

**MORFOLOGÍA DEL POLEN DE LA ALIANZA INGA  
(LEGUMINOSAE-CAESALPINIOIDEAE: CLADO  
MIMOSOIDE)**

**Pollen morphology of the *Inga* alliance (Leguminosae-  
Caesalpinioideae: Mimosoid clade)**

**Sirli LEYTHON<sup>1\*</sup> y Thirza RUIZ-ZAPATA<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Universidad Agraria del Ecuador, Facultad de Ciencias Agrarias, Av. 25 de Julio,  
Guayaquil 090104, Ecuador  
sleython@uagraria.edu.ec

<sup>2</sup> Universidad Central de Venezuela, Facultad de Agronomía, Instituto de Botánica Agrícola,  
Av. Universidad, vía El Limón, Maracay, Venezuela  
thirzar2409@yahoo.com

\*Autor para correspondencia: sleython@uagraria.edu.ec

**RESUMEN**

Se estudió la morfología del polen en 47 especies de los nueve géneros de la alianza *Inga*: *Archidendron*, *Calliandra*, *Cedrelinga*, *Cojoba*, *Inga*, *Macrosamanea*, *Marmaroxylon*, *Viguieranthus* y *Zygia*, familia Leguminosae, con la finalidad de establecer similitudes y diferencias para su utilización como criterio taxonómico. El polen fue analizado con microscopio de luz y microscopio electrónico de barrido. Las especies constituyeron cinco tipos polínicos. Se observaron políadas ovadas (ocho granos), circulares (16 granos) y elípticas (más de 16 granos), siendo las primeras exclusivas del género *Calliandra*. Los caracteres más importantes para distinguir géneros y especies pueden ser: tamaño de las políadas y ornamentación de la exina. El número de granos por políada es variable, siendo consistente en *Archidendron*, *Calliandra*, *Cedrelinga* y *Viguieranthus*.

**Palabras clave:** alianza *Inga*, Caesalpinioideae, Ingeae, polen, políadas

**ABSTRACT**

Pollen morphology was studied in 47 species of the nine genera of the *Inga* alliance: *Archidendron*, *Calliandra*, *Cedrelinga*, *Cojoba*, *Inga*, *Macrosamanea*,

*Marmaroxylon*, *Viguieranthus* and *Zygia*, Leguminosae family, in order to establish similarities and differences for their use as a taxonomic criterion. The pollen was analyzed using an Optical Microscope and a Scanning Electron Microscope. The species constituted five pollinic types. Ovate polyads (eight grains), circular (16 grains), and elliptic (more than 16 grains) were observed, being the first type exclusive of the *Calliandra* genus. The most important characters to distinguish genera and species can be: size of the polyads and ornamentation of the exine. The number of grains per polyada is variable, being consistent in *Archidendron*, *Calliandra*, *Cedrelinga* and *Viguieranthus*.

**Key words:** *Inga* alliance, Caesalpinioideae, Ingeae, pollen, polyads

## INTRODUCCIÓN

La alianza *Inga* es un grupo informal descrito por Barneby y Grimes (1996). Actualmente está circunscrito al clado Mimosoide de la subfamilia Caesalpinioideae DC., familia Leguminosae Juss. (LPWG 2017). La alianza *Inga* comprende nueve géneros: *Archidendron*, *Calliandra*, *Cedrelinga*, *Cojoba*, *Inga*, *Macrosamanea*, *Marmaroxylon*, *Viguieranthus* y *Zygia* (Souza *et al.* 2013; LPWG 2017; Ferm *et al.* 2019) y aproximadamente 600 especies a nivel mundial, con especial diversidad en el Neotrópico. Sólo dos géneros se hallan fuera del continente americano, un género en Asia y Australia (*Archidendron*) y otro en Madagascar y Asia (*Viguieranthus*). En la alianza *Inga* se han realizado estudios polínicos de especies y/o grupos de especies; sin embargo, no ha habido una evaluación polínica en forma global con intereses taxonómicos.

En angiospermas, el uso de la palinología a niveles taxonómicos involucra número, posición y estructura de la abertura de germinación, estructura y estratificación de la exina y en algunos casos el tamaño del grano y la ornamentación de la superficie de la exina. Con algunas excepciones, la morfología del polen es consistente con los niveles de avance y relaciones evolutivas postuladas en los sistemas de clasificación de Takhtajan y Cronquist (Walker & Doyle 1975).

Las características del polen del clado Mimosoide fueron descritas y usadas por primera vez por Rosanoff (1865). Desde entonces la utilidad de los caracteres palinológicos en estudios taxonómicos del clado ha sido bien reconocida y empleada para intentar establecer divisiones taxonómicas dentro del clado en conjunto (Sorsa 1969; Santos y Romão 2008; Souza *et al.* 2013; Leython & Ruiz-Zapata 2014).

Sin duda, la contribución más significativa para intentar proponer divisiones taxonómicas dentro del clado Mimosoide ha sido mediante los estudios del polen (Teppner 2007; Souza *et al.* 2013). Así, Hernández (1986) y Guinet & Hernández (1989) usaron las características palinológicas para la delimitación del nuevo género *Zapoteca* desde *Calliandra*. Prenner & Teppner (2005) describieron *Calliandra angustifolia* Spruce ex Benth.; Sorsa (1969) realizó un estudio de la morfología polínica en Mimosoide y clasificó los granos en cinco grupos. Adicionalmente, se realizaron descripciones de acuerdo con la forma y ornamentación de la exina.

Por su parte, Van Campo & Guinet (1961) estudiaron los diferentes tipos de polen presentes en el clado Mimosoide, asignando las especies con políadas calimadas en el Tipo I (género *Calliandra*), y a las especies con políadas acalimadas las separaron en un grupo independiente. A esta misma conclusión llegaron años más tarde Niezgodá *et al.* (1983), quienes realizaron un estudio de la ultraestructura del polen en todos los géneros de la tribu Ingeae y distinguieron dos tipos polínicos (Tipo I y Tipo II), diferenciados principalmente por la cohesión de las políadas y la organización de la exina.

Souza *et al.* (2013) realizaron un estudio filogenético para reconstruir las relaciones en la tribu Ingeae con énfasis en el género *Calliandra*. Señalaron que en la organización interna de la tribu Ingeae sólo dos de las cinco alianzas genéricas Neotropicales, alianza *Abarema* y *Pithecellobium*, son soportadas como monofiléticas, como fueron establecidas por Barneby & Grimes (1996). Posteriormente, Ignaci *et al.* (2016) señalaron que la alianza *Abarema* no es resuelta como monofilética. En su estudio, Souza *et al.* (2013) se apoyaron en la morfología polínica para establecer caracteres diagnósticos con respeto a *Afrocalliandra*, *Zapoteca*, *Viguiерanthus* y *Thailentadopsis*. Además, proponen

una nueva clasificación infragenérica para *Calliandra* con base en los resultados morfológicos y moleculares, incorporando tres nuevas secciones.

De acuerdo con Lewis *et al.* (2005), la alianza *Inga* es un grupo central de la tribu Ingeae; en tal sentido, el objetivo de la presente investigación fue estudiar con detalle los caracteres polínicos y ofrecer esta información como base para la comparación con otros géneros y/o alianzas.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Se empleó polen de 47 especies correspondientes a géneros de la alianza *Inga* (*Archidendron*, *Calliandra*, *Cedrelinga*, *Cojoba*, *Inga*, *Macrosamanea*, *Marmaroxylon*, *Viguieranthus* y *Zygia*), incluyendo una extensa muestra de *Calliandra* debido a que dicho género reúne características palinológicas que lo hace único en la alianza *Inga*. Se utilizaron botones florales preservados en FAA o secos recolectados de *exsiccata*, de acuerdo al caso. Para cada especie, siempre que fue posible, se tomaron muestras provenientes de poblaciones diferentes. Las muestras empleadas en el estudio fueron seleccionadas considerando la diversidad sistemática de la alianza y los géneros que la representan, y también, de acuerdo a la disponibilidad de material vegetal obtenido de recolectas y de colecciones de herbarios.

Se tomaron muestras de herbarios nacionales: Herbario Víctor Manuel Badillo (MY) y Herbario Nacional de Venezuela (VEN), y extranjeros: Herbario de la Universidad Nacional de Colombia (COL), Herbario de la Universidad de Antioquia (HUA), Herbario de la Universidade Estadual de Feira de Santana (HUEFS), Herbario del Jardín Botánico Nacional Dr. Rafael M. Moscoso (JBSD), Herbarium New York Botanical Garden (NY) y Herbarium Smithsonian Institution (US). El material recolectado para el presente estudio (Brasil, Colombia y Venezuela) sigue la numeración de la primera autora; los ejemplares fueron depositados en VEN, con duplicados en los herbarios MY, HUA, HUEFS y NY (Tabla 1).

El análisis del polen se realizó tanto con microscopía óptica (MO) como con microscopía electrónica de barrido (MEB). Para las observaciones

**Tabla 1.** Especies estudiadas de la alianza *Inga* y datos de colección.

Taxón	País	Voucher
I. sección <i>Androcallis</i>		
<i>Calliandra antioquiæ</i> Barneby	Colombia	<i>S. Leython et al.</i> 819 (HUA, VEN, MY), <i>E. Pérez-Arbeláez</i> 10286 (COL)
<i>C. coriacea</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Benth.	Colombia	<i>S. Leython et al.</i> 808 (HUA, VEN, MY), <i>E. Forero y L. Quiñonez</i> 9560 (COL)
	Venezuela	<i>A. Fernández</i> 7414 (VEN)
<i>C. cruegeri</i> Griseb.	Venezuela	<i>T. Ruiz</i> 2507 (MY), <i>A. Gröger</i> 669 (VEN)
<i>C. depauperata</i> Benth.	Brasil	<i>S. Leython</i> 870 (HUEFS, VEN, MY)
<i>C. falcata</i> Benth.	Venezuela	<i>S. Leython et al.</i> 843 (VEN, MY, NY); <i>R. Liesner y A. González</i> 6037 (VEN)
<i>C. glomerulata</i> H. Karst.	Venezuela	<i>S. Leython et al.</i> 667 (VEN, MY, NY)
<i>C. guildingii</i> Benth.	Venezuela	<i>S. Leython et al.</i> 801 (VEN, MY, NY)
	Colombia	<i>Bruce A. &amp; A. Cogollo</i> 3377 (COL)
<i>C. laxa</i> (Willd.) Benth.	Venezuela	<i>S. Leython et al.</i> 618 (VEN, MY, NY), <i>S. Leython et al.</i> 660 (VEN, MY, NY)
<i>C. magdalenæ</i> (Bertero ex DC.) Benth.	Venezuela	<i>S. Leython et al.</i> 644 (VEN, MY); <i>T. Ruiz y Equipo de Ecología</i> 2106 (MY)
<i>C. medellinensis</i> Britton & Rose ex Britton & Killip	Colombia	<i>S. Leython</i> 818 (HUA, VEN)
II. sección <i>Acistegia</i>		
<i>C. haematomma</i> (Bertero ex DC.) Urb. var. <i>correlli</i> Barneby	República Dominicana	<i>R. García y F. Jiménez</i> 3710 (JBSD), <i>J. González y T. McDowell</i> 593 (JBSD)
	Estados Unidos	<i>W. Percy</i> 7633 (NY)

**Tabla 1.** Continuación...

Taxón	País	Voucher
III. sección Acroscias		
<i>C. brevicaulis</i> Micheli var.	Estados Unidos	<i>T. Myndel</i> 3007 (US), <i>P. Jorgensen</i> 2630 (US)
<i>glabra</i> Chodat & Hassl.		
IV. sección Calliandra		
<i>C. asplenoides</i> (Nees) Renvoize	Brasil	<i>S. Leython et al.</i> 868 (HUEFS, VEN, MY)
<i>C. bahiana</i> Renvoize	Brasil	<i>S. Leython</i> 878 (HUEFS, VEN, MY)
<i>C. crassipes</i> Bernth.	Brasil	<i>S. Leython et al.</i> 865 (HUEFS, VEN, MY)
<i>C. hygrophila</i> Mackinder & G.P. Lewis	Brasil	<i>S. Leython</i> 853 (HUEFS, VEN, MY)
<i>C. longipinna</i> Benth.	Brasil	<i>S. leython et al.</i> 853 HUEFS (VEN, MY)
<i>C. nebulosa</i> Barneby	Brasil	<i>S. Leython et al.</i> 874 (HUEFS, VEN, MY)
<i>C. vaupesiana</i> R.S. Cowan var. <i>oligandra</i> Barneby	Venezuela	<i>O. Huber</i> 2648 (VEN), <i>O. Huber et al.</i> 3728 (VEN), <i>J. Wurdack &amp; L. Adderley</i> 43701 (NY, VEN)
<i>C. viscidula</i> Benth.	Brasil	<i>S. Leython et al.</i> 849 (HUEFS, VEN, MY), <i>S. Leython et al.</i> 856 (HUEFS, VEN, MY)
V. sección Microcallis		
<i>Archidendron aruense</i> (Warb.) de Wit.	New Guinea	<i>W. Takeuchi &amp; E. Saxon</i> 1306 (US), <i>V. Demoulin</i> 5910 (US)
<i>A. clypearia</i> (Jack) I.C. Nielsen	Sumatra	<i>R. Boeea</i> 1849 (US)
	Malaysia	<i>W. Brooke</i> 10264 (US)
<i>A. jiringa</i> (Jack) I.C. Nielsen	Indonesia	<i>W. Wilde &amp; B. de Wilde-Duyffes</i> 21222 (NY)
	Thailand	<i>D. Soejarto et al.</i> 5873 (NY)
<i>Calliandra leptopoda</i> Benth.	Brasil	<i>S. Leython et al.</i> 871 (HUEFS, VEN, MY)

**Tabla 1.** Continuación...

Taxón	País	Voucher
<i>Cedrelinga cateniformis</i> (Ducke) Ducke	Venezuela	<i>F. Cardona 425</i> (VEN)
<i>Cojoba arborea</i> (L.) Britton & Rose	México	<i>E. Matuda 1835</i> (US)
<i>I. laurina</i> (Sw.) Willd.	Venezuela	<i>R. Liesner &amp; A. González 5501</i> (VEN), <i>T. Lasser 4424</i> (VEN)
<i>I. vera</i> Willd.	Venezuela	<i>W. Díaz et al. 3608</i> (VEN), <i>G. Davidse et al. 18638</i> (VEN)
<i>Macrosamanea discolor</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Britton & Rose ex Britton & Killip var. <i>discolor</i>	Venezuela	<i>S. Leython et al. 960</i> (VEN, MY)
<i>Macrosamanea pubiramea</i> (Steud.) Barneby & J.W. Grimes var. <i>pubiramea</i>	Venezuela	<i>S. Leython et al. 950</i> (VEN), <i>J. Steyermark &amp; G. Bunting 102627</i> (VEN)
<i>Marmaroxylon ocumarensis</i> (Pittier) Barneby & J.W. Grimes	Venezuela	<i>S. Leython et al. 1011</i> (VEN, MY), <i>B. Stergios &amp; D. Velázquez 14780</i> (VEN), <i>W. Meier 2099</i> (VEN)
<i>Viguieranthus pervillei</i> (Drake) Villiers	Madagascar	<i>H. Humbert 5812</i> (US)
<i>Zygia cataractae</i> (Kunth) L. Rico	Venezuela	<i>A. Castillo 1551</i> (VEN), <i>E. Little, Jr. 17696</i> (VEN)
<i>Z. collina</i> (Sandwith) Barneby & J.W. Grimes	Venezuela	<i>J. Steyermark 57703</i> (VEN)
<i>Z. inaequalis</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Pittier	Venezuela	<i>A. Castillo 4402</i> (VEN)
<i>Z. unifoliolata</i> (Benth.) Pittier	Venezuela	<i>J. Rosales &amp; J. Valles 42</i> (VEN), <i>E. Medina 521</i> (VEN), <i>J. Wurdack y J. Monchino 41358</i> (VEN)

con MO el material polínico fue procesado mediante acetólisis (Erdtman 1969), considerando 2000 rpm para evitar disociación de las políadas; mientras que para las observaciones con MEB se utilizó el material directamente.

En cada lámina semipermanente fueron medidas un mínimo de 20 políadas. A cada políada se le midió tamaño, tamaño de los granos centrales, grano apical (agudo) y basal, de acuerdo al caso, espesor de la exina, descripción de la forma, tipo de polen y número de granos de polen por políada. Las observaciones y mediciones se realizaron bajo un microscopio estereoscópico marca Nikon Eclipse E-200 equipado con un ocular micrometrado y con cámara fotográfica, utilizando un aumento de 40x.

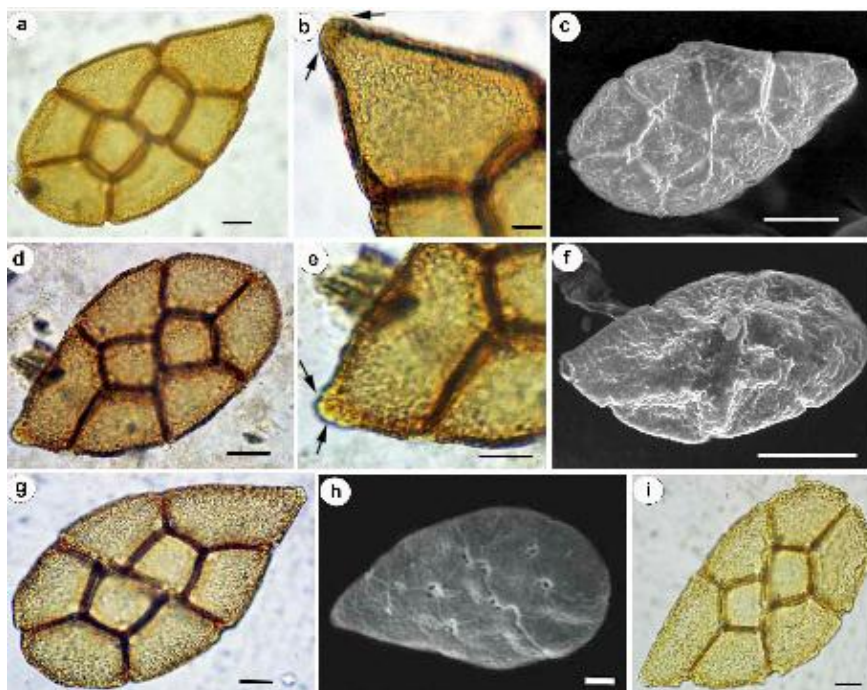
Con la información obtenida, tanto de las observaciones en MO como las realizadas con MEB, se elaboraron descripciones de las políadas. La caracterización del polen se hizo usando la terminología apropiada según Punt *et al.* (2007). Para definir la clase de tamaño de los granos de las políadas se empleó la clasificación propuesta por Walker & Doyle (1975), la cual establece granos diminutos ( $<10 \mu$ ), granos pequeños ( $10-24 \mu$ ), granos medianos ( $25-49 \mu$ ), granos grandes ( $50-99 \mu$ ), granos muy grandes ( $100-199 \mu$ ) y granos gigantes ( $\geq 200 \mu$ ).

## RESULTADOS

### **Descripción general de la morfología del polen en la alianza *Inga* y descripción morfológica de cada tipo polínico.**

Los géneros que constituyen la alianza *Inga* presentan diversidad de unidades de dispersión del polen (Fig. 1-9). Así, se encuentran desde políadas con 8 a 35 granos de polen; calimadas y acalimadas, ovadas, circulares o elipsoides, monoplanares o multiplanares. Políadas con ocho granos son características del género *Calliandra* (Fig. 1-4), políadas de 16 granos se encuentran en los géneros *Archidendron*, *Cedrelinga*, *Cojoba*, *Inga (pro parte)*, *Marmaroxylon*, *Viguieranthus* y *Zygia (pro parte)* (Fig. 5, 6), políadas de 24 granos en el género *Inga (pro parte)* (Fig. 7), políadas de 29-35 granos en los géneros *Inga (pro parte)* y *Macrosamanea* (Fig. 8) y políadas de 19-29 granos en el género *Zygia (pro parte)* (Fig. 9). Las principales características del polen de la alianza *Inga* se muestran en la Tabla 2. Se encontró que las políadas en la alianza midieron entre 64,8-269  $\mu\text{m}$  de largo y 24-163,2  $\mu\text{m}$  de ancho (Tabla 2), consideradas como políadas medianas a gigantes de acuerdo con lo señalado por Walker &





**Fig. 1.** Granos de polen de la alianza *Inga*, Tipo I. *Calliandra*, Sección Androcallis: **a-c.** *C. glomerulata*. **a.** políada (MO). **b.** grano apical, obsérvese detalle del poro (MO). **c.** políada (MEB). **d-f.** *C. cruegeri*. **d.** políada (MO). **e.** detalle del corto apéndice (MO). **f.** políada (MEB). **g.** *C. laxa*, políada (MO). **h.** *C. depauperata*, políada (MEB). **i.** *C. magdalенаe*, políada (MO). Escala = 10  $\mu\text{m}$  (e, k); 20  $\mu\text{m}$  (a, b, c, d, g, h, j, l); 50  $\mu\text{m}$  (f, i).

Doyle (1975). Tomando en cuenta el número de granos de polen fueron establecidos cinco tipos polínicos. Dentro de cada tipo polínico las especies estudiadas presentaron cierta uniformidad con relación a la forma de la políada, disposición de los granos de polen que conforman la políada, cantidad y tipo de apertura. En general, la forma responde al número de granos por políada; así, se observan: a) políadas ovadas, constituidas por ocho granos, como en el género *Calliandra* (Fig. 1-4); b) políadas circulares, conformadas por 16 granos presentes en *Archidendron*,

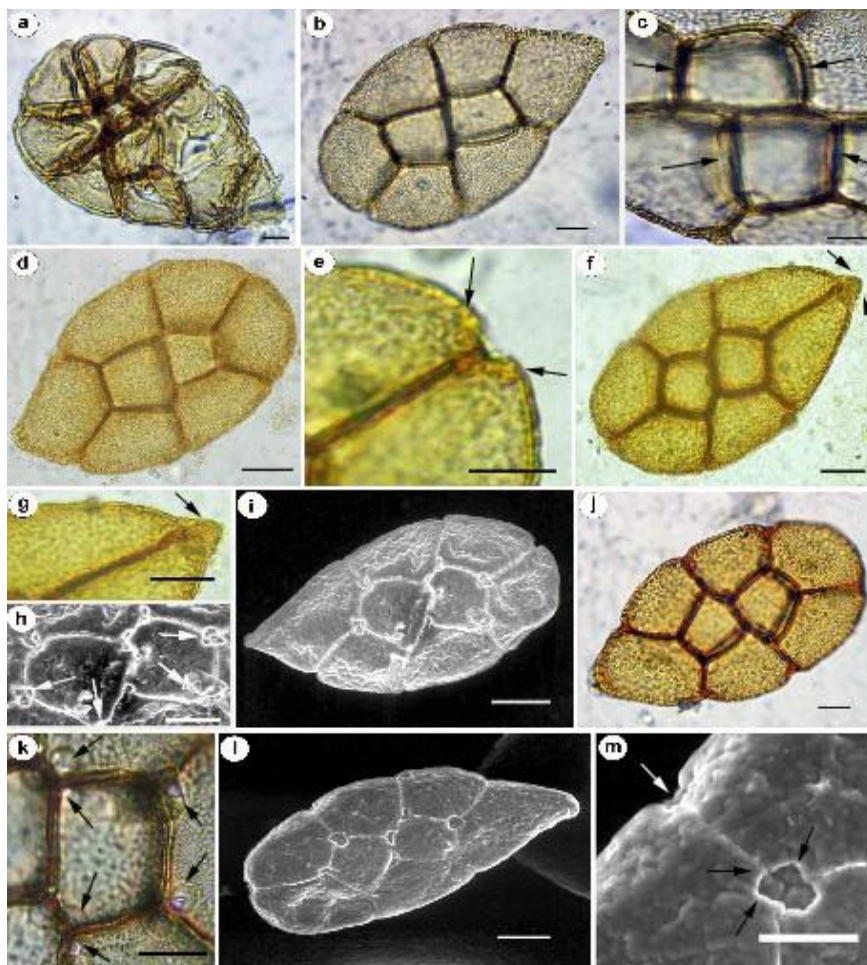
**Tabla 2.** Morfometría de políadas de especies de la alianza *Inga*. Medidas en  $\mu\text{m}$ .

Taxón	Políada		Grano apical (largo)	Apéndice (largo)	Exina (grosor)	Granos de polen/ políada	Tamaño del grano de polen	Forma de la políada	Patrón de ornamentación de la exina	Tipo polínico
	largo	ancho								
I. sección <i>Androcallis</i>										
<i>Calliandra antioquiæ</i>	175,2-192	108-112,8	62,4-76,8	X	2,4-2,4	8	mediano	ovada	rugulada	1
<i>C. coriacea</i>	148,8-184,8	57,8-93,6	57,6-76,8	9,3-14,2	2,4-2,8	8	mediano	ovada	rugulada	1
<i>C. cruegeri</i>	146,4-168	57,6-84	55,2-67,2	8,7-11,04	2,4-2,8	8	mediano	ovada	rugulada	1
<i>C. depauperata</i>	120-144,4	48,7-2,24	48-49,2	X	2,4-4,8	8	mediano	ovada	rugulada	1
<i>C. falcata</i>	175,2-220,8	127,2-149	76,8-88,8	X	2,4-3,6	8	mediano	ovada	rugulada	1
<i>C. glomerulata</i>	175,2-206	96-122,4	67,2-86,4	X	2,4-2,8	8	mediano	ovada	rugulada	1
<i>C. guildingii</i>	206,4-216	127,2-134,4	72-91,2	X	2,4-2,6	8	mediano	ovada	rugulada	1
<i>C. laxa</i>	182,4-208,8	120-134,4	64,8-76,8	X	2,4-2,8	8	mediano	ovada	rugulada	1
<i>C. magdalenæ</i>	192-204	96-115,2	72-84	X	2,4-4,8	8	mediano	ovada	rugulada	1
<i>C. medellinensis</i>	172,8	110,4	74	X	4,8	8	mediano	ovada	rugulada	1
II. sección <i>Acistegia</i>										
<i>C. haematomma</i> var. <i>correlli</i>	132,5-137,5	95-100	50-55	X		8	mediano	ovada	rugulada	1
III. sección <i>Acroscias</i>										
<i>C. brevicaulis</i> var. <i>glabra</i>	168-204	112,8-144	60-72	X	2,4-4,8	8	mediano	ovada	rugulada	1
IV. sección <i>Calliandra</i>										
<i>C. asplenoides</i>	187,2-206	88,6-102,3	78,4-96,4	27,5-33,2	3-5,1	8	mediano	ovada	rugulada	1
<i>C. bahiana</i>	185-210	115-140	77,5-102,5	17,7-32,5	3,8-5	8	mediano	ovada	rugulada	1
<i>C. crassipes</i>	180-192	110,4-132	38,4-55,2	28,8-48	2,4-4,8	8	mediano	ovada	rugulada	1
<i>C. hygrophila</i>	201,6-204	108-110,4	76,8-76,8	X	4,4-5,2	8	mediano	ovada	rugulada	1
<i>C. longipinna</i>	192-192	120-124,8	67,2-79,2	X	2,4-4,8	8	mediano	ovada	rugulada	1
<i>C. nebulosa</i>	168-196,8	120-144	36-52,8	36-48	2,8-4,8	8	mediano	ovada	rugulada	1
<i>C. vaupesiana</i> var. <i>oligandra</i>	175,2-204	100,8-120	60-81,6	X	3,6-5	8	mediano	ovada	rugulada	1
<i>C. viscidula</i>	248,5-269	127,6-136	89-112,5	30-42,2	3-5,2	8	mediano	ovada	rugulada	1

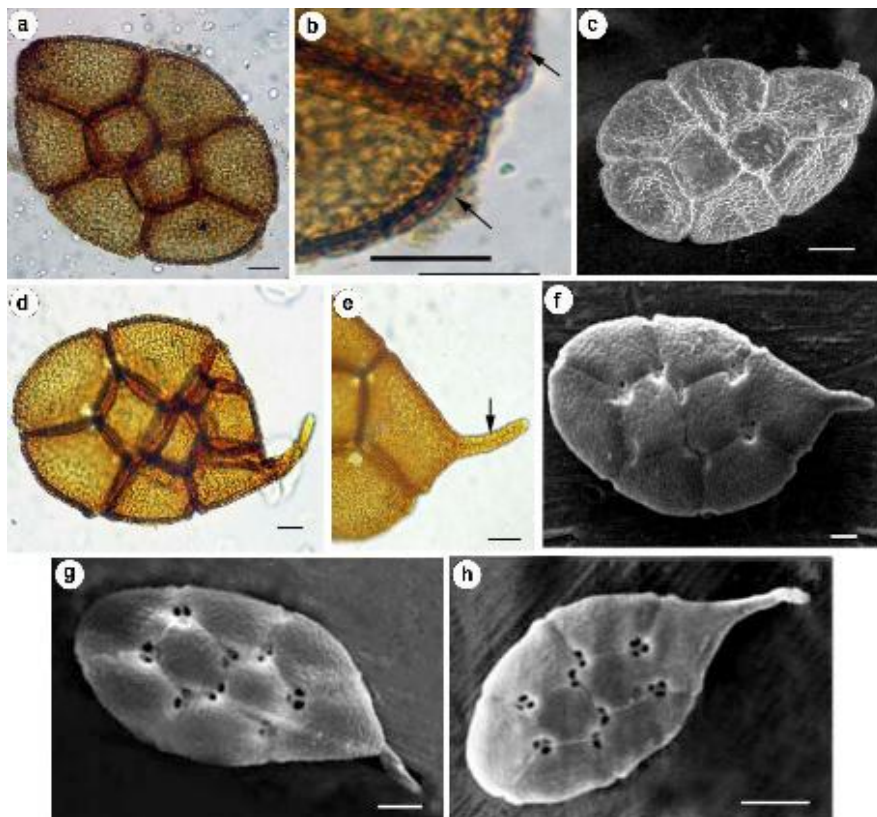
Tabla 2. Continuación...

Taxón	Polfada largo	Polfada ancho	Grano apical (largo)	Apéndice (largo)	Exina (grosor)	Granos de polen/ polfada	Tamaño del grano de polen	Forma de la polfada	Patrón de ornamentación de la exina	Tipo polínico
V. sección Microcallis										
<i>Archidendron aruense</i>	120-124,8	112,8-124,8	X	X	2,4-4,8	16	mediano	orbicular	ornada (centrales), psilada (periféricos)	2
<i>A. clypearia</i>	64,8-79,2	60-74,4	X	X	2,4-7,2	16	mediano	orbicular	ornada	2
<i>A. jiringa</i>	67,2-84	62,4-72	X	X	2,4-7,2	16	pequeño	orbicular	ornada	2
<i>Calliandra leptopoda</i>	120-124,8	64,8-64,8	48	X	2,4-4,8	8	mediano	ovada	rugulada	1
<i>Cedrelinga cateniformis</i>	21,3	20	X	X	-	16	diminuto	orbicular	ornada	2
<i>Cojoba arborea</i>	75	73,55	X	X	-	16	pequeño	orbicular	ornada	2
<i>Inga cardozana</i>	170-196,8	156-163,2	X	X	4,8-7,2	24	mediano	oblonga	rugulada	3
<i>I. edulis</i>	115-134,4	120-120	X	X	6-7	32	mediano	oblonga	rugulada	4
<i>I. laurina</i>	148,8-172,8	127,2-148,8	X	X	2,4-2,4	16	mediano	orbicular	rugulada	2
<i>I. vera</i>	146,4-185	116-144	X	X	1,8-2,8	16	mediano	orbicular	ornada	2
<i>Macrosamanea discolor</i> var. <i>discolor</i>	134,4-148,8	110,4-144	X	X	2,4-2,4	29-30	mediano	oblonga	psilada	4
<i>Macrosamanea pubiramea</i> var. <i>pubiramea</i>	120	111	X	X	-	35	mediano	oblonga	psilada	4
<i>Marmaroxylon</i> <i>ocumarensis</i>	86,4-103,2	24-96	X	X	2,4-4,8	16	mediano	orbicular	ornada	2
<i>Viguieranthus pervillei</i>	28-30	22-25	X	X		16	diminuto	orbicular	ornada	2
<i>Zygia cataractae</i>	67,2-93,6	64,8-74,4	X	X	2,4	19-20	pequeño	oblonga	ornada	5
<i>Z. collina</i>	79,2-83,2	72-73,2	X	X	2,4-3,3	16	pequeño	orbicular	ornada	2
<i>Z. inaequalis</i>	72-84	72-81,6	X	X	2,4-4,8	16	pequeño	orbicular	ornada	2
<i>Z. unifoliolata</i>	91,2-93,2	91,2-92,3	X	X	2,4	16-22	pequeño	orbicular u oblonga	psilada (centrales), rugulada (periféricos)	5

X: no está presente en la especie.

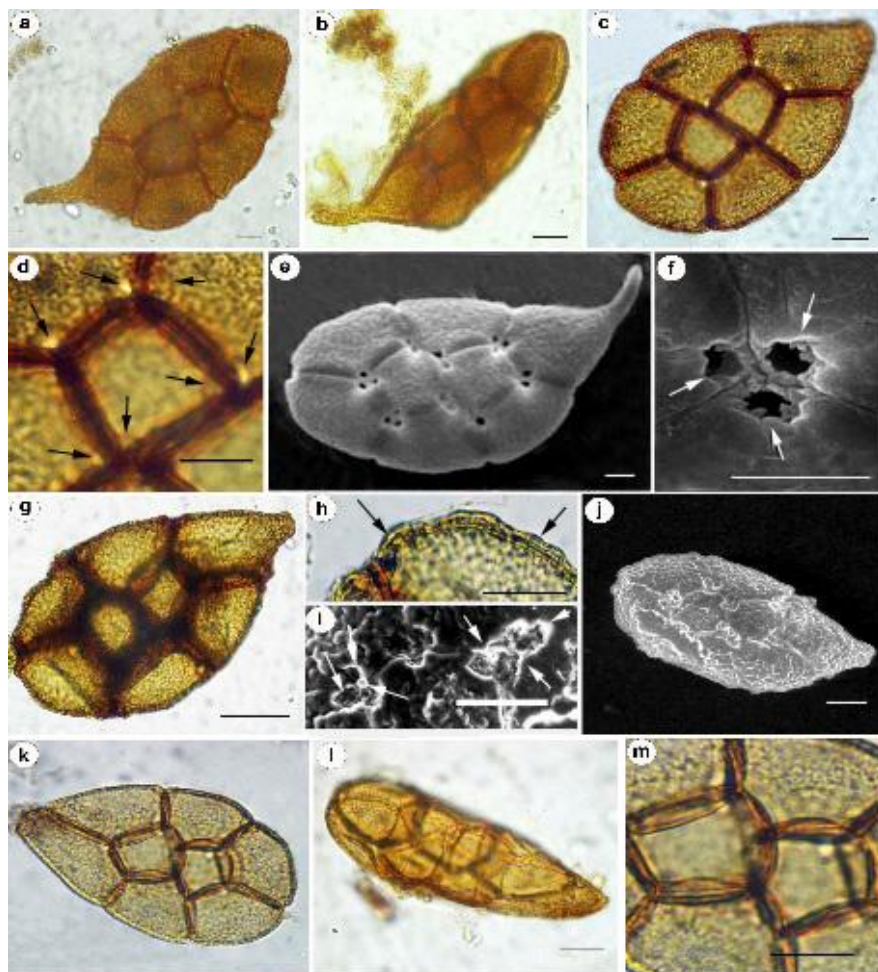


**Fig. 2.** Granos de polen de la alianza *Inga*, Tipo I. *Calliandra*. Sección Androcallis: **a.** *Calliandra medellinensis*, políada (MO). **b-c.** *C. guildingii*, b. políada (MO). **c.** granos centrales (MO). **d-e.** *C. falcata*. **d.** políada (MO). **e.** detalle de la exina en la zona distal (MO). **f-i.** *C. coriacea*. **f.** políada (MO). **g.** detalle del corto apéndice (MO). **h.** granos centrales, nótese los poros (MEB). **i.** políada (MEB). **j-k.** *C. antioquiae*. **j.** políada (MO). **k.** detalle de granos centrales, véase los poros (MO). Sección Acistegia: **l-m.** *C. haematomma*. **l.** políada (MEB). **m.** detalle de poros centrales y periféricos (MEB). Escalas = 10 μm (a, c, e, m); 20 μm (b, h, i, j, k, l); 25 μm (f); 30 μm (g); 40 μm (d).

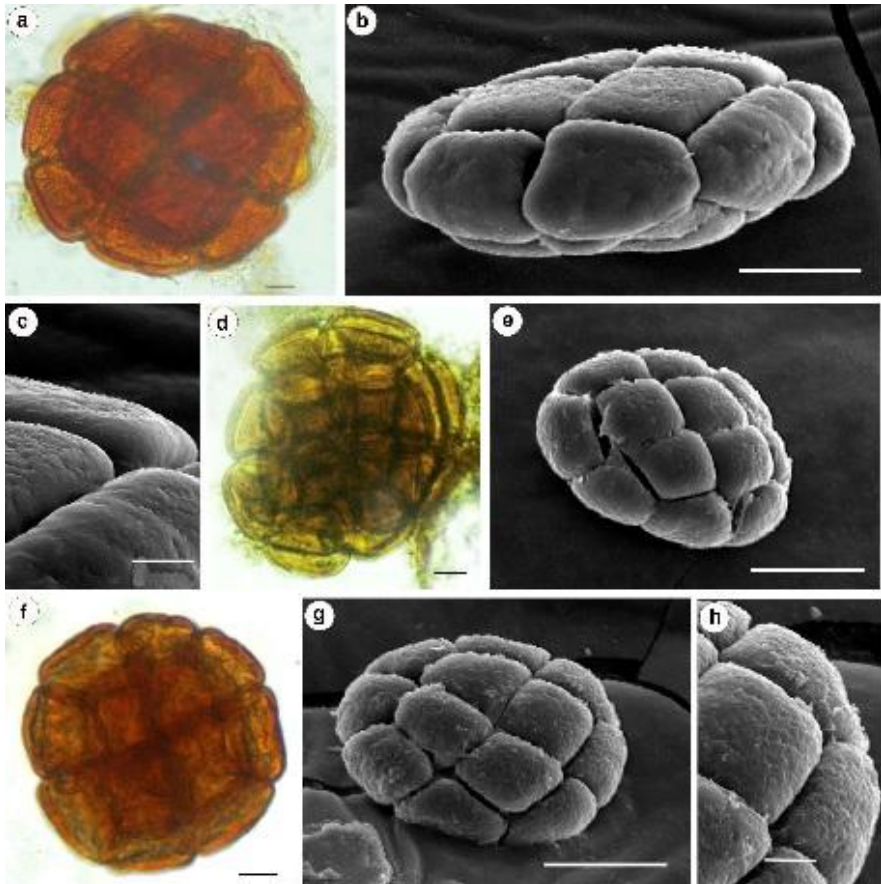


**Fig. 3.** Granos de polen de la alianza *Inga*, Tipo I. *Calliandra*. Sección Acroscias: **a-c.** *Calliandra brevicaulis*. **a.** políada (MO). **b.** detalle de la exina en zona distal (MO). **c.** políada (MEB). Sección Calliandra: **d-e.** *C. nebulosa*. **d.** políada (MO). **e.** detalle del grano apical con apéndice (MO). **f.** *C. bahiana*, políada (MEB). **g.** *C. asplenioides*, políada (MEB). **h.** *C. viscidula*, políada (MEB). Escalas = 15  $\mu\text{m}$  (f); 20  $\mu\text{m}$  (a, b, d, e, g); 30  $\mu\text{m}$  (c); 40  $\mu\text{m}$  (h).

*Cedrelinga*, *Cojoba*, *Inga*, *Marmaroxylon*, *Viguieranthus* y *Zygia* (Fig. 5, 6); y c) políadas ligera a marcadamente elípticas, con más de 16 granos de polen, observadas en los géneros *Inga*, *Macrosamanea* y *Zygia* (Fig. 7-9).

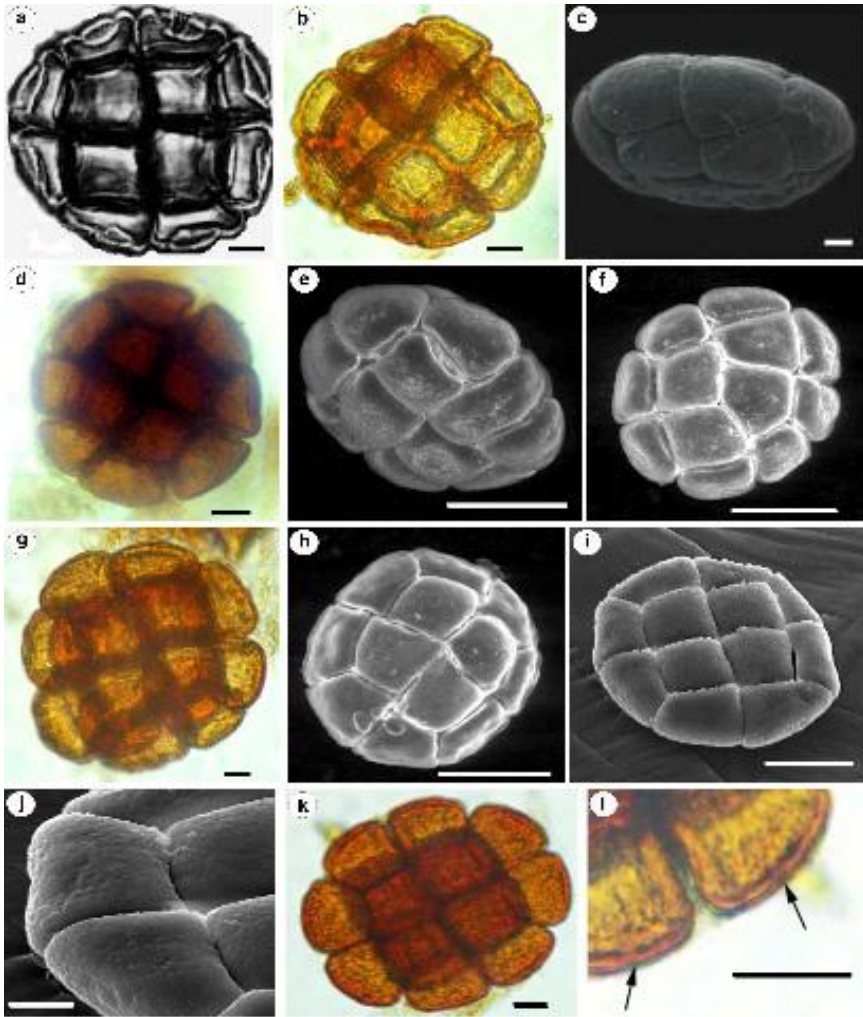


**Fig. 4.** Granos de polen de la alianza *Inga*, Tipo I. Sección Calliandra: **a-b.** *Calliandra crassipes*. **a.** políada (MO). **b.** vista lateral (MO). **c-d.** *C. longipinna*. **c.** políada (MO). **d.** granos centrales, nótese los poros (MO). **e-f.** *C. hygrofila*. **e.** políada (MEB). **f.** detalle de poros centrales (MEB). **g-i.** *C. vaupesiana*. **g.** políada (MO). **h.** detalle de la exina en zona distal (MO). **i.** detalle de los poros centrales (MEB). **j.** políada (MEB). Sección Microcallis: **k-m.** *C. leptopoda*. **k.** políada (MO). **l.** vista en sección lateral (MO). **m.** granos centrales (MO). Escala = 10  $\mu\text{m}$  (f); 20  $\mu\text{m}$  (a, b, c, d, l); 25  $\mu\text{m}$  (e); 30  $\mu\text{m}$  (g, h, i, j, k, m).



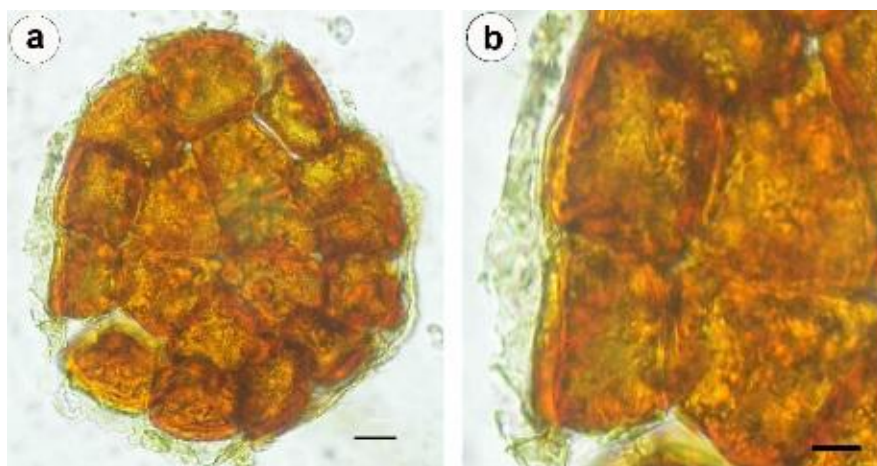
**Fig. 5.** Granos de polen de la alianza *Inga*, Tipo 2. **a-c.** *Archidendron aruense*. **a.** políada (MO). **b.** políada, vista lateral (MEB). **c.** detalle de granos centrales y periféricos. **d-e.** *A. clypearia*. **d.** políada (MO). **e.** políada (MEB). **f.** *A. jiringa*, políada (MO). **g-h.** *Cedrelinga cateniformis*. **g.** políada (MEB). **h.** detalle de granos centrales y periféricos (MEB). Escalas = 10  $\mu\text{m}$  (a, d, f, g, h); 30  $\mu\text{m}$  (b, c); 35  $\mu\text{m}$  (e).

En cuanto al tamaño de las políadas, los valores son diferentes, pudiendo organizar grupos, incluso por rangos.



**Fig. 6.** Granos de polen de la alianza *Inga*, Tipo 2. **a.** *Cojoba arborea*, políada (MO). **b-c.** *Inga vera*. **b.** políada (MO). **c.** políada, vista lateral (MEB). **d-f.** *Zygia collina*. **d.** políada (MO). **e.** políada, vista lateral (MEB). **f.** políada, vista frontal (MEB). **g-h.** *Marmaroxylon ocumarensis*. **g.** políada, vista frontal (MO). **h.** políada, vista frontal (MEB). **i-j.** *Viguieranthus pervillei*. **i.** políada, vista frontal (MEB). **j.** detalle de granos centrales y periféricos (MEB). **k-l.** *Zygia inaequalis*. **k.** políada, vista frontal (MO). **l.** detalle de la exina (MO). Escalas = 10  $\mu\text{m}$  (a, c); 20  $\mu\text{m}$  (b, d, g, j, k, l); 15  $\mu\text{m}$  (i); 30  $\mu\text{m}$  (c); 35  $\mu\text{m}$  (f); 50  $\mu\text{m}$  (h).

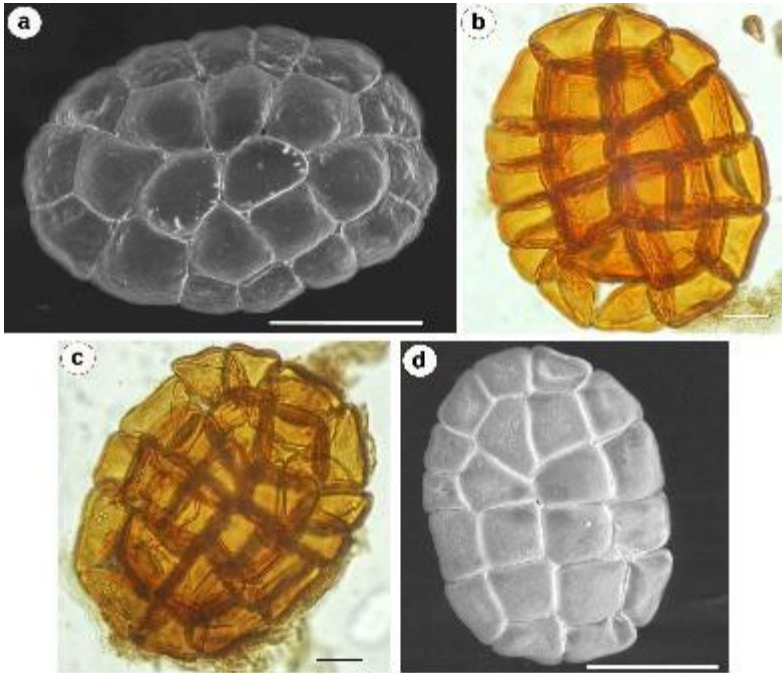




**Fig. 7.** Granos de polen de la alianza *Inga*, Tipo 3. **a-b.** *Inga cardozana*. **a.** políada, vista frontal (MO). **b.** detalle de la exina (MO). Escalas = 10  $\mu\text{m}$  (b); 20  $\mu\text{m}$  (a).

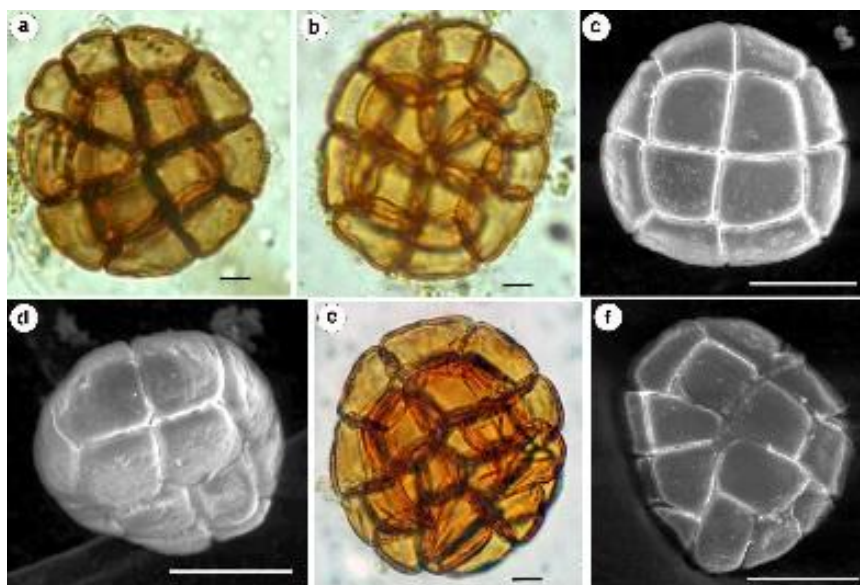
### Descripción morfológica de cada tipo polínico

**Tipo 1.** Está presente en el género *Calliandra*. Constituido por políadas de ocho granos de polen. Caracterizado por presentar políadas asimétricas, calimadas, ovadas, monoplanares. Estas presentan granos heteropolares, con dos granos centrales rectangulares, rodeados por seis granos periféricos heteromórficos. Los granos periféricos de las políadas son variadamente angulosos, irregularmente poliédricos hasta dos veces mayores que los centrales, de tal manera que forman una políada ovado-convexa (Fig. 1-4). Se encontró que las políadas en el estudio midieron 120-269  $\mu\text{m}$  de largo, 48,7-64,8  $\mu\text{m}$  de ancho (Tabla 2). El grano apical, que es uno de los seis granos periféricos de la políada, se diferencia de los otros por su forma, es variadamente convexo-piramidal y en algunas especies puede presentar un apéndice (Fig. 1d-e, 2c-g, 3d-h, 4a-b, 4e). Las políadas son aperturadas, cada grano con cuatro aperturas o poros con anulus de 4-7  $\mu\text{m}$  de diámetro, dispuestos en la unión de dos o tres granos adyacentes, con corona circular, situada en las áreas de contacto entre granos (Fig. 1a, 1c-d, 1f-i, 2h-i, 2k-m, 3d-h, 4c-f, 4i, 4k-m) y en los granos periféricos como en *C. falcata* (Fig. 2d-e), *C. glomerulata* (Fig. 1a, b),



**Fig. 8.** Granos de polen de la alianza *Inga*, Tipo 4. **a.** *Inga edulis*, políada, vista frontal (MEB). **b-d.** *Macrosamanea discolor* var. *discolor*. **b.** políada de 32 granos, vista frontal (MO). **c.** políada de 30 granos, vista frontal (MO). **d.** políada de 29 granos, vista frontal (MEB). Escalas = 10  $\mu\text{m}$  (c); 20  $\mu\text{m}$  (b-d); 50  $\mu\text{m}$  (a).

*C. haematomma* (Fig. 2 l-m), *C. guildingii* (Fig. 2b), *C. magdalenae* (Fig. 1l) y *C. vaupesiana* (Fig. 4i). Las políadas no apendiculadas frecuentemente presentan un poro en el ápice del grano apical; así fue observado en *C. glomerulata* (Fig. 1b), *C. magdalenae* (Fig. 1i), *C. guildingii* (Fig. 2b). La exina varía entre 2,4  $\mu\text{m}$  y 5,2  $\mu\text{m}$  de espesor (*C. viscidula* y *C. hygrophila*), integrada por la capa de sexina (tectum + capa columelar) y nexina (capa basal + endexina) respectivamente (Tabla 2). En algunas especies el incremento de la exina viene dado por el grosor de la capa columelar, también llamada infratectum, como ocurre en *C. depauperata*, *C. magdalenae*, *C. brevicaulis*, *C. nebulosa*, *C. bahiana*, *C. viscidula* (Tabla 2). Esta capa presenta diferentes niveles de diferenciación



**Fig. 9.** Granos de polen de la alianza *Inga*, Tipo 5. **a-c.** *Zygia cataractae*. **a.** políada de 19 granos, vista frontal (MO). **b.** políada de 20 granos, vista frontal (MO). **c.** políada de 16 granos, vista frontal (MEB). **d-f.** *Z. unifoliolata*. **d.** políada de 16 granos, vista lateral (MEB). **e.** políada de 21 granos, vista frontal (MO). **f.** políada de 21 granos, vista frontal (MEB). Escalas = 20  $\mu$ m.

desde claramente a indistintamente columelada. Normalmente la exina está ausente en el área que bordea las aperturas o poros anulados (Fig. 2h, m). El tectum, visto al MO se observa semitectado, plano (Fig. 1i) u ondulado (Fig. 1b, 4h) y la superficie de la exina analizada con MO y MEB reticulada o rugulada.

**Tipo 2.** Este tipo polínico está presente en *Archidendron*, *Cedrelinga*, *Cojoba* (*pro parte*), *Inga* (*pro parte*), *Marmaroxylon*, *Viguiernanthus* y *Zygia* (*pro parte*). Son políadas acalimadas de 16 granos de polen, heteropares, circulares u oblongas, formadas por dos capas, cada una con cuatro granos centrales, éstos rodeados por los restantes ocho granos de polen, constituyendo así una políada circular-convexa (Fig. 5-6).

Las políadas incluidas en este grupo miden 21,3-172,8  $\mu\text{m}$  de largo, 20-263,2  $\mu\text{m}$  de ancho (Tabla 2), es decir, desde medianas a muy grandes. Los granos centrales suelen presentar forma cuadrangular a tetragonal de dimensiones semejantes con relación a los granos periféricos. Los granos periféricos son comúnmente tetragonales, aunque pueden mostrarse piramidales e irregulares, con bordes redondeados. Las políadas son aperturadas; las aperturas o poros se ubican en el plano ecuatorial-distal, dispuestos en la unión de dos, tres o cuatro granos adyacentes, situados en las áreas de contacto entre granos. Los poros son circulares o ligeramente cuadrangulares de 3-8  $\mu\text{m}$  de diámetro. El grosor de la exina es de 1,8 -7,2  $\mu\text{m}$  (Tabla 2). La superficie de la exina vista con MO, se muestra psilada (Fig. 5a, d, f; 6a, b, d, g, k); sin embargo, al ser analizada con MEB se aprecia desde ligera a fuertemente ornadas (Fig. 5b, c, e, g, h; 6a, c, e, f, h, i), especialmente en los granos centrales, ya que los granos periféricos en algunas especies son completamente psilados (por ejemplo en *Archidendron aruense*. En *Inga vera* (Fig. 6b) y *Zygia inaequalis* (Fig. 6k, l) la sexina se aprecia más gruesa que la nexina, situación contraria a la que ocurre en *Archidendron clypearia* (Fig. 5e) y *Marmaroxylon ocumarensis* (Fig. 6g). En las restantes especies las capas de la exina son semejantes en espesor.

**Tipo 3.** Las políadas de este tipo están constituidas por 24 granos de polen y se observaron en *Inga cardozana* (Fig. 7). Son políadas acalimadas, oblongas a elípticas, de tamaño grande a muy grande, miden 170,4-196,8  $\mu\text{m}$  de largo, 156-163,2  $\mu\text{m}$  de ancho (Tabla 2). Los granos de polen organizados por lo general en doce centrales (seis de cada lado) y doce periféricos, son frecuentemente de forma tetragonal con bordes redondeados, semejantes en tamaño (Fig. 7). Las políadas son aperturadas, cada grano angulo-aperturado con cuatro poros de 6-8  $\mu\text{m}$  de diámetro. La exina es gruesa, de 4,8-7,2  $\mu\text{m}$  de espesor (Tabla 2), con superficie rugulada al ser observada con MO (Fig. 7a, b), principalmente en los granos centrales; sexina y nexina semejantes en espesor (Fig. 7a, b).

**Tipo 4.** Políadas elípticas, acalimadas, con 29-35 granos, generalmente organizadas 16-22 granos centrales (ocho u once en cada plano) bordeados

por una cresta elíptica compuesta por los demás granos, según el caso. Especies incluidas en este grupo: *Inga edulis*, *Macrosamanea discolor* var. *discolor* y *Macrosamanea pubiramea* var. *pubiramea* (Fig. 8). Este tipo polínico puede ser subdividido en dos subtipos: 4a. en el cual el número de granos de polen por políada puede ser variable a nivel específico, como ocurre en *M. discolor* var. *discolor* constituida por 29-32 granos (Fig. 8b-d), y 4b. políadas con 32-35 granos de polen, presentes en *I. edulis* (Fig. 8a) y *M. pubiramea* var. *pubiramea*. De acuerdo con los rangos establecidos por Walker & Doyle (1975) para tamaño de granos, las políadas de ambos subgrupos son extremadamente grandes (Tabla 2), miden 115,2-148  $\mu\text{m}$  de largo, 110-144  $\mu\text{m}$  de ancho. Granos centrales y periféricos cuadrangulares, algunos centrales piramidales, bilaterales, heteropolares. Las políadas son aperturadas, con cuatro poros en cada grano de polen de 3-4  $\mu\text{m}$  de diámetro, situados siempre en las paredes de contacto con otros granos de polen. La exina es de 2,4-7  $\mu\text{m}$  de grosor, generalmente la sexina es más gruesa que la nexina, con superficie psilada en los granos centrales y periféricos como se observa en *M. discolor* var. *discolor* (Fig. 8b-d) y en *M. pubiramea* var. *pubiramea*. Por su parte, *I. edulis* exhibe una superficie rugulada en granos centrales y periféricos, en estos últimos se observa fuertemente rugulada (Fig. 8a). En *M. discolor* var. *discolor* y en *M. pubiramea* var. *pubiramea* son visualizadas depresiones en la región distal de algunos granos de polen (Fig. 8d).

**Tipo 5.** Políadas con número de granos que puede ser variable o constante a nivel específico, desde 16 a 21 granos, acalimadas, circular-elípticas. A este tipo polínico pertenece las especies *Zygia cataractae* (16-20 granos por políada) y *Zygia unifoliolata* (16-21 granos por políada). Las políadas son heteropolares, formadas por dos capas, cada una con cinco-siete granos centrales, estos rodeados por los restantes granos de polen (Fig. 9). Las políadas incluidas en este grupo son grandes, miden 67,2-93,6  $\mu\text{m}$  de largo, 64,8-91,2  $\mu\text{m}$  de ancho (Tabla 2). Los granos centrales suelen presentar forma cuadrangular a tetragonal, de igual o mayor dimensión que los granos periféricos. Los granos periféricos de las políadas son generalmente tetragonales, algunas veces piramidales o rectangulares, con bordes redondeados. Las políadas son aperturadas; con 4-5 poros de 6-8  $\mu\text{m}$  de diámetro en los puntos de contacto con otros 2-3

granos de polen. La exina es de 2,4  $\mu\text{m}$  de grosor aproximadamente (Tabla 2), normalmente la sexina se observa ligeramente más gruesa que la nexina; superficie psilada en los granos centrales y rugulada en los periféricos, especialmente en la zona lateral, como se observa en *Z. unifoliolata* (Fig. 9f) o ligeramente rugulada tanto en granos centrales como periféricos, como ocurre en *Z. cataractae* (Fig. 9c).

### **Clave de identificación de géneros de la alianza *Inga*, basada en caracteres polínicos**

- 1a. Políadas constituidas por 8 granos de polen, asimétricas, calimadas, ovadas, monoplanares.....Tipo 1
- 1b. Políadas constituidas por 16 o más granos de polen, simétricas, acalimadas, circulares u oblongas, formadas por dos capas de granos (biplanares).....2
- 2a. Políadas circulares de 16 granos de polen, con dos capas de 4 granos centrales cada una, tamaño medianas a muy grandes.....Tipo 2
- 2b. Políadas oblongas a elípticas de 16 o más granos de polen, con dos capas de 5-22 granos centrales cada una, tamaño grande a extremadamente grandes.....3
- 3a. Políadas con número de granos constante a nivel específico. Los granos de polen centrales y periféricos semejantes en tamaño, de forma tetragonal.....Tipo 3
- 3b. Políadas con número de granos variable a nivel específico. Los granos de polen centrales y periféricos diferentes en tamaño, de forma cuadrangular, piramidal, rectangular o tetragonal.....4
- 4a. Políadas con 29-35 granos, elípticas, tamaño extremadamente grande 115,2-148  $\mu\text{m}$  largo, 110-114  $\mu\text{m}$  ancho. Exina 2,4-7  $\mu\text{m}$  grosor.....Tipo 4
- 4b. Políadas con 16-21 granos, circular-elípticas, tamaño grande 67,2-93,6  $\mu\text{m}$  largo, 64,8-91,2  $\mu\text{m}$  ancho. Exina 2,4  $\mu\text{m}$  grosor.....Tipo 5

## **DISCUSIÓN**

En general, las observaciones y descripciones realizadas en este estudio muestran la gran variabilidad que existe en la morfología polínica

de la alianza *Inga*, donde el género es el rango básico de diferenciación taxonómica, tal como ha mencionado Saéñz (1978), cuando se trata de la aplicación de la palinología a la sistemática y a la filogenia. Los resultados en la presente investigación sobre la variabilidad en la morfología polínica coinciden con lo señalado por autores como Van Campo & Guinet (1961), Guinet (1969; 1981), Niezgodá *et al.* (1983), Caccaravi & Dome (2000), Souza *et al.* (2013), LPWG (2017).

Uno de los caracteres que resalta es la presencia de diferentes tipos de unidades de dispersión de polen que, de acuerdo con Sorsa (1969), es la principal característica para la clasificación palinológica del clado mimosoide y a su vez de la alianza *Inga*.

Se ha propuesto que la evolución de la organización del polen en las especies del clado mimosoide, desde mónadas a tétradas en las tribus más primitivas, como ocurre en Mimoseae, hasta políadas en las tribus Acacieae e Ingeae, está asociada con mayor eficiencia en la transferencia de polen (Guinet & Ferguson 1989; Guinet & Hernández 1989). Por otra parte, Elias (1981), Uma & Ganeshaiyah (1990) y Schoen & Dubuc (1990) concuerdan con la suposición de que existe una relación directa entre el número de granos de polen por políada y el número de óvulos por ovario como resultado de un arreglo durante la evolución, de tal manera que una políada sea suficiente para completar la fertilización de los óvulos.

Con relación al número de granos de polen o células por políada, normalmente en las Ingeae se exponen en múltiplo de cuatro y mayores de cuatro, como indican Walker & Doyle (1975) y Guinet & Grimes (1997), salvo algunas excepciones como se discutirá posteriormente. En el presente estudio se establecen cinco tipos polínicos con base en el número de granos de polen por políada.

La mayoría de los géneros de la alianza *Inga* presentan políadas de 16 granos [*Archidendron*, *Cedrelinga*, *Cojoba* (*pro parte*), *Inga* (*pro parte*), *Marmaroxylon*, *Viguiерanthus* y *Zygia* (*pro parte*)], tal como fue registrado por Guinet & Grimes (1997) para miembros del complejo *Pithecellobium*; aunque existen algunos géneros como *Cojoba*, *Macrosamanea*, *Inga* y *Zygia* que pueden presentar variantes, es decir, especies con políadas de 16, 24 o 32 granos de polen. Sólo en el género *Calliandra* predominaron políadas consistentemente constituidas por ocho granos.

El género *Calliandra*, que presenta el Tipo polínico 1, destaca de los demás géneros de la alianza *Inga* por tener políadas de ocho granos, uniplanares, ovadas y calimadas, haciéndolos comparables entre sí, con rasgos exclusivos para este género dentro de la alianza *Inga* e incluso en el clado Mimosoide, confirmando lo señalado por Guinet (1965; 1981), Niezgodá *et al.* (1983), Guinet & Ferguson (1989), Guinet & Hernández (1989), Rico *et al.* (1999), Santos & Romão (2008), Buriel *et al.* (2010), Souza *et al.* (2013) y Leython y Ruiz-Zapata (2014). Sin embargo, Taisma (2007) indicó para *Calliandra glomerulata* y *C. riparia* Pittier políadas de siete granos. Asimismo, Sánchez-Dzib *et al.* (2009) señalaron para las especies *Calliandra houstoniana* (Mill.) Standl. y *C. tergemina* (L.) Benth., políadas de 10 granos, no obstante que, para estas últimas mostraron ilustraciones donde se observaban políadas de ocho granos.

Las políadas con 16 granos de polen, organizadas en ocho centrales (cuatro en cada plano) y ocho periféricos, son comúnmente referidas a las tribus Acacieae, género *Acacia* y a la tribu Ingeae (Caccavari 1970; Niezgodá *et al.* 1983; Silvestre-Capelato & Melhem 1997; Caccavari & Dome 2000; Du Bocage *et al.* 2008; Rico 2011), donde las mónadas que componen esas políadas además están caracterizadas por ser homogéneas en cuanto al número de aperturas; es decir, no existe diferencias con relación al número de poros presentes desde el centro a la periferia de las políadas. En el presente trabajo los géneros *Archidendron*, *Cedrelinga*, *Cojoba*, *Inga (pro parte)*, *Marmaroxylon*, *Viguieranthus* y *Zygia (pro parte)* fueron incluidos en el Tipo 2, con 16 granos de polen, a pesar de que algunos de estos géneros no están relacionados taxonómicamente.

Guinet & Grimes (1997) señalaron que en ciertos grupos de Ingeae las divisiones de las políadas con número de granos de polen mayores que 16 frecuentemente son irregulares, y el número de granos no es múltiplo de cuatro. En las figuras presentadas por Teppner & Stabentheiner (2006) y Teppner (2007) para *Inga feuillei* DC., se observan políadas de 29-32 granos; sin embargo, los autores solo hacen mención a políadas con 32 granos, por lo cual se asume que ese dato no era objeto de su estudio. Los resultados aquí encontrados para los Tipos polínicos 4 y 5, donde confluyen los géneros *Inga (pro parte)* con *Macrosamanea* y *Zygia (pro parte)* respectivamente, corroboran dicha información. En estos tipos polínicos el número de granos por políada puede ser constante o variable a nivel genérico



o específico, incluso puede ser variable a veces para una misma flor como se observó en *Macrosamanea discolor* var. *discolor*, que puede presentar 29-30 granos por políada, o en *Zygia cataractae* donde pueden observarse políadas con 16, 19 o 20 granos; en ambas especies las políadas pertenecen a una misma flor.

Estudios realizados por Guinet & Lugardon (1976) y Niezgodá *et al.* (1983) en Ingeae permitieron distinguir dos tipos básicos de polen; uno en el cual las políadas son calimadas, encontrado solo en *Calliandra*, y el otro en el cual las políadas son acalimadas, presente en los géneros restantes de la tribu. Esto es corroborado en el presente trabajo donde el género *Calliandra* presenta políadas calimadas ubicadas en el Tipo 1, mientras que en los demás géneros de la alianza *Inga* (*Archidendron*, *Cedrelinga*, *Cojoba*, *Inga*, *Macrosamanea*, *Marmaroxylon*, *Viguieranthus* y *Zygia*) las políadas son acalimadas y ubicadas en los Tipos 2, 3, 4 y 5.

Guinet (1981) y Guinet & Grimes (1997) definen heteromorfismo como las diferencias morfológicas observadas entre los granos centrales y periféricos de una misma políada concerniente a varios caracteres, tales como forma de los granos, tamaño de los granos, estructura y grosor de la exina y presencia/ausencia de colpos subsidiarios. En la alianza *Inga* el heteromorfismo de las políadas en relación con forma y tamaño de los granos es común, donde los granos periféricos suelen ser más pequeños y angulosos que los centrales. En el género *Calliandra* el heteromorfismo es fuertemente evidente, como lo señalaran Guinet & Hernández (1989), Hoc (1989), Rico *et al.* (1999) y Leython & Ruiz-Zapata (2014), manifestado en algunos casos por la presencia de un apéndice en el grano apical.

El tipo de ornamentación de la exina en la alianza *Inga* frecuentemente fue observada como rugulada al ser analizada con MO y MEB; sin embargo, en algunas especies y/o tipos polínicos se obtuvo mayor detalle cuando fueron analizadas con MEB. Guinet & Grimes (1997) señalaron un heteromorfismo disimétrico únicamente para las políadas de 16 granos de las Ingeae del Nuevo Mundo donde la ornamentación de los granos centrales es más pronunciada que en los granos periféricos. Sin embargo, en el presente estudio esta característica también fue encontrada en el género *Archidendron*, del Viejo Mundo, especialmente la especie *A. aruense*. Asimismo, las especies *Zygia cataractae* y *Z. unifoliolata* (cuando presentan 16 granos) difieren de lo

indicado por Guinet & Grimes (1997), pues la superficie de la exina de los granos centrales es lisa o psilada, mientras que la de los granos periféricos es rugulada. De igual manera, se pudo constatar que no es un carácter exclusivo para políadas de 16 granos, ya que en el presente trabajo la especie *Inga cardozana* (24 granos de polen) mostró un patrón semejante a las especies de *Zygia* mencionadas.

De acuerdo con los resultados obtenidos, las especies pertenecientes a la alianza *Inga* son heteromórficas o ampliamente diversas palinológicamente, evidenciándose en ellas todas las formas polínicas analizadas en dicho clado. En este sentido, los tipos polínicos establecidos facilitan el reconocimiento de las especies y/o géneros constituyentes de la alianza *Inga*. Las diferencias intergenéricas e interespecíficas importantes son: tamaño de las políadas, ornamentación de la exina con uso de microscopio óptico y de barrido, y espesor de la exina. El número de granos por políada es un carácter sumamente variable, siendo consistente para ciertos géneros de la alianza *Inga* como lo son *Archidendron*, *Calliandra*, *Cedrelinga* y *Viguiерanthus*. El género *Calliandra* reúne características palinológicas que lo hace único en la alianza *Inga*.

En este trabajo se evidencia la importancia sistemática de los caracteres polínicos presentes en la alianza *Inga* ya que permiten diferenciar sus géneros y también pueden ser útiles en la reconstrucción de la filogenia del grupo.

## AGRADECIMIENTOS

Las autoras desean expresar su gratitud a la Fundación Instituto Botánico de Venezuela por el financiamiento de esta investigación. A los curadores de los herbarios VEN, MY, COL, JBSD, HUA, NY y US. A los laboratorios de Microscopía Electrónica de Ingeniería Metalúrgica de la Universidad Central de Venezuela y a la Unidad de Microscopía Electrónica del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, por el uso del microscopio. A nuestros compañeros de campo, especialmente al Sr. Severo Romero.

**BIBLIOGRAFÍA**

- Barneby, R. & J. Grimes. 1996. Silk tree, Guanacaste, Monkey's earring: A generic system for the synandrous Mimosaceae of the Americas. Part I. *Abarema*, *Albizia* and allies. *Mem. New York Bot. Gard.* 74: 1-292.
- Buril, M.T., F.A. Dos Santos & M. Alves. 2010. Diversidade polínica das Mimosoideae (Leguminosae) ocorrentes em uma área de caatinga, Pernambuco, Brasil. *Acta Bot. Bras.* 24: 53-64. doi: 10.1590/S0102-33062010000100006.
- Caccavari, M.A. 1970. Granos de polen de Leguminosas de Argentina I. Subfam. Mimosoideae; tribu Acacieae. *Darwiniana* 16: 144-183.
- Caccavari, M.A. & E.A. Dome. 2000. An account of morphological and structural characterization of American Mimosoideae pollen. Part I: Tribe Acacieae. *Palynology* 24: 231-248. doi: 10.1080/01916122.2000.9989547.
- Du Bocage, A.L., M.A. Souza, S.T. Miotto & V. Gonçalves-Esteves. 2008. Palinotaxonomia de espécies de *Acacia* (Leguminosae – Mimosoideae) no semi-árido brasileiro. *Rodriguésia* 59: 587-596. doi: 10.1590/2175-7860200859312.
- Elias, T. 1981. Mimosoideae. In: Polhill, R.M. & P.H. Raven (eds.). *Advances in Legume Systematics* (part 1). pp. 143-152. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Erdtman, G. 1969. The acetolysis method. A revised description. *Sv. Bot. Tidskr.* 39: 561-564.
- Ferm, J., P. Korall, G. Lewis & B. Ståhl. 2019. Phylogeny of the Neotropical legume genera *Zygia* and *Marmaroxylon* and close relatives. *Taxon* 68(4): 661-672. DOI: <https://doi.org/10.1002/tax.12117>.
- Guinet, P.H. 1965. Étude des caractères du pollen dans le genre *Calliandra* (Mimosaceae). *Pollen Spores* 7: 157-173.
- Guinet, P.H. 1969. Les Mimosacées: Etude de palynologie fondamentale corrélations evolution. *Trav. Sect. Sci. et Techn. Inst. Français Pondichery* 9: 1-293.

- Guinet, P.H., & B. Lugardon. 1976. Diversité des structures de l'exine dans genre *Acacia* (Mimosaceae). *Pollen & Spores* 28: 483-511.
- Guinet, P.H. 1981. Mimosoideae: The characters of their pollen grains. In: Polhill, R.M. & P.H. Raven (eds.). *Advances in Legume Systematics* (part.2). pp. 835–855. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Guinet, P.H. & H. Hernández. 1989. Pollen characters in the genera *Zapoteca* and *Calliandra* (Leguminosae, Mimosoideae), their systematic and phylogenetic relevance. *Pollen & Spores* 31: 5-22.
- Guinet, P.H. & I. Ferguson. 1989. Structure, evolution and biology of pollen in the Leguminosae. In: Stirton, C. & J. Zarucchi (eds.). *Advances in Legume Biology*. pp. 29: 77–103. Monogr. Syst. Bot.
- Guinet, P.H. & J. Grimes. 1997. A summary of pollen characteristics of some New World members of the *Pithecellobium*-complex. *Mem. New York Bot. Gard.* 74: 151-161.
- Hernández, H. 1986. *Zapoteca*: a new genus of Neotropical Mimosoideae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 73: 755-763.
- Hoc, P. 1989. *Calliandra* (Leguminosae, Mimosoideae) en la Argentina. Estudio de Polen. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 26: 23-33.
- Iganci, J., M. Soares, E. Guerra & M. Morim. 2016. A preliminary molecular phylogeny of the *Abarema* alliance (Leguminosae) and implications for taxonomic rearrangement. *Int. J. Pl. Sci.* 177(1): 34–43. <https://doi.org/10.1086/684078>
- Lewis, G., B. Schride, B. Mackinder & M. Lock. 2005. Classification of the Leguminosae. In: Lewis, G., B. Schride, B. Mackinder y M. Lock. (eds.). *Legumes of the World*. Royal Botanic Gardens, Kew, England. Pp. 3-6.
- Leython, S. & T. Ruiz-Zapata. 2014. Morfología del polen del género *Calliandra* Benth. (Leguminosae-Mimosoideae) en Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 37: 43-57.
- LPWG. The Legume Phylogeny Working Group (LPWG). 2017. A new

- subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. *Taxon* 66: 44–77.
- Niezgoda, C., S. Feuer & L. Nevling. 1983. Pollen ultrastructure of the tribe *Ingeae* (Mimosoideae –Leguminosae). *Am. J. Bot.* 70: 650–667.
- Prenner, G. & H. Teppner. 2005. Anther development, pollen presentation and pollen adhesive of parenchymatous origin in *Calliandra angustifolia* (Leguminosae-Mimosoideae -Ingeae). *Phyton* 45: 267-286.
- Punt, W., S. Hoen, S. Blackmore, S. Nilsson & A. Le Thomas. 2007. Glossary of pollen and spore terminology. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 143: 1–81.
- Rico, M., M. Sousa & S. Fuentes. 1999. *Guinetia*: a new genus in the tribe *Ingeae* (Leguminosae: Mimosoideae) from Mexico. *Kew Bull.* 54: 493-521.
- Rico, M. 2011. Novedades sobre el pollen de *Acacia mayana*, especie poco conocida (Leguminosae: Mimosoideae: Acacieae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82: 275-280.
- Rosanoff, S. 1865. Zur Kenntniss des Baues und der Entwicklungsgeschichte des Pollens der Mimoseae. *Jahrb. Wiss. Bot.* 4: 441–450.
- Saénz, C. 1978. *Polen y esporas. Introducción a la Palinología y vocabulario palinológico*. H. Blume Ediciones. Madrid. 219 p.
- Sánchez-Dzib, Y., S. Sosa-Nájera & M. Lozano-García. 2009. Morfología polínica de la selva mediana subperennifolia en la cuenca del río Candelaria, Campeche. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 84: 83-104.
- Santos, F. & O. Romão. 2008. Pollen morphology of some species of *Calliandra* Benth. (Leguminosae- Mimosoideae) from Bahia, Brazil. *Grana* 47: 101–116.
- Schoen, D. & M. Dubuc. 1990. The evolution of inflorescence size and number a gamete packaging strategy in plants. *Amer. Naturalist* 135: 841-857.

- Silvestre-Capelato, M. & T. Melhem. 1997. Flora polínica da reserva do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga (São Paulo, Brasil) familia: Leguminosae. *Hoehnea* 24: 115-163.
- Sorsa, P. 1969. Pollen morphological studies on Mimosaceae. *Ann. Bot. Fenn.* 6, 1–34.
- Souza, E., G. Lewis, F. Forest, A. Schnadelbach, C. Van Den Berg & L. De Queiroz. 2013. Phylogeny of *Calliandra* (Leguminosae: Mimosoideae) based on nuclear and plastid molecular markers. *Taxon* 62: 1201–1220.
- Taisma, M. 2007. Morfometría de unidades de inflorescencia, flores y políades en especies de la tribu Ingeae (Mimosoideae). *Acta Bot. Venez.* 30: 227-247.
- Teppner, H. & E. Stabentheiner. 2006. *Inga feuillei* (Mimosaceae-Ingeae): Anther opening and polyad presentation. *Phyton* 46: 141-158.
- Teppner, H. 2007. Anther opening, polyad presentation, pollenkitt and pollen adhesive in four *Calliandra* species (Mimosaceae-Ingeae). *Phyton* 47: 291-320.
- Uma, R. & K. Ganeshaiah. 1990. Pollen grain deposition pattern and stigma strategies in regulating seed number per pod in multi-ovulated species. In: Reproductive ecology of tropical forest plants. pp. 165-177.
- Van Campo, M. & P.H. Guinet. 1961. Les pollen composés. L'exemple des Mimosacées. *Pollen & Spores* 8: 201–218.
- Walker, J. & J. Doyle. 1975. The bases of Angiosperm phylogeny: Palynology. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62: 664-723.