melhem, T.S. 1978. Palinologia – suas aplicações e perspectivas no Brasil. *Coleção Museu Paulista*, série Ensaio, **2**:235-368.
- Mourão, A.P.; Bezerra, G.B.; Batista Filho, S.M. & Maia, J.G.S. 1980. Estudo do óleo resina de copaíba (*Copaifera multijuga* Hayne) como fonte não convencional de energia, visando sua utilização em motores diesel. In: ANAIS DO 1º E 2º ENCONTROS DE PROFISSIONAIS DE QUÍMICA DA AMAZÔNIA. Belém, pp.103-112.

- Müller, I. 1947. *Die pollenanalytische nachweis der menschlichen besiedlung im federsee-und bodenseegebiet*. 35p.
- Muller, J. 1981. Fossil pollen records of extant angiosperms. *Botanical Review*. **47**: 1-142.
- Ohsaki, A.; Yan, L.T.; Shigeru, I.; Edatsugi, H.; Iwata, D.; Komoda, Y. 1994. The isolation and in vivo potent antitumor activity of clerodane diterpenoid from the oleoresin of the Brazilian medicinal plant, *Copaifera langsdorfii* Desfon. *Bioorganic & Medicinal Chemistry Letters*, **4**(24): 2889-2892.
- Osol, A.; Farrar, E. 1955. *The Dispensatory of the United States of America*. 25<sup>th</sup> Edition. J.B. Lippincott Company, Philadelphia, pp. 1646-1647.
- Opdyke, D.L. 1976. *Food Comest. Toxicol.*, **14**(Suppl.): 687.
- Paiva, L.A.F.; Rao, V.S.N.; Gramosa, N.V. & Silveira, E.R. 1998. Gastroprotective effect of *Copaifera langsdorfii* oleoresin on experimental gastric ulcer models in rats. *Journal of Ethnopharmacology*, **62**: 73-78.
- Pellegrino, J. 1967. Protection against human Schistosome cercariae. *Journal of Experimental Parasitology*, **21**: 12.
- Polhill, R.H. & Raven, P.H. 1981. *Advances in Legumes Systematics*, **1**:1-425.
- Polhill, R.H.; Raven, P. H.; Stirton, C. H. Evolution and Systematics of the Leguminosae. 1981. Polhill, R. M. & Raven, P. H. (eds.) *Advances in Legumes Systematic*. Kew: Royal Botanic Gardens, pt. 1, p. 1-26.
- Polhill, R.H. 1994. Classification of the Leguminosae. In: Bisby, F. A.; Buckingham, J.; Harborne, J. B. (eds.). *Phytochemical dictionary of the Leguminosae*. New York: Chapman and Hall.
- Poveda, L. J.; Zamora, N.; Sánchez-Vindas, P. E. 1989. Una nueva especie de *Copaifera* L. (Caesalpiniaceae: leguminosae) para Costa Rica. In: Martins-da-Silva, R.C.V. 2006. *Taxonomia das espécies de Copaifera L. (Leguminosae-Caesalpinioideae) ocorrentes na Amazônia Brasileira*. Tese (Doutorado em Botânica) – Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.

- Punt, W. ; Blackmore, S.; Nilsson, S. & Le Thomas, A. 1998. *Glossary of Pollen and spores terminology*. 2 ed. Utrecht: LPP Foundation. 71p.
- Record, S. J. & Hess, R. W. 1949 . *Timbers of the new world*. New York: Arno Press.
- Rowley, J. R. 1964. Formation of the pore of *Poa annua*. **In:** Linskens H. F., (eds.). *Pollen physiology and fertilisation*. Amsterdam: North-Holland Publishing Co., 59-69.
- Rowley, J. R. 1981. Pollen wall characters with emphasis upon applicability. – *Nord. J. Bot.* **1**(3): 357-380.
- Rowley, J. R. & Skavaria, J. J. 1976. Dynamic changes in pollen wall morphology. **In:** Ferguson, I. K. & Muller, J. (eds.). *The Evolutionary Significance of the Exine*, London & new York Academic Press. 39-66.
- Ruiz, R. B. 2003. *Plantas utiles de la Amazônia Peruana: características, usos y posibilidades*. Peru: Concytec. 261p.
- Salgado-Labouriau, M.L. 1966. Palinologia dos Cerrados. Instituto de Botânica, São Paulo. *An.da Acad. Brasileira de Ciências.* **38**:188-206. Suplemento.
- Salgado-Labouriau, M.L. 1973. *Contribuição à Palinologia dos Cerrados*. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências. 291p. il.
- Shanley, P.; Cymerys, M.; Galvão, J. 1998. *Frutíferas da Mata na Vida Amazônica*. Belém. 127p.
- Silva, M. F. da; Lisboa, P. L. B.; Lisboa, R. C. L. 1977. *Nomes vulgares das plantas da amazônicas*. Belém, INPA. 222 p.ilust.
- Silva, M. F. da; Carreira, L.M.M.; Tavares, A. S.; Ribeiro, I. C.; Jardim, M. A. G.; Lobo, M. G. A. & Oliveira, J. 1989. As Leguminosas da Amazônia Brasileira. Lista Prévia. *Acta bot. Brás.*,**2**(1): 193-237. Anais do 39° Congresso.
- Silva, M. F. da; Carreira, L.M.M. & Cortês, A. de L. de 1992. Leguminosas da Amazônia Brasileira – II. *Cedrelinga Ducke* (Leg. Mim.). *Bol. Mus. Par. Emílio Goeldi*, Série Botânica, Belém – PA, **8**(1): 143-155.

- Silva, M.F. da & Carreira, L.M.M. (1994a). Leguminosas da Amazônia Brasileira – III. *Jacqueshuberia* Ducke (Leg. Caes.). *Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi, Sér. Bot.* **10**(2).
- Silva, M.F. da & Carreira, L.M.M. (1994b). Leguminosas da Amazônia Brasileira – IV. *Heterostemon* Ducke (Leg. Caes.). *Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi, Sér. Bot.* **10**(2).
- Silva, M.F. da; Souza, L.A.G. & Carreira, L.M.M. 2004. *Nomes Populares das Leguminosas Brasileiras*. Editora da Universidade Federal do Amazonas.
- Silva, M. F. da; Carreira, L.M.M. & Souza, L. A. G. de 2005. Leguminosas da Amazônia Brasileira – X. *Martiodendron* Gleason (Leg. Caes.). *Bol. Mus. Par. Emílio Goeldi, Série Ciências Naturais, Belém – PA*, **1**(2).
- Simpson, B. 1971. Pleistocene Changes in the fauna and flora of South América. **In:** Enrech, X. N.; Arroyo, M. T. K.; Langenheim, J. 1983. Sistemática del genero *Copaifera* L. (Leguminosae: Caesalpinioideae, Detarieae) em Venezuela. *Acta Botanica Venezuelia, Caracas*, **14**:239-290.
- Simpson, B. & Haffer, J. 1978. Speciation patterns in the Amazonian Forest Biota. **In:** Enrech, X. N.; Arroyo, M. T. K.; Langenheim, J. 1983. Sistemática del genero *Copaifera* L. (Leguminosae: Caesalpinioideae, Detarieae) em Venezuela. *Acta Botanica Venezuelia, Caracas*, **14**:239-290.
- Siqueira, G. C. L.; Menezes, M.; Siqueira, S. L.; Silva, J. F. da; Alvarez Rivera, G. R.; Vicente, C. A. R.; Nieto, M. D. 1998. *Produtos potenciais da Amazônia*. Brasília: MMA/SUFRAMA/SEBRAE/GTA. 28p.
- Thanikaimoni, G. 1986. Pollen aperture: form and function. **In:** Blackmore, S. & Ferguson, I. K. (eds.). Pollen and Spores: form and function. *The Linnean Society of London Academic Press*. 119-136.
- Van Campo, M. 1971. Précisions nouvelles sur les structures comparées des pollens de Gymnospermes et d' Angiospermes. **In:** Walker, J. W. & Doyle, J. A. 1975. The bases of Angiosperm: Palynology. *Ann. Missouri Bot. Gard.* (62): 664-723.

- Veiga Jr., V. F.; & Pinto, A. C. 2002. O gênero *Copaifera* L., *Química Nova*, **25**: 273-286.
- Walker, J. 1974a. Primitively columellaless pollen: a new concept in the evolutionary morphology of angiosperms. *Amer. Jour. Bot.* **61**(5, supplement): 51.
- Walker, J. 1974b. Evolution of exine structure in the pollen of primitive angiosperms. *Amer. Jour. Bot.* **61**: 891-902.
- Walker, J. W. & Kemp, E. S. 1972. Preliminary studies of exine stratification in the the pollen of primitive angiosperm. *Brittonia*, **24**:129-130.
- Walker, J. W. & Doyle, J. A. 1975. The bases of Angiosperm Phylogeny: Palynology. In: The bases of Angiosperm Phylogeny. Davidse, G.; D'arcy, W. G. ; Dwyer, J. D.; Goldblatt, P. (eds.). *Ann. Missouri Bot. Gard.* **62**(3): 664-723.
- Walker, J. W. & Skvarla, J. J. 1975. Primitively Columellaless Pollen a New Concept on the Evolutionary Morphology of Angiosperms. *Science*, 187: 445-447.
- Watson, L. & Dallwitz, M. J. 2000. The genera of Leguminosae-Caesalpinioideae and Swartzieae: descriptions, identification, and information retrieval. In: English and French; French translation by E. Chenin. Disponível em <http://delta-intkey.com>. Acesso novembro de 2002.
- Wodehouse, R. P. 1935. *Pollen Grains*. Their structure, identification and significance in science and medicine. New York & London: McGraw-Hill. 574 p.
- Wood, H. C.; La Wall, C. H.; Youngken, H. W.; Osol, A.; Griffith, I.; Gershefeld, L. 1940.; *The dispensatory of the United States of America*. J. B. Lippincott Company: London, 22<sup>a</sup> ed., p. 369.

## GLOSSÁRIO

**Aletas** = pequenas expansões, observadas na região dos mesocolpos dos grãos de pólen em vista equatorial, semelhantes a alas.

**Amb** = abreviatura latina de âmbito, significa o contorno do pólen em vista polar.

**Apocolpo** = área que liga os ápices dos colpos ou colporos em grãos de pólen. Essa área é definida pelos limites polares dos mesocolpos.

**Colapso** = qualquer deformidade exibida pelos grãos de pólen, após processo metodológico.

**Contorno da base dos colpos** = diz-se da forma como a base dos colpos une-se as linhas do mesocolpo em vista polar. Se houver união, o contorno é regular, caso haja abertura, o contorno é dilatado.

**Diamond-shape** = pólen com um tipo característico de forma, que assemelha-se a um diamante ou losango, a qual é citada por certos autores para algumas leguminosas.

**Esporopolenina** = substância resistente a colapsos, que é um dos constituintes da camada externa dos grãos de pólen.

**LO/OL** = tipo de exame da superfície do pólen que utiliza diferentes índices de refração da luz a fim de verificar o tipo de ornamentação da exina.

**Longicolpados** = grãos de pólen, cujos colpos, em vista polar, projetam-se de forma longa, preservando extensa área do apocolpo.

**Mesocolpo** = área delimitada por dois colpos adjacentes.

**Microrreticulada** = tipo de superfície reticulada, na qual os lumens medem menos de 1µm de diâmetro, e a largura dos muros é igual ou mais estreita do que o diâmetro dos lumens.

**Muro** = são as malhas de um retículo que separam os lumens.

**Nexina** = parte interna, geralmente não escultural da exina.

**Ornamentada** = qualquer peculiaridade morfológica na superfície da exina sem distinção.

**Palinoteca** = coleção de lâminas permanentes de diversos tipos de grãos de pólen.

**Parassincolpado** = grãos de pólen, cujos colpos, em vista polar, projetam-se de forma mais longa que os longicolpados, ao ponto de preservarem pequena área do apocolpo.

**Pontes de exina** = estruturas constituídas de material péctico, situadas abaixo da intina. Acredita-se que desempenhem importantes funções ecológicas.

**Produto Acetilado** = mistura do anidrido acético e ácido sulfúrico, que promove a acetilação da esporopolenina.

**Punctada com papilas** = pontuações distribuídas por toda a superfície dos grãos de pólen, em meio a um fundo papiloso.

**Punctada com pontuações regulares** = pontuações dispostas de maneira uniforme por toda a superfície dos grãos de pólen.

**Punctada com rugosidade** = pontuações, que, quando distribuídas por toda a superfície do pólen, ostentam aspecto rugoso.

**Retículo** = ornamentação que consiste de muros que circundam lumens maiores que 1µm, sendo que a largura dos muros é igual ou mais estreita do que o diâmetro dos lumens; conjunto de malhas de uma ornamentação reticulada.

**Sexina** = camada mais externa, e escultural da exina. Essa camada pode apresentar os mais variados tipos de ornamentação.

**Simplesbaculado** = muros, cujos báculos acham-se arrumados em apenas uma fileira.

**Sincolpado** = colpos que projetam-se completamente até a região do apocolpo, em vista polar, levando a completa anastomose nos pólos. Nesses casos, não há área do apocolpo.

**“Stubs” ou Porta-amostra** = suporte metálico, no qual deposita-se o espécime a ser examinado no MEV.

**Tênue** = refere-se a modificações brandas da ornamentação da exina, as quais exibem discretos padrões de superfície. A exina não mostra esculturas marcantes e evidentes.

**Tricolpado derivado** = termo utilizado nos trabalhos referentes à Palinologia e Filogenia, o qual refere-se ao pólen tricolporado e as demais formas evolutivas que o sucedem.

**Zwischenkörper** = é a denominação dada por certos autores para as estruturas pécticas localizadas internamente na região das aberturas do pólen, que tem a função de estabilizar a membrana apertural.