

Biologia da Polinização



André Rodrigo Rech
Kayna Agostini
Paulo Eugênio Oliveira
Isabel Cristina Machado
(Organizadores)

Biologia da Polinização

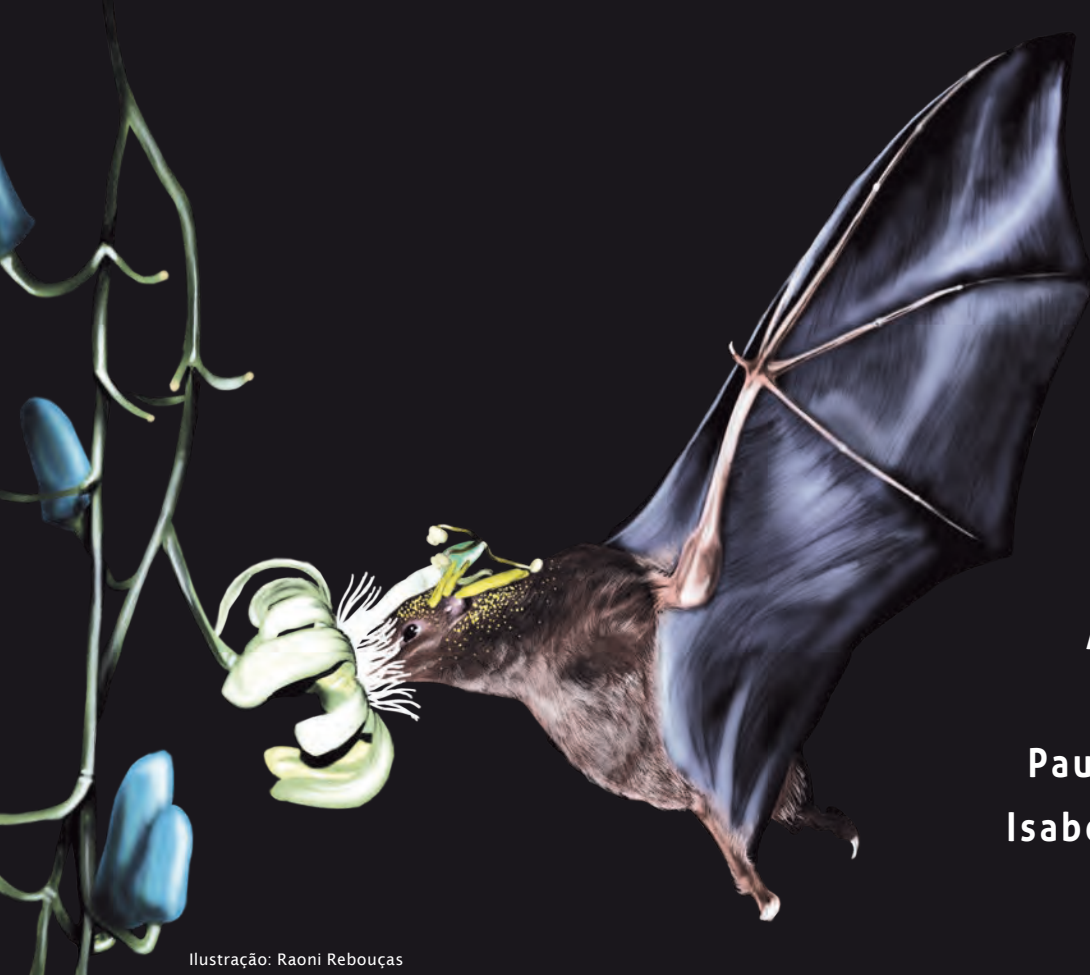


Ilustração: Raoni Rebouças

André Rodrigo Rech
Kayna Agostini
Paulo Eugênio Oliveira
Isabel Cristina Machado
(Organizadores)

Biologia da Polinização

1ª edição

Rio de Janeiro



2014

BIOLOGIA DA POLINIZAÇÃO
1ª edição
Copyright © 2014 dos Organizadores

A reprodução desta obra é livre e irrestrita, desde que citadas as fontes.

Fotos da Capa

Ivan e Marlies Sazima

Organizadores

André Rodrigo Rech
(andrerodrigorech@gmail.com)

Kayna Agostini
(kaynaagostini@gmail.com)

Paulo Eugênio Oliveira
(poliveiragm@gmail.com)

Isabel Cristina Machado
(icsmachado@yahoo.com)

Revisores

Ceres Belchior
Comitê Editorial do Ministério do Meio Ambiente
Comitê Editorial de Revisão (nominados ao final do livro)

Serviços Editoriais

Editora Projeto Cultural
(contato@editoraprojetocultural.com.br)

DADOS INTERNACIONAIS PARA CATALOGAÇÃO NA PUBLICAÇÃO (CIP)

B615 Biologia da polinização / organizadores:
André Rodrigo Rech ... [et al.] ;
revisora editorial Ceres Belchior. - Rio
de Janeiro : Projeto Cultural, 2014.
527 p. : il. color. ; 28 cm.

Inclui bibliografia.

ISBN 978-85-68126-01-1

1. Fertilização das plantas. 2. Plantas
- Reprodução. 3. Plantas - Evolução. 4.
Biodiversidade. 5. Biologia. 6. Ecologia.
I. Rech, André Rodrigo.

CDD 630.8

Ficha catalográfica elaborada pela bibliotecária Lioara Mandoju CRB-7 5331

Nota dos Organizadores

Os organizadores desta obra envidaram os seus melhores esforços para referenciar todas as fontes bibliográficas e virtuais consultadas, bem como creditar todas as fotografias e ilustrações utilizadas e, colocam-se a disposição para corrigir quaisquer eventualidades em uma próxima edição.

Seção de Abertura

Prefácio	9
Palavra dos organizadores	11
Mensagens laudatórias	13

Seção 1. Fundamentos

Capítulo 1. Biologia da polinização: uma síntese histórica	27
André Rodrigo Rech e Christian Westerkamp	
Capítulo 2. A Flor: aspectos morfofuncionais e evolutivos	45
Simone de Pádua Teixeira, Cristina Ribeiro Marinho e Juliana Villela Paulino	
Capítulo 3. Sistemas reprodutivos	71
Paulo Eugênio Oliveira e Pietro Kiyoshi Maruyama	
Capítulo 4. Reprodução assexuada	93
Ana Paula de Souza Caetano e Priscila Andressa Cortez	
Capítulo 5. Flores no tempo: a floração como uma fase da fenologia reprodutiva	113
Mauricio Fernández Otárola e Márcia Alexandra Rocca	

Seção 2. Recursos e Atrativos

Capítulo 6. Recursos florais	129
Kayna Agostini, Ariadna Valentina Lopes e Isabel Cristina Machado	
Capítulo 7. Atrativos	151
Isabela Galarda Varassin e Lâercio Peixoto do Amaral-Neto	

Seção 3. Polinizadores

Introdução. Síndromes de polinização: especialização e generalização	171
André Rodrigo Rech, Rubem Samuel de Avila Jr. e Clemens Schlindwein	
Capítulo 8. Polinização abiótica	183
André Rodrigo Rech, Pedro Joaquim Bergamo e Rodolfo Antônio de Figueiredo	
Capítulo 9. Polinização por abelhas	205
Mardiore Pinheiro, Maria Cristina Gaglianone, Carlos Eduardo Pereira Nunes, Maria Rosângela Sigrist e Isabel Alves dos Santos	
Capítulo 10. Polinização por lepidópteros	235
Reisla Oliveira, José Araújo Duarte Junior, André Rodrigo Rech e Rubem Samuel de Avila Jr.	
Capítulo 11. Polinização por besouros	259
Hipólito Ferreira Paulino-Neto	

Capítulo 12. Polinização por dípteros	277
Tarcila de Lima Nadia e Isabel Cristina Machado	
Capítulo 13. Polinização por vespas	291
Rodrigo Augusto Santinelo Pereira	
Capítulo 14. Polinização por vertebrados	311
Erich Fischer, Andréa Cardoso de Araujo e Fernando Gonçalves	
Capítulo 15. Polinização por engodo	327
Fábio Pinheiro	

Seção 4. Perspectivas

Introdução. Fronteiras do conhecimento em ecologia da polinização: novas ferramentas e perspectivas de abordagens integradoras	345
Rogério Gribel	
Capítulo 16. Seleção fenotípica mediada por polinizadores	349
Santiago Benitez-Vieyra, Marcela Moré e Felipe W. Amorim	
Capítulo 17. Interações planta-polinizador e a estruturação das comunidades	373
Leandro Freitas, Jeferson Vizentin-Bugoni, Marina Wolowski, Jana Magaly Tesserolli de Souza e Isabela Galarda Varassin	
Capítulo 18. Interações entre plantas e polinizadores sob uma perspectiva filogenética	399
André Rodrigo Rech, Aline Cristina Martins e Fernanda Barão Leite	
Capítulo 19. Ecologia cognitiva da polinização	417
Vinícius Brito, Francismeire Telles e Klaus Lunau	
Capítulo 20. Genética nos estudos com polinização	439
Jaqueline Zocca Canuto, Alessandro Alves-Pereira e Marina Corrêa Côrtes	
Capítulo 21. Economia e polinização: custos, ameaças e alternativas	461
Márcia Motta Maués	
Capítulo 22. Polinização e demografia de espécies vegetais	483
Silvana Buzato	
Capítulo 23. Conservação dos polinizadores	493
Isabel Alves dos Santos, Marcelo Aizen e Cláudia Inês da Silva	

Corpo editorial de revisão	527
---	------------



SEÇÃO DE
ABERTURA

A polinização é considerada um serviço ecossistêmico básico e que suporta os outros serviços ecossistêmicos disponibilizados pela natureza, como aumento da produção agrícola, do controle biológico e da erosão do solo, ciclagem de nutrientes, conservação da vida selvagem etc. Nos últimos anos, as alterações antrópicas, ou seja, os impactos causados pelo homem na sua utilização dos recursos naturais, levaram ao decréscimo de populações de alguns polinizadores fundamentais para a produção de alimento no mundo. Como consequência, um alerta geral sobre a importância do tema surgiu nos cenários científico e econômico. O valor da polinização na agricultura mundial foi estabelecido em aproximadamente 10% do valor econômico dos produtos agrícolas. O assunto passou a ser abordado em muitos setores e foram feitas projeções econômicas de acordo com as externalidades de mercado e as ambientais.

O valor da polinização biótica, entretanto, que compreende a polinização pelos animais (insetos como abelhas, mariposas, besouros, borboletas; pequenos vertebrados, destacando-se algumas aves e os morcegos), foi estabelecido para as poucas espécies que compõem a maior parte da alimentação humana comercializada. Mas a estimativa mais recente é de que a polinização por animais favorece cerca de 87,5% das espécies botânicas conhecidas (308.000 espécies aproximadamente), portanto o seu valor para a manutenção da biodiversidade é incalculável. Neste momento da vida do planeta, as interações entre plantas e polinizadores e o impacto na biodiversidade são de vital importância e focalizados, nesta década da biodiversidade, como prioridade.

No Brasil, os pesquisadores Marlies Sazima e Ivan Sazima estabeleceram um grupo de estudos de polinização de nossas plantas nativas, na Universidade Estadual de Campinas (Unicamp), na década de 1980. Foi um trabalho pioneiro, bem estruturado, de alta qualidade e que trouxe frutos importantes, entre eles a formação de uma geração bem preparada de biólogos da polinização, que continuam multiplicando este conhecimento. A atividade acadêmica da Dra. Marlies Sazima, que é alvo desta homenagem ao completar seus 70 anos, se reflete na produção científica e na formação de excelentes pesquisadores, que ocupam posições de destaque em universidades e centros de pesquisa de todo o país e no exterior.

Este livro, cuidadosamente preparado para esta ocasião, é o mais importante e atual sobre Biologia da Polinização publicado no Brasil, em português, e está entre os melhores da literatura internacional. Destaca-se a abordagem evolutiva, precisa e ao mesmo tempo simples. Os capítulos foram bem elaborados, utilizaram ampla literatura e nos trazem um panorama muito completo sobre o que é conhecido atualmente sobre a

polinização. A leitura é muito agradável e permeada de dados históricos para a construção dos conceitos. As figuras apresentadas são de muita qualidade e ilustram muito bem o texto. Será certamente um clássico da literatura científica brasileira.

Um livro com a síntese do conhecimento está entre as mais preciosas homenagens que alunos e colaboradores podem prestar a uma cientista. Ele reflete de maneira clara e objetiva a enorme contribuição acadêmica da Dra. Sazima, um exemplo a ser seguido. Sem dúvida, a sua utilização trará um grande avanço para o desenvolvimento da área no Brasil. Conheci Marlies e Ivan quando ainda éramos alunos do curso de Ciências Biológicas, no Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo (USP). Os estudos sobre polinização e os lindos *slides* apresentados por eles, além da precisão da informação, nos encantavam. Eu trabalhava com as abelhas e eles, com os sistemas de polinização. Comportamento animal era o nosso interesse comum. Mais tarde, a polinização e, mais diretamente, focalizar as abelhas como os polinizadores muito importantes para a biodiversidade brasileira fizeram parte da minha rotina de estudos e trabalho. Durante essa longa trajetória, foi sempre um prazer ler os trabalhos publicados, acompanhar a produção dos alunos e compreender a teia da construção do conhecimento, com flores, abelhas e outros animais.

Este livro terá um lugar de destaque na nossa biblioteca e no dia a dia de pesquisadora e professora. Fiquei muito sensibilizada com essa importante contribuição e com a possibilidade de externar aqui o meu respeito e a minha consideração por todos os autores e, especialmente, por Marlies Sazima.

Vera Lucia Imperatriz-Fonseca
(Universidade de São Paulo)

Palavra dos organizadores

O projeto que culminou com a redação desse livro nasceu da preocupação coletiva de dispormos de um material de relevância acadêmica na área de biologia da polinização acessível aos estudantes de todo o Brasil. Iniciamos os trabalhos com conversas isoladas entre estudantes na sala de uma república de Barão Geraldo, em Campinas. Após algumas discussões já era fato que integrávamos um projeto muito maior, sonhado muitas vezes por muitos dos autores. À medida que as ideias foram tomando corpo, muitas pessoas começaram a acreditar nessa proposta e, com o passar dos meses e muitos e-mails, logo tínhamos uma equipe de excelência e entusiasmada agregando a empolgação que nunca tivéramos imaginado. Com o apoio de todos ficou claro que estávamos em busca de uma obra que primasse pela qualidade técnica e que tivesse também coerência conceitual e síntese científica. Ao longo de três anos de trabalho intenso buscamos chegar o mais próximo possível do almejado.

Planejamos escrever um livro dividido em capítulos que constituísse ao mesmo tempo uma síntese do que já se sabe sobre os diversos tópicos no Brasil em consonância com as discussões internacionais dos temas. Primamos por uma abordagem na perspectiva ecológico-evolutiva em detrimento de estudos de caso específicos. Ao longo de 23 capítulos oferecemos uma abordagem introdutória sincronizada com a identificação de lacunas e caminhos para cobri-las.

Após muitas tentativas de organizar os capítulos de forma lógica e conectada resolvemos apresentar o livro em quatro seções. Na primeira são tratados a história, os aspectos morfoanatômicos das estruturas florais, os sistemas sexuais e reprodutivos e a fenologia. Na segunda seção são abordados os temas recursos e atrativos. A terceira parte consta de uma introdução específica das principais ideias sobre evolução de sistemas de polinização, e os capítulos seguintes se prestam a apresentar e discutir os grandes grupos de polinizadores conhecidos atualmente. A Seção 4 também inicia com uma introdução geral sobre o que consideramos novas abordagens em biologia da polinização, ao que se seguem os capítulos tratando especificamente de cada um desses campos de estudo na área.

Esperamos que este livro-texto possa ser um estímulo às pesquisas em biologia da polinização no Brasil. Entendemos que, apesar dos muitos esforços de cada autor e revisores, restará o que ser melhorado em versões futuras, no entanto entendemos também que a publicação desta obra não significa apenas um avanço teórico para leitores da língua portuguesa, mas concretiza igualmente a integração de um grande grupo de pesquisadores interessados no avanço do ensino e da pesquisa no Brasil. Por fim, fazemos deste livro uma singela homenagem

à carreira de ensino e pesquisa dos Professores Marlies e Ivan Sazima, mestres e referências, que fundaram o campo de pesquisas no Brasil e desde o início primaram pela qualidade e relevância de suas investigações. Mais do que isso, é na figura integradora e sempre disposta a acolher da Professora Marlies que esperamos orientar o futuro da biologia da polinização no Brasil.

André Rodrigo Rech

(Professor Adjunto na Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri)

Kayna Agostini

(Professora adjunta na Universidade Federal de São Carlos)

Paulo Eugênio Oliveira

(Professor associado na Universidade Federal de Uberlândia)

Isabel Cristina Sobreira Machado

(Professora titular na Universidade Federal do Pernambuco)

Mensagens laudatórias

Os professores Marlies e Ivan Sazima fundaram, no Brasil, a escola de Biologia da Polinização, razão pela qual lhes homenageamos com este livro na ocasião do aniversário de 70 anos da Professora Marlies. Embora o casal represente com propriedade a ciência brasileira de qualidade, seu reconhecimento vai muito além de nossas fronteiras. Nas páginas a seguir apresentamos os comentários de líderes mundiais no campo da Biologia da Polinização acerca do trabalho de Marlies e Ivan Sazima e sobre este livro que lhes é dedicado.



À esquerda, o casal Marlies e Ivan retornando de uma das excursões mensais ao campo em Picinguaba, litoral de São Paulo, e, à direita, com os sorrisos que eles deixam na memória de todos aqueles que com eles convivem. Fotos de Lorena Coutinho Neri da Fonseca.

STEFAN VOGEL, Divisão de Botânica Estrutural e Funcional, Universidade de Viena – Austria

(Tradução por Gleiton Matheus Bonfante)

Como um colega, que nutre já há quase trinta anos uma relação acadêmica e de amizade com Marlies e Ivan Sazima, é uma grande alegria e uma honra poder contribuir com uma pequena introdução para este coerente compêndio. O volume traz uma visão sintética e contemporânea dos aspectos atuais de nossa ciência, os quais também são de significativa relevância econômica. Vários colegas e um conjunto de não menos que cinquenta pesquisadores prepararam

(Versão original em alemão)

Als einem Kollegen, der Marlies und Ivan Sazima seit beinahe dreißig Jahren in wissenschaftlicher und freundschaftlicher Verbindung steht, ist es für mich eine Freude und Ehre, diesem ausgewogenen Kompendium das Geleit geben zu dürfen. Der Band gibt auf hohem Niveau einen zeitgemäßen Überblick über alle aktuellen Aspekte unserer Wissenschaft, die auch von erheblicher wirtschaftlicher Bedeutung sind. Kollegen und ein Ensemble von nicht weniger

esta obra como uma homenagem pela ocasião de sua aposentadoria depois de tantos anos devotados à Universidade Estadual de Campinas (Unicamp) – um empreendimento redacional impressionante. O livro é um atestado da estima por Marlies Sazima como professora e pesquisadora.

Há duas décadas realizando pesquisa de campo engajada na região Sudeste do Brasil, compreendendo a Serra do Cipó, a Serra do Japi e até o Pantanal, ela difundiu, tanto no Brasil como no exterior, mais de trinta publicações sobre o fenômeno da polinização.

Assim, ela conseguiu reconhecimento e admiração em todo o mundo graças à qualidade de suas análises e ao seu engajamento sem descanso na empresa científica. Devido a suas contribuições claras e objetivas, ela vigora como pioneira em seu campo e como fundadora de uma escola exemplar em seu país.

São dignas de destaque as muitas e complicadas expedições noturnas para o estudo e esclarecimento das flores polinizadas por morcegos, as quais, para sua execução, contaram com a colaboração de estudantes e de seu marido, o zoólogo Ivan Sazima. O mesmo sucesso obtido como pesquisadora pode ser visto no seu comprometimento com a família e com o ensino.

Ela também colaborou intensivamente com a produção do conhecimento acerca de plantas ornitófilas e da polinização por insetos no Sudeste do Brasil, levando em consideração aspectos da competição entre agentes polinizadores, compatibilidade e relações bióticas. Ela ajudou na coleção de conhecimentos que servem à classificação e à definição das peculiaridades ecológicas dos seres vivos e que em grande medida são relevantes também à taxonomia.

Marlies Sazima não vai cessar sua produção frutífera. De fato, o inventário científico da flora

als fünfzig Schülern haben Marlies Sazima dieses Werk als Hommage aus Anlass ihrer Emeritierung an der Universität von Campinas gewidmet - ein beeindruckendes redaktionelles Unternehmen. Allein dies zeugt von der Wertschätzung von Marlis Sazima als Professorin und Forscherin. Sie hat seit zwei Jahrzehnten, von Jugend auf spontan engagiert, im engeren und weiteren Umkreis des südlichen Brasiliens, ausgedehnt auf die Serra do Cipó, Serra do Japi, und das Pantanal, Feldforschung betrieben und mehr als dreißig, im In- und Ausland erschienenen Publikationen zum Bestäubungsgeschehen herausgegeben. Dadurch hat sie Anerkennung und Verehrung in aller Welt dank der Qualität ihrer Analysen und ihres rastlosen Engagements in unserer Wissenschaft verdient. Sie kann mit ihren klaren und objektiven Beiträgen als Pionierin in diesem Feld und als Begründerin einer vorbildlichen Schule in ihrem Land gelten. Allein die vielen, nicht unproblematischen nächtlichen Expeditionen zur Aufklärung der Fledermausblumen, die sie zum Teil unter Mitwirkung ihres Mannes, des Zoologen Ivan Sazima, und einigen Studenten durchgeführt hat, sind hervorzuheben, und das bei aller Beanspruchung durch Familie und Lehre.

Sie trug auch intensiv zur Kenntnis ornithophiler Pflanzen und Insektenbestäubung in Süd-Brasilien bei; mit Berücksichtigung von Aspekten der Bestäuber Konkurrenz, Kompatibilität, biocönotische Beziehungen u.a. Sie half, Erkenntnisse zu erzielen, die auch zur klaren Bestimmung und Definition der ökologischen Eigenschaften der Lebewesen dienen, die in steigendem Maße in die Diagnosen der Taxonomie Eingang finden.

Marlis Sazima wird nicht aufhören, ihr fruchtbares Wirken fortzusetzen. Unerschöpflich bleibt ja der

brasileira continua inesgotável. O livro em mãos alcança seu objetivo de levantar informações relevantes para a área e incita o entusiasmo e a criatividade no amplo campo da biologia da polinização.

wissenschaftliche Fundus der brasilianischen Flora. Der Leitfaden möge sein Ziel erreichen, Information zu liefern und zur Begeisterung und Kreativität im weiten Feld der Blütenbiologie anzuregen.

JOÃO SEMIR, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas – Brasil

Sou colega e amigo de Marlies e Ivan Sazima desde os idos tempos de mestrado. Como ela fui estagiário e depois orientado do Professor Ailton Joly trabalhando com algas. Passamos muitos momentos de ótima convivência coletando nossos materiais em Ubatuba e escrevendo nossos mestrados. Depois o Dr. Joly convidou-nos para contribuir com a fundação do então Departamento de Botânica da Unicamp que naquele tempo estava sendo estruturada. Então viemos eu, Marlies e Ivan ser professores do Instituto de Biologia da Unicamp. Aqui na Unicamp contribuímos para a formar e ensinar taxonomia, ecologia e polinização no Brasil. Marlies foi uma excelente companheira

de preparação de aulas e ensino. Aprendemos muito juntos enquanto nos organizávamos para dar nossas aulas. Além disso, também fomos juntos quase todos os meses por um longo tempo para o campo na Serra do Cipó. Foram muitas caminhadas, muitas conversas, muitas alegrias... Minha admiração pela Marlies vai muito além da qualidade incrível que é a marca registrada de seus trabalhos. A Marlies tem além da competência, o empenho na qualificação de cada um dos seus alunos, o que os leva a terem um carinho visível por ela. Enfim, falar da Marlies, é falar de uma Amiga, Professora e Orientadora por quem tenho profunda admiração e respeito.

REGINE CLASSEN-BOCKHOFF, Institut für Spezielle Botanik, Johannes Gutenberg-Universität Mainz – Alemanha

(Tradução)

Os cientistas possuem amigos em todo o mundo e, mesmo morando longe, sabem que há alguém que compartilha o mesmo interesse e entusiasmo sobre um tema específico. O campo de interesse neste caso é a interação das plantas e polinizadores, e o trabalho desses pesquisadores agora é homenageado com um livro maravilhoso sobre a ecologia da polinização no Brasil. Sem os seus esforços de longos anos em pesquisa e ensino, este livro seria impensável. Ele interessará aos alunos, estimulará projetos de pesquisa e proporcionará

(Versão original em inglês)

Scientists have friends all over the world. Even if they live far away, they know there is somebody who shares the same interest and enthusiasm on a specific subject. Your field of interest is the interaction of plants and pollinators and your scientific work is now honored with a wonderful book on pollination ecology in Brazil. Without your longtime efforts in research and teaching such a book would be unthinkable. It will affect students, stimulate research projects and provide knowledge

o conhecimento dos processos evolutivos para os programas de conservação da natureza. Estou muito feliz por poder parabenizá-los pela dedicação e ansiosa por um contato amigavelmente contínuo e uma inspiradora troca de conhecimentos.

from evolutionary processes to nature conservation programs. I am very happy to congratulate you on the dedication and I am looking forward to a continuing friendly contact and inspiring exchange of knowledge.

PEDRO JORDANO, Estación Biológica de Doñana – Espanha

(Tradução)

O estudo da biologia da polinização fornece os exemplos mais fascinantes de como detalhes da história natural são fundamentais para entender a evolução da biodiversidade e sua manutenção. *Biologia da Polinização* é uma revisão abrangente que une estes detalhes com atraentes interpretações. O volume representa uma homenagem aos Profs. Marlies e Ivan Sazima, um casal entre os mais influentes biólogos especialistas em polinização tropical e naturalistas perspicazes. Seus estudos detalhados sobre as plantas e os polinizadores brasileiros servem como modelo, inspiração e guia para muitos pesquisadores em todo o mundo. Este livro é uma iniciativa que oportunamente, de alguma forma, estende sua herança para as novas gerações de ecologistas de polinização.

(Versão original em inglês)

The study of pollination biology provides the most fascinating examples of how natural history details are central to understand the evolution of biodiversity and its maintenance. *Biologia da Polinização* is a comprehensive review that bridges these details with insightful interpretations. The volume represents an homage to Prof. Marlies and Ivan Sazima, a couple among the most influential tropical pollination biologists and two keen naturalists. Their detailed studies with Brazilian plants and pollinators are a model, inspiration and guide for many researchers worldwide. And this textbook is a timely initiative that somehow extends their heritage to new generations of pollination ecologists.

LUIS NAVARRO, Universidade de Vigo – Espanha

(Tradução)

Muitos biólogos especialistas em polinização estavam esperando esta excelente e necessária atualização do trabalho reunido neste manual por uma escola efervescente de ecólogos(as) neotropicais. Mas este trabalho também deve ser considerado uma

(Versão original em inglês)

Many pollination biologists were waiting this excellent and necessary update of the work gathered in this manual by a school of effervescent Neotropical ecologists. But this work must also be considered as a part of the rich legacy that Marlies

parte do rico legado que Marlies e Ivan Sazima nos trazem. Os diferentes capítulos deste livro resgatam a essência da curiosidade sobre o conhecimento que ambos têm transmitido a inúmeras gerações de pesquisadores, principalmente os brasileiros. Sentimo-nos fortemente atraídos por suas descrições da beleza espetacular deste mundo de interações entre plantas e polinizadores que nos legaram com a sua grande vocação naturalista. Quando comecei a explorar o universo de interações, a descoberta de seus trabalhos se tornou diretamente ligada à escolha da minha carreira profissional, a qual eu adoro.

and Ivan Sazima bring to us. The different chapters of this book recover the essence of curiosity of knowing that both have transmitted to several generations of researchers. Mainly, Brazilians, but also elsewhere, we have felt strongly attracted by their descriptions of the spectacular beauty of this world of interactions between plants and pollinators that have bequeathed with their great naturalist vocation. When I started to explore the universe of interactions, the discovery of their work, had much to do with my choice of my professional career which I adore.

KLAUS LUNAU, Heinrich-Heine Universität Düsseldorf – Alemanha

(Tradução)

Marlies e Ivan Sazima são certamente dois dos poucos ecologistas de polinização completos. O mais emocionante de interagir com Marlies é que não só o seu enorme conhecimento sobre a polinização é compartilhado, mas também o seu entusiasmo com o estudo da biologia da polinização. O livro *Biologia da Polinização* é apenas uma consequência disso.

(Versão original em inglês)

Marlies and Ivan Sazima are certainly two of the few complete pollination ecologists. Most exciting to interact with Marlies is that you do not only share her enormous knowledge about pollination but also her enthusiasm for the study of pollination biology. *Biologia da Polinização* is but one consequence.

JOHN N. THOMPSON, Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of California – Estados Unidos

(Tradução)

Os estudos inovadores dos professores Sazima ao longo de muitos anos ajudaram a todos nós, que estudamos interações entre espécies, a perceber que as formas como as plantas coevoluem com polinizadores e os manipulam são ainda mais diversificadas do que suspeitávamos.

(Versão original em inglês)

Profs. Sazima's innovative studies over many years have helped all of us who study species interactions to see that the ways in which plants coevolve with pollinators, and manipulate pollinators, are even more diverse than we suspected.

LEONARDO GALETTO, Universidad Nacional de Córdoba – Argentina

(Tradução)

O livro *Biologia da Polinização*, organizado por André Rodrigo Rech, Kayna Agostini, Paulo Eugênio Oliveira e Isabel Cristina Machado, representa uma homenagem à trajetória dos Profs. Marlies e Ivan Sazima, já que a maioria dos autores se formou com eles. Marlies seguramente sentir-se-á feliz vendo como tantos orientados prepararam esta síntese sobre polinização de 528 páginas, abrangendo, entre tantos outros, aspectos ecológicos e evolutivos sobre a conservação dos polinizadores. Sua grande dedicação à boa ciência, sua generosidade permanente e a infinita paciência para escutar, conversar e sugerir sutilmente os possíveis caminhos acadêmicos e na vida que cada um de seus orientados escolheu e seguiu também estão implícitas na dedicação com que cada autor estampou seu conhecimento em cada capítulo do livro. Trata-se de um livro valioso, principalmente para aqueles que estão iniciando no fascinante mundo da polinização e ainda não têm conhecimento suficiente em língua inglesa para apreciar as sutilezas dos conceitos e a amplitude temática deste belo campo de estudo.

Quando evoco Marlies em minha memória, a primeira imagem que aparece é o seu lindo sorriso, que transmite sua profunda percepção e grande inteligência. Marlies é um exemplo de vida desenvolvido em um equilíbrio entre suas extraordinárias dedicação e paixão para desenvolver conhecimento científico de excelência e a possibilidade de cultivar encantadoras relações humanas com sua família, colegas, orientados e alunos. Sinto-me muito privilegiado de fazer parte da “grande família” de Marlies.

(Versão original em espanhol)

El libro *Biologia da Polinização* organizado por André Rodrigo Rech, Kayna Agostini, Isabel Cristina Machado y Paulo Eugênio Oliveira representa un homenaje a la trayectoria de los Profs. Marlies e Ivan Sazima, ya que la mayoría de los autores se ha formado con ellos. Marlies seguramente sentirá felicidad viendo como tantos orientados pueden construir esta síntesis sobre polinización de 528 páginas, cubriendo aspectos ecológicos, evolutivos, sobre la conservación de los polinizadores, entre tantos otros. Su gran dedicación a la buena ciencia, su generosidad permanente e infinita paciencia para escuchar, conversar y sugerir sutilmente los posibles caminos en lo académico y en la vida en que cada uno de sus orientados fue eligiendo y recorriendo, también subyacen en la dedicación con que cada autor plasmó su conocimiento en cada capítulo del libro. Es un libro valioso, principalmente para todos aquellos alumnos que se inician en el fascinante mundo de la polinización y aun no tienen el suficiente nivel en lengua inglesa para apreciar las sutilezas de los conceptos y la amplitud temática de este hermoso campo de estudio.

Cuando evoco a Marlies en mi memoria, lo primero que aparece es su imagen con una hermosa sonrisa, la cual transmite su profunda percepción y gran inteligencia. Marlies es un ejemplo de vida, desarrollada en un equilibrio entre su extraordinaria dedicación y pasión para desarrollar conocimiento científico de excelencia, y la posibilidad de cultivar encantadoras relaciones humanas con su familia, colegas, orientados y alumnos. Me siento muy privilegiado de formar parte de la “gran familia” de Marlies.

JEFF OLLERTON, University of Northampton – Inglaterra

(Tradução)

A biologia de plantas da América do Sul e seus polinizadores tem provado ser mais rica e mais complexa do que poderíamos ter previsto e os cientistas brasileiros, assim como os de outros países, continuam a fazer novas descobertas que destacam a importância internacional dessas regiões. Neste contexto, a contribuição de Marlies e Ivan Sazima para a ciência brasileira não pode ser subestimada, tanto pela qualidade do trabalho quanto pela inspiração que forneceram para os colegas mais jovens. É um legado que demonstra o melhor da pesquisa ecológica brasileira.

(Versão original em inglês)

The biology of South American plants and their pollinators has proven to be richer and more complex than we could ever have predicted, and Brazilian scientists, as well as those from other countries, continue to make new discoveries that highlight the international importance of these regions. Against this backdrop, the contribution of Marlies and Ivan Sazima to Brazilian science cannot be underestimated, both for the quality of their work and for the inspiration they have provided to younger colleagues. It is a legacy that demonstrates the best of Brazilian ecological research.

PETER E MARY ENDRESS, Institut für Systematische Botanik, Universität Zürich – Suíça

(Tradução)

Marlies e Ivan Sazima têm sido um modelo e uma inspiração para muitos alunos e colegas pelo excelente trabalho no campo da biologia da polinização. Desejamo-lhes muitos anos bem-sucedidos em seus empreendimentos científicos.

(Versão original em inglês)

Marlies and Ivan Sazima have been a role model and an inspiration for many students and colleagues by their outstanding work in the field of pollination biology. We wish them many more successful years in their scientific endeavours.

SCOTT ARMBRUSTER, University of Portsmouth – Reino Unido, e University of Alaska – Estados Unidos

(Tradução)

Marlies Sazima é provavelmente a pessoa que mais contribuiu individualmente para a nossa compreensão da polinização neotropical, e ela tem sido uma inspiração para os estudantes de história natural no Brasil e em outros países. Em seu trabalho, os Sazima misturaram observação detalhada com compreensão ecológica aguçada para

(Versão original em inglês)

Marlies Sazima has probably contributed more to our understanding of neotropical pollination than any other single person, and she has been an inspiration for students of natural history both in Brazil and further afield. In their work, The Sazimas have blended detailed observation with keen

desvendar algumas das histórias de polinização mais emocionantes que conhecemos. É, portanto, extremamente apropriado que este importante livro sobre polinização em ecossistemas (principalmente) do Brasil seja dedicado a Marlies e Ivan Sazima. Espero que esta obra inspire a próxima geração de biólogos especialistas em polinização tropical tanto quanto os Drs. Sazima têm inspirado a geração anterior. Este trabalho de alta qualidade sobre a polinização no Brasil será cada vez mais importante no futuro próximo, visto que enfrentamos crescentes ameaças de transformação da paisagem, perda de biodiversidade e “serviços” ecossistêmicos.

ecological understanding to unravel some of the most exciting pollination stories we know of. It is thus tremendously fitting that this important book on pollination in (mostly) Brazilian ecosystems be dedicated to Marlies and Ivan Sazima. I hope this book will inspire the next generation of pollination biologist as much as Drs. Sazimas have inspired the previous. Such high-quality work on pollination in Brazil will be increasingly important in the near future as we face increasing threats of landscape transformation and loss of biodiversity and ecosystem “services”.

PETER GIBBS, Plant Science Laboratories, University of St. Andrews – Escócia

(Tradução)

Em 1976, pouco depois de me tornar chefe do departamento de Biologia Vegetal da Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP) (naquele tempo chamado de “Departamento de Morfologia e Sistemática Vegetais”), fui abordado por Marlies e Ivan Sazima, que perguntaram se eu poderia ler um trabalho que tinham acabado de finalizar. Eu antecipei que poderia ser uma tarefa árdua, porém mais tarde, naquele mesmo dia, eu encontrei-me lendo com crescente interesse um relato competentemente produzido reportando de forma meticulosa observações de campo na polinização de morcegos em *Passiflora mucronata*. Em contraste com flores com formato de pincel ou de sino dos estudos clássicos de polinização com morcegos, existe a espécie *Passiflora*, com flores apenas ligeiramente modificadas e cinco estames, mas que abriu à noite e atraiu morcegos. Eu mal percebi, no momento, que esse trabalho seria a minha introdução para uma série mais ou menos contínua de estudos cuidadosamente pesquisados sobre biologia da polinização que Marlies, Ivan e seus colaboradores produziram durante quase quatro décadas.

(Versão original em inglês)

In 1976, shortly after I had taken over as Head of the department of Plant Biology at Unicamp (at that time the ineptly named “Departamento de Morfologia e Sistemática Vegetais”) I was approached by Marlies and Ivan Sazima who asked if I would read through a paper they had just completed. I anticipated that this might be a bit of a chore, but later that day I found myself reading with growing interest a very competently constructed paper reporting meticulously carried out field observations on bat-pollination in *Passiflora mucronata*. In contrast to the brush or bell-shaped flowers of classic bat-pollination studies, here was *Passiflora* species with only slightly modified flowers and just five stamens, but which opened at night and attracted bats. Little did I realize at the time that this paper would be my introduction to a more or less continuous series of carefully researched studies in pollination biology that Marlies, Ivan and their collaborators would produce over almost four decades.

E que série! A gama de vetores por si só é impressionante – moscas sirfídeas, besouros, abelhas, pássaros, mariposas falcão, gambás, morcegos e lagartos – embora, eu tenha detectado certa predileção por *Trochilidae*. Este trabalho abrange estudos focados em espécies de cerca de 37 famílias de angiospermas.

Marlies e seus colaboradores também foram pioneiros em várias vertentes: eles logo perceberam que estudos *one off* de uma espécie de planta e seus polinizadores têm suas limitações, por isso iniciaram estudos sobre as comunidades florestais, efeitos de zonação altitudinal, fenologia de floração, redes de polinizadores, eficácia do visitante floral e sistemas de reprodução abrangentes (autoincompatibilidade, distília, dioécia). Em pouco tempo os estudos foram publicados em revistas internacionais, e alguns adotaram a moda universal americana com títulos peculiares: “Néctar de dia e de noite...”, “Pica-pau desfruta refrigerantes...” e “Pequenos dragões preferem flores a donzelas...” são os meus favoritos.

A alta qualidade dos estudos dos Sazima incentivou a colaboração internacional de diversos pesquisadores ao longo dos anos – Stefan Vogel, Leonardo Galetto, Andrea Coccuci e Jeff Ollerton são apenas alguns exemplos que me vêm à mente. Entretanto o mais importante, o cerne da missão acadêmica, talvez seja a abordagem de Marlies aos estudos de biologia de polinização, o que atraiu um grande fluxo de ótimos pós-graduandos, imbuídos da importância de um trabalho de campo de qualidade e da necessidade de lucidez em documentos escritos, e que posteriormente construíram suas próprias carreiras em diversas universidades brasileiras. Tenho tido a sorte de contar com alguns desses produtos da escola dos Sazima e tê-los como meus amigos.

And what a series! The range of vectors alone is impressive, from syrphid flies, beetles, bees, humming and passerine birds, hawk moths, opossums, bats and lizards – although I detect a certain predilection for the *Trochilidae*. And equally amazing, these papers encompass studies focused on species of some 37 angiosperm families.

Marlies *et al.* were also pioneers in various ways: they soon perceived that “one off” studies of a flowering plant species and its pollinators have their limitations, and they initiated studies on forest communities, effects of altitudinal zonation, flowering phenology, pollinator networks, floral visitor effectiveness, and embraced breeding systems (self-incompatibility, distyly, dioecy). And very soon the studies were published in international journals, and some adopted the then American but soon to be universal fashion for quirky titles: “Nectar by day and by night...” and “Woody woodpecker enjoys soft drinks...” and “Little dragons prefer flowers to maidens...” are my favourites.

The high quality of the Sazimas studies encouraged international collaboration over the years with diverse researchers – Stefan Vogel, Leonardo Galetto, Andrea Coccuci, Jeff Ollerton are just a few that come to mind. But perhaps most importantly, because it lies at the heart of the academic quest, Marlies’ approach to pollination biology studies attracted a stream of first class post-graduate students who were in turn imbued with the importance of good quality fieldwork, and need for lucidity in written papers, and who subsequently forged their own careers in diverse Brazilian Universities. I have been fortunate to count some of these products of the Sazima and Ivan school as friends.

Alguns acadêmicos se aposentaram e deixaram o mundo acadêmico para fazer outras coisas. Outros se “aposentaram”, mas continuam a fazer pesquisas. Esperamos que Marlies Sazima escolha a segunda opção.

Some academics retire and leave the University world for other things. Others “retire” but continue to do research. We must hope that Marlies Sazima will take the latter option.



Biologia da Polinização





SEÇÃO 1

Fundamentos



* Capítulo 1 *

Biologia da polinização: uma síntese histórica

André Rodrigo Rech¹ e Christian Westerkamp²

¹ Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas (Unicamp) – Rua Monteiro Lobato, 255 – CEP: 13083-970 – Campinas-SP – Brasil – Caixa postal 6190. e-mail: andrerodrigorech@gmail.com

² Agronomia, Universidade Federal do Cariri – Rua Vereador Sebastião Maciel Lopes, s/n – Bairro São José – CEP: 63133-610 – Crato-CE – Brasil.

*“Não sei ver nada do que vejo; vejo bem apenas o que relembro
e tenho inteligência apenas nas minhas lembranças.”*

(Les Confessions – Jean Jacques Rousseau)

Nesse capítulo é tratada a evolução do conhecimento em biologia da polinização. Destacamos a relação da humanidade com as flores desde a constituição de grupos tribais até a contemporaneidade. Quanto ao aspecto científico apresentamos a história da biologia da polinização desde os primeiros registros formais até seu desenvolvimento ao longo do século XX. Apresentamos o cenário europeu com as primeiras investigações e debates teóricos, bem como a expansão das pesquisas em biologia da polinização para além dessas fronteiras. No Brasil chamamos a atenção para a figura de Fritz Müller, um investigador simples e dedicado, que produziu uma vasta gama de dados e conceitos, utilizados inclusive no suporte à teoria da evolução de Charles Darwin. No âmbito mais recente percebe-se um avanço contínuo tanto na quantidade quanto na qualidade das pesquisas com a temática que vem sendo desenvolvida no país. Acreditamos que a história da biologia da polinização, permeada por muitas relações de amizade e informações debatidas entre pares com entusiasmo, servirá de exemplo orientador do futuro dessas pesquisas no Brasil.

Pinturas nas paredes de cavernas sugerem que as flores encantam os seres humanos desde os tempos pré-históricos (Goody 1993). Entre os índios brasileiros, flores são parte das explicações acerca do surgimento dos seres humanos na Terra, revelando sua importância estética e representativa (Fig. 1.1; Pereira 1985). Mais do que fascinantes, as flores possuem uma função que vai muito além do deleite que podem proporcionar aos seres humanos. É no mecanismo de polinização, uma interação ecológica que conecta mais de um milhão de espécies de organismos, garante a perpetuação das angiospermas e fornece boa parte dos itens da dieta humana, que reside a “invisível” importância das flores (Waser & Ollerton 2006). Nesse capítulo, apresentaremos parte da história de como as flores passaram a ser entendidas como a unidade reprodutiva e dos processos que permeiam a polinização.

De maneira geral, a ecologia da polinização contribuiu e continua a contribuir de forma significativa para o entendimento do mecanismo evolutivo e do cenário natural no qual os organismos estão inseridos (Allan 1977, Willmer 2011). Estudos com cruzamentos de plantas estiveram na base de grandes revoluções científicas e econômicas, como a teoria evolutiva e a “revolução” verde. Pensadores como Aristóteles, Darwin, Mendel e tantos outros dedicaram boa parte do seu tempo ao entendimento do processo reprodutivo em plantas e suas descobertas tiveram implicações em inúmeras outras áreas do conhecimento.

Como registro histórico, os babilônios foram os primeiros a dar importância a pequenos animais que possivelmente auxiliassem na produção de figos (Goody 1993). No entanto Heródoto, quando viajou ao Oriente, provavelmente foi o primeiro a trazer o reporte de um evento de polinização em palmeiras. Entre os assírios ele descreveu ter presenciado uma cerimônia religiosa relacionada com o que mais tarde

se chamou polinização. Nessa cerimônia, um homem subia em uma palmeira (provavelmente tamareira) com flores masculinas e trazia as flores para um sacerdote que as colocava em contato com flores femininas e assim abençoava as colheitas da estação com a indução da frutificação (Maheshwari 1950). Atualmente no Oriente Médio, especialmente no Iraque e nos Emirados Árabes Unidos, a polinização das tamareiras é feita quase que exclusivamente de forma artificial. Nesses locais é possível cultivar apenas indivíduos femininos e adquirir o suplemento de pólen necessário para polinização diretamente de mercados locais (Iddison 2011).

Em um contexto investigativo, provavelmente Aristóteles foi o primeiro a mencionar o mecanismo reprodutivo das plantas. No entanto, ao fazê-lo, ele não reconheceu a presença de “sexos” diferentes em plantas (Maheshwari 1950). A maioria dos escritos da biblioteca de Aristóteles foi repassada ao seu discípulo Theophrastus, que foi o primeiro a mencionar detalhadamente as flores. Em seu livro *Investigações sobre plantas* (tradução livre) ele enfocou especialmente a fenologia e alguns aspectos morfológicos das plantas que ocorriam na Grécia daquele tempo (Capps *et al.* 1916). Theophrastus abordou também a produção de odores em diversas partes das plantas, especialmente nas flores, bem como a diversidade de cores entre flores de ervas e de árvores. Ao descrever a interação entre abelhas melíferas e o manjerição, ele recomenda a erva para a produção de mel (Capps *et al.* 1916). Essa foi, provavelmente, a primeira recomendação prática decorrente de um estudo de interações entre plantas e polinizadores.

Embora Theophrastus, Heródoto e Plínio tenham mencionado a possível existência de sexo em plantas, após seus escritos o tema permaneceu adormecido por muito tempo. Durante os séculos XV e XVI a questão de “sexo” em plantas foi

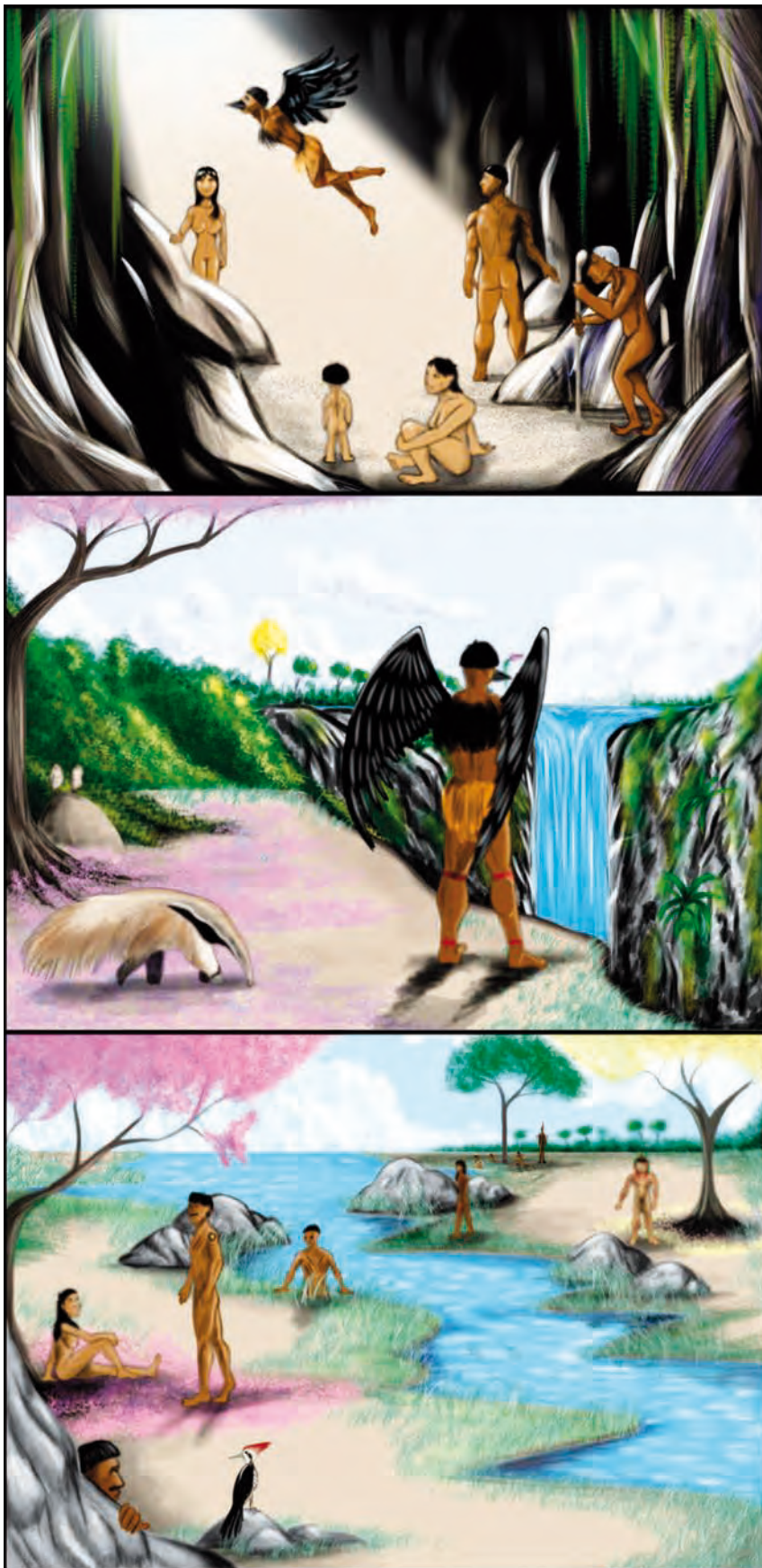


Figura 1.1 Breve resumo do mito sobre a origem da humanidade na cosmovisão Irántxe-Manoki (retirado de Pereira 1985). No início, todos os humanos viviam dentro de uma rocha. Um dia um índio resolveu ver o que havia fora da pedra, então transformou-se em uma ave (Urubuzinho) e saiu voando por uma abertura no alto da rocha. Lá fora ele viu animais, mata, campos e o que mais lhe chamou a atenção: as flores. Para demonstrar aos demais a beleza do mundo exterior ele coletou a flor que mais lhe impressionou, a flor da carobinha (*Jacaranda decurrens*). Quando retornou para dentro da pedra ele escondeu o ramo florido embaixo da perna e, embora explodindo de felicidade por dentro, manifestou um rosto triste, pois estava novamente vendo a realidade de dentro da rocha. Explicou então a todos como lá fora era lindo e cheio de possibilidades e como dentro era um mundo sem graça. Para dar mostras do que falava, ofereceu aos irmãos a flor que trouxera. Todos ficaram empolgados querendo também sair dali. Um velho enrugado lhes advertiu que ali dentro havia paz, saúde e não se corriam riscos, enquanto lá fora tudo era incerto e havia muita guerra. Os animais que de fora ouviram o desejo dos índios de sair da pedra, resolveram ajudar. A paca, a cutia e a lavadeira tentaram roer a pedra, mas não conseguiram. Veio então o pica-pau-de-cabeça-vermelha e com seu bico forte abriu uma fenda na pedra. Começaram então a sair os povos indígenas e não indígenas, cada um abrindo-se embaixo de uma árvore específica. Ilustração de Raoni Rebouças.

novamente negada e até considerada um assunto obscuro (Maheshwari 1950). Nesse período, estames foram considerados órgãos secretores. Foi apenas após o invento do microscópio que Grew (1682), no livro *Anatomia de plantas*, retomou a descrição de estames como órgãos masculinos das flores. Porém, apesar do avanço quanto ao estame, o grão de pólen continuava sendo considerado portador do eflúvio vivificador, que, ao repousar sobre o estigma, induzia o ovário a converter-se em fruto (Maheshwari 1950).

A primeira abordagem experimental da polinização veio com Rudolph Jakob Camerarius, quando ele se tornou diretor do Jardim Botânico de Tübingen, em 1687 (Maheshwari 1950). Camerarius observou que amoreiras (*Morus*) femininas, quando cresciam afastadas de indivíduos com flores masculinas, formavam apenas frutos com sementes abortivas. Com base nessa observação, ele cultivou alguns indivíduos de flores pistiladas de *Mercurialis annua*, outra espécie dioica, em potes completamente isolados de indivíduos de flores estaminadas, obtendo apenas frutos estéreis. Os mesmos resultados foram obtidos então com plantas hermafroditas de *Ricinus communis* (mamona) e de *Zea mays* (milho). Como conclusão ele afirmou: “No reino vegetal, a produção de sementes, que são o mais perfeito presente da natureza e o meio geral de manter as espécies, não acontece a menos que as anteras preparem, previamente, a planta jovem contida no ovário”. Essas observações estão contidas na epístola: *De sexu plantarum* (Camerarius 1694), que configura o primeiro tratado experimental na história da ecologia da polinização.

Embora Camerarius tenha apresentado dados consistentes, suas conclusões não foram unanimemente aceitas. Johann Jakob Dillenius, ao descrever a cleistogamia (polinização no interior de flores que não se abrem) em 1732, utilizou-a como um argumento a favor da inexistência de sexo em plantas. Os estudos

reafirmando as conclusões de Camerarius continuaram sessenta e cinco anos depois, com Joseph Gottlieb Kölreuter. O cenário em que viveu Kölreuter foi o do século XVIII, no qual destacou-se a taxonomia alavancada por Linnaeus. Além de demonstrar a existência de sexos em plantas, Kölreuter buscou provar a epigênese (desenvolvimento de estruturas morfológicas apenas após a fecundação) em seus primeiros trabalhos (Mayr 1986). Depois de seis anos trabalhando em São Petersburgo, na Rússia, Kölreuter retornou à Alemanha, onde foi diretor do Jardim Botânico de Baden. Na posição de diretor ele enfrentou conflitos com o chefe dos jardineiros; sem acesso ao jardim botânico, ele transferiu os experimentos para o jardim de sua casa, o que se encerrou após casar-se e mudar-se para uma casa sem jardim (Mayr 1986).

Uma das marcas da obra de Kölreuter foi a falta de hierarquização da importância de suas descobertas, o que tornou sua obra prolixa. Prova de sua minuciosidade pode ser vista no teste da hipótese acerca da necessidade de fermentação do néctar para a formação de mel. Para isso ele coletou néctar de milhares de flores de laranjeira e as colocou para desidratar, verificando que não era necessária a fermentação. No entanto, para ampliar o poder da conclusão, testou o mesmo experimento para outras 10 espécies (Mayr 1986). Testando a polinização de uma espécie de *Hibiscus*, ele descobriu que algo como cinquenta a sessenta grãos de pólen eram suficientes para polinização. Mais do que sessenta não aumentava o número de sementes, porém menos de cinquenta o diminuía progressivamente. Como uma flor produz muito mais grãos de pólen do que óvulos, nascia aí a ideia de competição sexual em plantas, a qual foi formalizada apenas no século XX.

Kölreuter também se interessou pela hibridação, processo que igualmente despertou a atenção de Linnaeus. No entanto, muito do que foi classificado

como “híbrido” mostrou-se mais tarde ser espécie. Linnaeus ficou tão convencido da importância da hibridação na diversificação das angiospermas, que reformulou sua hipótese sobre a criação das espécies, tentando torná-la “mais natural”, mais conectada ao que ele via acontecer na natureza. Para ele, Deus teria, agora na nova versão, criado apenas a categoria taxonômica classe, e todas as infracategorias teriam surgido por hibridação. Kölreuter discordou de Linnaeus por razões filosóficas e religiosas. Como essencialista, Kölreuter acreditava que o grão de pólen continha a essência masculina e a superfície do estigma, o fluido feminino. Para testar isso, ele removeu a umidade do estigma de uma espécie e transferiu o líquido de outra espécie. Em seguida ele polinizou o tal estigma e constatou que, provavelmente, o líquido retirado era inócuo. Embora sua hipótese não tenha sido corroborada, ele permaneceu com ela e deixou o mecanismo “aguardando” por novos resultados (Mayr 1986).

Uma teoria anteriormente proposta por Theophrastus e Caesalpino afirmava que, na fecundação, a mãe provê a medula e o pai, o córtex. Kölreuter, cruzando híbridos nos dois sentidos (ambos sendo pais e mães), revelou que ambos contribuem da mesma forma; para ele isso era uma evidência de que as essências se misturavam completamente (Mayr 1986). Com os resultados ele concluiu que era possível transformar uma espécie em outra, o que consonava com as ideias da alquimia de transformação de metais em ouro, um forte paradigma da época. O trabalho de Kölreuter influenciou também os botânicos Michel Adanson, Gärtner (pai e filho) e, especialmente, Darwin com a teoria evolutiva. No livro *The variation of animals and plants under domestication*, Darwin citou Kölreuter 32 vezes.

Talvez o maior mérito da obra de Kölreuter tenha sido sua influência nas pesquisas de seu

contemporâneo Christian Konrad Sprengel. Na obra chamada *Das entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und der Befruchtung der Blumen*, que literalmente significa: *O mistério descoberto da natureza na construção e polinização das flores*, Sprengel fez alusão à forma como Kölreuter se referia à polinização por insetos, revelando a conexão teórica entre ambos. Na obra de Sprengel, percebe-se a extrema modernidade com que lidou com polinização há mais de duzentos anos. Guias e contêineres de néctar, dicogamia (também tratada por Kölreuter), hercogamia, polinização por vibração, flores que enganam e cognição em insetos polinizadores foram temas que perpassaram a sua obra e o evidenciaram como um cientista à frente de sua época (Vogel 1996).

No início, a obra de Sprengel também foi teológica, marca do paradigma vigente na época e da sua formação familiar religiosa (Zepernick & Meretz 2001). Uma de suas primeiras indagações no primeiro capítulo de seu livro diz: “Continuo sem entender por que a natureza sempre tem apenas suas principais propostas em mente... deixando cada flor existir meramente pelo tempo necessário para a fertilização... tão logo o carpelo é fertilizado todos os ornamentos florais são lançados fora... porque agora eles não terão mais serventia” (Sprengel 1793).

Não é possível ler a obra de Sprengel sem situá-la na sua história de vida. Sprengel estudou teologia e filosofia e apenas interessou-se por botânica após seu médico, reconhecendo que ele era hipocondríaco, recomendar-lhe como tratamento que evitasse ambientes fechados (Zepernick & Meretz 2001, Vogel 1996). Sprengel acabou dedicando mais tempo à botânica do que à sala de aula, o que lhe trouxe problemas com pais e diretores do colégio onde trabalhava. Para Wichler (1936), Sprengel jamais teria feito o trabalho que fez se tivesse estudado botânica na academia alemã da época. Como autodidata e

com alto nível educacional, estava em uma posição na qual podia pensar livre e intuitivamente. Como seu trabalho foi feito com nada mais do que uma lupa de bolso em ambientes naturais, ele nunca dependeu de financiamentos para suas pesquisas. Pesquisas ao ar livre eram algo inovador para a época e Sprengel disse que “tentava capturar a natureza em ação” (Vogel 1996). Essas marcas do trabalho de Sprengel fazem um alerta no contexto atual de pesquisas, no qual, dadas as pressões institucionais, muitos pesquisadores têm preferido a produtividade em detrimento da criatividade, ousadia e profundidade dos trabalhos.

No fim de sua vida, devido à sua baixíssima aceitação no contexto científico, Sprengel voltou-se novamente para a filosofia, que era a sua formação, e abandonou completamente a botânica. A principal razão de sua baixa repercussão na época era o paradigma de que as plantas não deveriam evitar a autopolinização. Uma de suas frases – “a natureza parece não permitir que flor alguma seja fertilizada pelo seu próprio pólen” (tradução livre de Sprengel 1793, p. 34) – soava extremamente inadequada. Uma vez que flores, assim como toda a natureza, teriam sido criadas em perfeita harmonia, interpretá-las com uma visão materialista com finalidade em si mesmas era realmente ousado. Sprengel ainda menciona “insetos tolos” sendo enganados, pilhagem de recursos e ideias que sugeriam certa desordem no sistema, o que era amplamente controverso para a época.

Sprengel definiu a si mesmo como um filósofo botânico, sendo o primeiro a pensar em ecologia funcional na polinização (Vogel 1996). No entanto ele nunca conseguiu se desvencilhar completamente de suas convicções religiosas. Percebe-se, na descrição das estruturas e dos ajustes morfológicos com polinizadores, a ênfase na expediência. Na perspectiva filosófica de Tomás de Aquino e Spinoza, a expediência era a demonstração clara da existência de um deus criador.

A controversa influência do pensamento criacionista o impediram, por exemplo, de entender flores que não produzem néctar mas oferecem apenas pólen como recurso; nesse caso ele não conseguia entender a coexistência da criação perfeita e o fato de uma mesma estrutura (pólen) servir para duas funções distintas (Vogel 1996).

À medida que os trabalhos de Sprengel e Kölreuter evidenciaram a importância do grão de pólen, começou-se a perguntar qual era exatamente sua relação com o óvulo. Aparece aí a figura do matemático e astrônomo Giovanni Battista Amici, que, observando a superfície estigmática de *Portulaca oleracea*, acidentalmente viu um grão de pólen iniciando a germinação. Ao observar uma estrutura em crescimento, ele permaneceu três horas ininterruptas ao microscópio para descrever o que estava acontecendo. Foi assim que ele viu também o deslocamento de “grânulos” (núcleos celulares), então se distraiu e perdeu as estruturas de vista. Na sequência ele iniciou uma série de estudos com tubos polínicos que lhe renderam a admissão na Academia de Ciências de Paris. Embora tenha feito estudos promissores, Amici encontrou forte oposição às suas ideias no grupo liderado por Matthias Jakob Schleiden, que retomou o debate acerca da inexistência de sexos em plantas com base também em estudos com tubo polínico (Maheshwari 1950).

Em uma reunião na Itália, Amici tentou provar que o embrião não vinha do grão de pólen, mas do óvulo. Essa discussão seguiu com os debatedores de ânimos exaltados até que, em 1847, Amici produziu evidências mais convincentes estudando *Orchis*. A proposta de Amici foi apoiada por Wilhelm Hofmeister (1849) a partir de observações em outras 38 espécies, mostrando que a célula que dá origem ao embrião é materna. Embora houvesse evidências contrárias, o grupo de pesquisa de Schleiden continuou

insistindo nas suas ideias sobre fecundação, recebendo inclusive um prêmio da Universidade de Amsterdã (The Imperial Institute of the Netherlands). Para finalizar o debate, Radlkofer (1856) escreveu uma monografia apoiando Hofmeister e, a partir daí, Schleiden, entendendo a situação como uma derrota, mudou-se para Dresden, abandonou a pesquisa e passou a ensinar história e filosofia (Maheshwari 1950). Percebe-se desse capítulo da história que o progresso científico é bastante destoante de uma perspectiva linear e neutra, como acreditam alguns pesquisadores ingênuos. Boa parte dos paradigmas somente são superados com a substituição daqueles que os pensaram.

A embriologia vegetal de maneira geral avançou muito na segunda metade do século XIX. Strasburger (1877) confirmou a presença de dois núcleos no grão de pólen de angiospermas. Em 1875, o zoólogo Oscar Hertwig definiu pela primeira vez a fertilização (união dos núcleos das células masculina e feminina). Após quase vinte anos, a dupla fecundação em plantas foi descrita por Nawaschin (1898) e por Guignard (1899). Antes disso, Mottier (1897) já tinha observado o segundo núcleo masculino próximo aos dois núcleos polares do óvulo, no entanto interpretou como acidente o que poderia ter sido a descrição da fusão tripla. Mais interessante ainda foi quando Finn (1940), reanalizando lâminas do pesquisador W. Arnoldi preparadas muito antes de 1898, identificou claramente a fusão tripla, o que, no entanto, passou despercebido para Arnoldi (Maheshwari 1950). Esse último fenômeno demonstra que descobertas não carecem apenas de serem observadas, mas também de conhecimentos prévios e de um arcabouço teórico que permita sua interpretação. Nas palavras da professora de ciências Anne Martins, que despertou cedo na vida do primeiro autor desse texto o interesse pelo estudo da vida, “não basta ver, é preciso enxergar...”.

No campo da ecologia da polinização propriamente dita, após os trabalhos de Kölreuter e Sprengel, o conhecimento avançou lentamente, revelando a não linearidade do progresso científico. Apenas setenta anos mais tarde seus trabalhos foram redescobertos e amplamente promovidos por Charles Darwin. Além de Darwin, nessa fase destacaram-se também os nomes de Hermann Müller, Severin Axell e Friedrich Hildebrandt, na Europa, Asa Gray e Charles Robertson, na América do Norte, e Fritz Müller no Brasil.

Das 7.700 páginas publicadas por Darwin, 1.100 trataram de biologia floral (Schneckenburger 2009). O livro sobre orquídeas (Darwin 1862) foi o primeiro do autor a tratar de flores e desencadeou uma avalanche de trabalhos nesta área quando se avalia a lista de referências contidas na tradução do livro de Hermann Müller (1883; ver tabela em Schneckenburger 2009). Um caso muito divulgado deste livro é o da flor de *Angraecum*, cujo polinizador foi sugerido por Darwin, embasado no comprimento do esporão floral, e descoberto apenas 21 anos depois (e fotografado visitando a flor muito mais tarde, Wasserthal 1997). No entanto, mesmo antes da descoberta e do registro fotográfico do polinizador de *Angraecum*, Fritz Müller já havia encontrado uma mariposa sul-americana com língua tão longa que demonstrava a existência de bichos semelhantes àquele previsto por Darwin (Müller 1873a, b).

O livro *The different forms of flowers on plants of the same species* foi o primeiro de Darwin a abordar os polimorfismos e a evolução da dioecia em plantas (Darwin C. 1877). Foi em 1842, devido a problemas de saúde, que Darwin e a família se mudaram para Down, em Kent (hoje um subúrbio de Londres). Com mais espaço e mais áreas abertas, Darwin começou então a estudar plantas. Os estudos com plantas assumiram tamanhas proporções que, mais tarde,

ele despendia mais tempo às plantas do que a outros organismos (Allan 1977). Embora usando plantas para responder a numerosas perguntas, Darwin nunca se considerou um botânico.

No livro citado anteriormente, Darwin escreveu: “infinita diversidade de estruturas... para atingir exatamente o mesmo fim, a saber, a fertilização de uma flor pelo pólen de outra planta” (Darwin 1877, p. 284). Esse trabalho marca o início do seu interesse em cruzamento de flores. Seguindo o texto, ele propõe o gérmen do que veio depois a ser a hipótese de segurança reprodutiva, explicando a evolução da autocompatibilidade em *Ophrys apifera* dentro de um grupo de espécies autoincompatíveis. Darwin usou redes para excluir os visitantes florais em cinquenta e sete espécies de cinquenta e dois gêneros e depois considerou o desempenho da progênie, concluindo que a autopolinização produzia uma prole de menor vigor.

No entanto ele mesmo reconheceu um viés em seus experimentos: “foi um grande lapso do meu trabalho o fato de não ter experimentado naquelas flores em que era difícil fazê-lo” (Darwin 1876, p. 387). Como estava interessado em polinização cruzada, ele excluiu o grupo que lhe daria a melhor resposta, que seriam as plantas completamente autocompatíveis. Entre os fatores que pesaram na escolha das plantas “erradas” estava o fato de terem corolas grandes e fáceis de manipular, um problema que, segundo Barrett (2010), perdura pelas gerações de pesquisadores subsequentes. Como demonstração da atenção que dedicou às plantas, a seguinte frase de Darwin parece bastante conclusiva: “Eu não acredito que algo em minha vida científica tenha me dado mais satisfação do que entender o significado das estruturas das flores heterostílicas” (Barlow 1958, p. 134).

Um problema que deixou Darwin intrigado por muito tempo foi a heteranteria (diferentes tipos de

anteras em uma mesma flor). Esse fenômeno ocorre em mais de 20 famílias e Darwin o estudou por mais de 20 anos. Em uma carta para Asa Gray ele escreveu: “Eu estou agora tentando um experimento com *Melastomataceae*; eu suspeito muito de que os dois conjuntos de anteras possuem diferentes funções” (Darwin 1887). No mesmo ano, dessa vez para Hooker, ele escreveu: “com relação aos dois tipos de anteras... Estou muito decepcionado, gastei um tempo e um trabalho enorme com elas e não consigo vislumbrar o significado dessas partes” (Darwin 1887). Foram os irmãos Fritz e Hermann Müller que esclareceram o assunto (Müller 1881a, 1881b, 1882, Müller 1883). Baseando-se em muitas observações no Brasil, feitas por Fritz, eles falaram em anteras de alimentação e de polinização como uma “divisão de trabalho” na flor. Vallejo-Marin *et al.* (2009) usaram um experimento simples, colando os poros dos dois tipos de anteras, e confirmaram a hipótese dos irmãos Müller. Esse exemplo mostra como problemas antigos muitas vezes carecem apenas de criatividade para serem solucionados.

À medida que a teoria evolutiva de Darwin começou a ser divulgada e aceita, outros pesquisadores começaram a considerar sua utilização na interpretação de seus resultados. Um deles foi Frederico Delpino, que, embora se autodenominando evolucionista, integrou suas explicações com a participação da “inteligência psicovitalística”. Ao mesmo tempo em que tentava usar os princípios da teoria de Darwin, Delpino permanecia com uma teleologia equivalente à de Sprengel (Aliotta & Aliotta 2004). Delpino refinou a classificação ecológica de Sprengel e criou termos como ornitofilia, melitofilia e assim por diante. Delpino e Hermann Müller trabalharam basicamente com o mesmo objeto de estudo, mas divergiram na abordagem, o primeiro mais interessado em padrões e o segundo mais interessado em autoecologia. Essa

divergência suscitou boa parte das críticas de Müller às conclusões de Delpino (ver introdução da Seção 3 deste livro).

Delpino dividiu com Sprengel também o fato de ser professor e a recomendação de trabalhar em ambientes abertos como o jardim em decorrência de problemas de saúde (Mancuso 2010). Ele planejou uma viagem de estudos ao redor do mundo, mas por falta de recursos financeiros a viagem foi interrompida antes do final planejado; no entanto ele esteve no Brasil e realizou coletas no Rio de Janeiro. Em seus estudos com asclépias e orquídeas, apoiou Thomas Andrew Knight e Charles Darwin, reafirmando que nenhuma espécie deveria ser autopolinizada indefinidamente. A esse princípio Darwin chamou Lei de Knight (Faegri & Pijl 1979). Além disso, ele também mostrou claramente que o hermafroditismo não implicava necessariamente autopolinização (Aliotta & Aliotta 2004).

Em sua primeira classificação das plantas conforme o modo reprodutivo, Delpino as separou em anemófilas e zoófilas. Mais tarde refinou a segunda categoria em subcategorias, como: entomófilas, ornitófilas e malacófilas, entre outras. Além disso, também ofereceu explicação para a existência de cores em flores e as classificou em: ordinárias, brilhantes, metálicas e pretas (Aliotta & Aliotta 2004). Propôs ainda uma hierarquia de percepção das cores baseando-se no contraste com um plano de fundo verde na seguinte ordem: branco, amarelo, vermelho, vermelho vibrante, púrpura e azul, bem como inferiu que a mudança de cores de acordo com a idade das flores teria importância na sinalização aos polinizadores (Aliotta & Aliotta 2004).

Com relação aos odores, Delpino classificou 45 tipos e abordou inclusive uma possível função repelente, o que o contextualiza em uma discussão

extremamente atual sobre a função de odores florais (Junker & Blüthgen 2010). Para os atrativos criou onze categorias, destacando néctar e pólen, os quais, neste livro, são tratados como recursos (Capítulo 6). Além disso, propôs a criação das áreas de pesquisa de biologia vegetal, dedicada a estudar a questão funcional e a biologia floral, que seria dedicada apenas às flores. Ele defendia que a morfologia nunca deveria ser estudada sem uma abordagem funcional. Nas suas palavras: “sem o suporte da biologia, o que é a morfologia senão a mera e estéril contemplação de formas e metamorfoses...” (Delpino *apud* Mancuso 2010).

Contemporânea a Delpino e Darwin, por uma feliz coincidência no Brasil, se fez a trajetória de Fritz Müller, que estudou um grande leque de interações entre organismos (Westerkamp 2013, Westerkamp *et al.* 2013). Em comparação com o seu irmão, ele fez uma contribuição modesta na área de ecologia da polinização, no entanto estimulou muitas pesquisas com as suas primeiras observações do uso, por exemplo, da coleta de néctar em membracídeos por abelhas; de abelhas que pilham colônias de outras espécies em vez de visitarem flores; de abelhas que usam carne em decomposição em vez de pólen; de abelhas que coletam óleos gordurosos e de abelhas cujos machos coletam perfumes (detalhes em Westerkamp 2013).

Um trabalho que se destacou – e ainda é citado, até mesmo literalmente (Weiss 1991) – foi o da mudança de cores durante a antese em *Lantana* (Müller 1877a, 1877b), especialmente nesse trecho: “apenas as flores jovens de cor amarela são férteis, possuem néctar e valem visitas. As flores mais velhas (vermelhas) permanecem na inflorescência e, pelo contraste, deixam as poucas flores férteis mais vistosas” (tradução dos autores). Em feijoa (*Acca sellowiana*, Myrtaceae), ele descobriu a polinização por grandes pássaros frugívoros. As aves devoram as “bagas brancas” (pétalas suculentas) que circundam o androceu vermelho com

o qual contrastam fortemente (detalhes em Sazima & Sazima 2007). Na verdade, o primeiro a observar os polinizadores (aves do gênero *Thamnophilus* popularmente conhecidas como chocas) foi seu neto Hans Lorenz, então com quase cinco anos, colocado pelo avô ao lado da planta para esperar os visitantes (Müller 1886). Assim, podemos dizer, hoje, que o mais jovem ecólogo da polinização do mundo nasceu no Brasil.

Fugitivo da Alemanha porque viveu seguindo rigorosamente as suas convicções ideológicas e por isso não conseguiu emprego, Fritz recomeçou a vida em plena Mata Atlântica no Brasil. Como colono bem formado viveu de olhos atentos na mata, conectado à floresta, observando-a continuamente. Estudou a natureza, sempre com questões inovadoras que nasciam da observação atenta, do raciocínio criativo e da enorme capacidade de síntese. Fritz Müller demonstrou, na prática, como chegar ao conhecimento sem aparelho algum. Um bom exemplo é o estudo da descarga explosiva de pólen em *Posoqueria* (Rubiaceae), no qual ele até conseguiu determinar o ângulo e a velocidade do disparo, utilizando apenas ferramentas caseiras simples (Müller 1866).

Com um bom conhecimento em matemática, ele sempre acumulou grande número de repetições, às vezes milhares, antes de descrever um novo caso (Westerkamp 2013). Foi o primeiro a usar uma argumentação matemática na biologia de populações quando estudou um novo tipo de mimetismo (Müller 1879), posteriormente chamado de mimetismo mülleriano. O modelo matemático criado por ele é tão simples, que Zillig (2011) ousou republicar os números originais na sua coluna em um jornal diário no sul do Brasil.

Já Hermann Müller foi, provavelmente, o maior observador das interações entre flores e insetos

(Proctor *et al.* 1996). Depois do doutorado, ele se destacou como coletor de musgos e coleópteros (Schmidt-Loske *et al.* 2013). Em 1873, ele publicou o primeiro de dois livros importantes, além de inúmeros artigos científicos (Höxtermann & Schneckenburger 2010). Em um dos seus artigos, discute as ideias sobre a visão em cores das abelhas melíferas (Müller 1882). O primeiro livro: *A fertilização das flores por insetos e as adaptações mútuas de ambos; uma contribuição para o conhecimento da relação causal na natureza orgânica* (tradução livre), traz, pela primeira vez, o que ele descobriu sobre as adaptações de insetos às flores e vice-versa – tudo isso na perspectiva de um morador da Europa Central, já que Hermann nunca viajou para além desta área. Insetos e flores foram tratados equivalentemente pela primeira vez – por isso seu trabalho representa o primeiro livro sobre ecologia floral. No livro ele trata intensamente a coadaptação ou coevolução de flores e insetos – sem ainda usar estes termos (Schneckenburger 2010). Darwin o achou tão importante, que mandou traduzi-lo para o inglês (Müller 1883). A obra em inglês não representa uma simples tradução, sendo na verdade uma revisão crítica que contém muitos novos resultados, os quais podem ter sido, inclusive, introduzidos sem conhecimento do autor.

Darwin e os irmãos Müller formaram uma rede mais íntima de troca de informações, o “triângulo Down-Blumenau-Lippstadt”, no qual os três influenciaram-se mutuamente (Schneckenburger 2013). Fritz Müller foi um dos mais importantes informantes de Darwin, atrás apenas de Hooker (Darwin 1899). No caso de Hermann Müller, foi o irmão Fritz que o dirigiu para a ecologia floral. Sabendo dos seus interesses em entomologia e em botânica, ele o estimulou a estudar as interações entre insetos e flores com a frase: “Lá, com certeza, ainda há uma imensidão

de novidades para se descobrir” (carta de FM para HM, 1/7/1866). Essa frase com toda certeza pode ser repetida aos ecólogos da polinização brasileiros, pois aqui tudo isso continua válido mesmo cento e cinquenta anos depois de a frase ter sido dita. Quando Fritz soube que o irmão continuava titubeando, ele lhe escreveu na próxima carta sugerindo um projeto vitalício de pesquisa, o qual utilizava o livro de Sprengel como ponto de partida (carta de FM para HM, 29/10/1866) – a dica do livro veio do próprio Darwin, que já o conhecia desde 1841, por indicação de Robert Brown (Darwin 1887, p. 258). O triângulo “Down-Blumenau-Lippstadt” chama atenção para a importância da discussão amigável entre pares para o avanço do conhecimento.

Um antecessor importante de Hermann Müller, também correspondente de Darwin e Fritz Müller, foi Friedrich Hildebrand (Schneckenburger 2010). Ele aproveitou as sugestões de Darwin sobre a sexualidade das flores (Junker 2011) e estudou “a distribuição dos sexos nas plantas e a lei da autofertilização evitada e desvantajosa” (Hildebrand 1867), tema que tornou-se título do seu primeiro livro. Ele também foi o primeiro a ter uma ideia sobre a física da retirada de pólen por vibração (Hildebrand 1865): no seu texto, ele imitou, onomatopaicamente (e convincentemente), as diferentes frequências do zumbido de *Bombus* em voo e coletando pólen.

No desenvolvimento das pesquisas com ecologia da polinização, a virada para o século XX foi marcada no âmbito europeu pela obra monumental de Paul Knuth: *Handbuch der Blütenbiologie* (Knuth 1898a, 1898b, 1898c), continuada após sua morte por Otto Appel e Ernst Loew (Knuth *et al.* 1904a, 1904b). Ao longo das 2.972 páginas dessa obra, os autores sintetizaram o que se sabia até então acerca da ecologia da polinização para plantas. O período histórico que se sucedeu à morte de Paul Knuth foi politicamente

agitado na Europa, especialmente na Alemanha, em tempos de Primeira e Segunda Guerras Mundiais. Nesse contexto, os principais avanços científicos se deram nas áreas de física, química e fisiologia, no entanto a ecologia, então nascendo como ciência, incorporou ferramentas e ideias das áreas em franco desenvolvimento e aos poucos consolidou-se como uma fonte de importantes conhecimentos.

Carl von Hess, em 1912, usando conhecimentos da fisiologia humana, fez um trabalho no qual defendia que as abelhas não enxergavam cores. Essa hipótese era revolucionária, uma vez que falseava as ideias de Sprengel, Delpino e Darwin acerca das cores como atrativos sujeitos a seleção natural. Dessa forma, suas ideias foram a motivação para o surgimento da linha de pesquisa de cognição em polinizadores (Capítulo 19). Nessa linha de pesquisa destacou-se Karl von Frisch, que fez inúmeras descobertas, entre elas provou que as ideias de Hess eram equivocadas (Meeuse 1961).

Estudando a visão em abelhas melíferas, Frisch propôs que elas enxergam quatro categorias de cores, o que serviu de motivação para que ele buscasse na natureza as combinações que fossem mais facilmente detectáveis por elas. Após estudar flores de noventa e quatro espécies, encontrou as combinações que ele havia pressuposto como mais contrastantes na maioria delas. Esse achado corroborou as ideias de Hermann Müller de que os padrões de cores na natureza não eram coincidências. Igualmente para o paladar, Frisch demonstrou que abelhas podem diferenciar quatro categorias. Ele descobriu ainda que, quando em inanição, abelhas são capazes de detectar quantidades pequenas de açúcar diluído em água, embora nem mesmo assim se comparem às borboletas, que seriam ainda mais sensíveis a quantidades muito diluídas (Meeuse 1961).

A abordagem experimental em laboratório foi a marca clara dos trabalhos de Frisch. Em experimentos de treinamento com abelhas melíferas, teve sucesso com quase todos os odores testados, embora nunca tenha conseguido atrair e treinar abelhas para substâncias com cheiro de carne em decomposição ou peixe. Teria sido uma surpresa para Frisch ver os estudos de Fritz Müller, descrevendo espécies de abelhas-sem-ferrão que utilizam carne como fonte proteica no lugar de pólen. Para entender a distinção na percepção de cores e odores, ele desenvolveu os experimentos com amputação de antenas, os quais revelaram que as abelhas não percebem apenas os odores, mas também a forma das estruturas que cheiram (Meeuse 1961). O achado mais famoso na carreira de Frisch foi a descrição da dança utilizada pelas abelhas europeias (*Apis mellifera* – e hoje se sabe também por algumas espécies de Meliponini) para informar outras forrageiras dentro da colmeia acerca da localização de fontes de alimento (Frisch 1927). Na época da publicação o trabalho não foi levado muito a sério, mas terminou por render à Frisch, juntamente com Nikolaas Tinbergen e Konrad Lorenz, o prêmio Nobel de Fisiologia em 1973.

Em paralelo ao desenvolvimento dos trabalhos de Frisch, Fritz Knoll iniciou uma série de estudos denominada “Insetos e flores”, investigando cognição em moscas e borboletas. Usando câmaras de vidro, ele identificou o papel de cor e odor na atração de *Bombylius fuliginosus* (Diptera). Em parceria com Dora Ilse descobriu que *Macroglossa stellatarum* enxerga cores no espectro do vermelho, além de possuir preferências inatas (Capítulo 19). Knoll também investigou a funcionalidade de guias de néctar utilizando um experimento muito criativo. Para testar a capacidade de mariposas detectarem guias de néctar e as utilizarem na localização do recurso, ele utilizou duas chapas de vidro e prensou flores entre

elas, mudando a posição das flores e das partes florais isoladamente. No momento em que a mariposa tocava a placa de vidro, a probóscide deixava uma marca nela, a qual era depois corada para interpretação. Os resultados sugeriam a função claramente indicativa do néctar pelas guias. Posteriormente, Aubrey Manning demonstrou que as guias de néctar eram detectadas apenas em distâncias muito curtas, eliminando assim a possibilidade de que elas funcionassem como atrativos florais em geral (Meeuse 1961).

Contemporaneamente a Frisch e Fritz Knoll na Alemanha, Frederic E. Clements e Frances L. Long, nos Estados Unidos, formalizaram o que pode ser entendido como o primeiro tratado metodológico da ecologia da polinização, preocupados especialmente com o desenho experimental para coleta e análise de dados na área. O livro *Polinização experimental: uma visão geral da ecologia de flores e insetos* (*Experimental pollination: an outline of the ecology of flowers and insects*) consiste em estudos de casos com espécies alpinas e ênfase clara na tomada de dados e no suporte experimental das afirmações de cunho ecológico. Com relação ao uso indiscriminado de listas de espécies para interpretações de interações ecológicas os autores afirmam: “é impossível indicar a importância de insetos para uma flor usando listas de espécies, porque o esforço para aumentar a lista incorre no exagero da importância de espécies raras e casos excepcionais” (Clements & Long 1923, p. 6, tradução livre). Ao longo do século XX vários outros livros foram dedicados a orientações metodológicas em ecologia da polinização (*e.g.*, Faegri & Iversen 1989, Dafni 1992, Kearns & Inouye 1993, Dafni *et al.* 2005).

Voltando-se para o cenário dos trópicos, um dos temas que praticamente surgiu e foi desenvolvido ao longo do século XX foi a polinização por vertebrados (Capítulo 14). Antes desse período, apenas alguns

comentários isolados são encontrados na literatura. Georg Eberhard Rumpf (também latinizado como Georgius Everhardus Rumphius) e Mark Catesby já haviam reportado aves em visitas a flores antes da segunda metade do século XVIII, mas não fizeram associação alguma com polinização. A primeira descrição nesse sentido foi feita por Thomas Belt, que relatou a polinização por aves em *Marcgravia nepenthoides* no livro *O naturalista na Nicarágua* (Belt 1874). Em detrimento dos comentários feitos previamente acerca da polinização por vertebrados, Otto Porsch e Stefan Vogel figuram entre os principais nomes no estudo desses polinizadores, especialmente morcegos e aves, ao longo do século XX nas regiões tropicais.

Outras contribuições importantes no entendimento da ecologia da polinização de espécies tropicais foram feitas por Herbert G. Baker. Os destaques vão para estudos com polinização por morcegos na África, mimetismo e polinização por engano em flores de uma mesma espécie, sistemas reprodutivos e fenologia de espécies tropicais (Koptur 2006). Baker atuou também no entendimento da produção, composição e ecologia de néctar e nectários, tema que Stefan Vogel também estudou brilhantemente (Vogel 1997). A regra de Baker, nomeada em alusão às suas ideias (Stebbins 1957), postula que espécies hábeis a colonizar ambientes insulares devem ser autocompatíveis (Baker 1955). Essa regra foi posteriormente adaptada para explicar colonização de novas áreas, não apenas ilhas, englobando também generalização da polinização, e não apenas flexibilização do sistema reprodutivo (Faegri & Pijl 1979).

Na segunda metade do século XX, pode-se dizer que o conhecimento em biologia da polinização avançou em duas frentes, uma focada em padrões e outra, em processos. Na frente baseada em processos houve um esforço de reaproximação dos conceitos genéticos,

com os quais a ecologia da polinização dialogou muito pouco na primeira metade do século, quando as ideias de Mendel foram redescobertas. Nesse cenário destacaram-se os nomes de Eric Charnov, David Lloyd, Debora e Brian Charlesworth, entre outros. Entre os principais temas estudados estiveram a heterostilia, a seleção sexual em plantas, a biogeografia baseada em dados moleculares e as bases genéticas do mecanismo de seleção natural.

A frente baseada em padrões obviamente não ignorou os processos, mas os deduziu a partir dos padrões encontrados. Nessa perspectiva estiveram Leendert van der Pijl, Knut Faegri, Stefan Vogel, Otto Porsch, entre muitos outros. Nesse programa de pesquisa está provavelmente um dos assuntos mais discutidos na biologia da polinização nos últimos vinte anos: as síndromes de polinização e seus mecanismos evolutivos (ver a Introdução da Seção 3 desse livro).

Enquanto os livros didáticos de Meeuse (1961), Kugler (1970), Faegri & Pijl (1979), Barth (1982, 1991) e Willmer (2011) foram construídos a partir de compilações, os trabalhos de Vogel se destacam pela originalidade e pela formulação de novos conceitos. Ele começou a estudar as interações entre flores e os seus polinizadores no subcontinente sul-africano com a meta de descobrir as conexões entre sistemática e radiação adaptativa (1954, 2012). Posteriormente, dedicou-se mais e mais a exemplos europeus e ao Neotrópico (sem desconsiderar o Paleotrópico), às vezes seguindo informações iniciais dos trabalhos de Fritz Müller. Seu interesse pelos sistemas de polinização neotropicais o levou a ser orientador e conselheiro de muitos colegas brasileiros. Foi ele quem definiu detalhadamente a quiropterofilia no Neotrópico (Vogel 1958, 1968, 1969a, 1969b), descobriu osmóforos e as suas interações com polinizadores (Vogel 1966, 1990), acrescentou óleos gordurosos aos recursos das

flores (Vogel 1974, 1986, 1990) e também descobriu e caracterizou a polinização por Mycetophilidae (Vogel 1978), entre tantos outros pontos.

Como uma feliz coincidência na história da polinização no Brasil, Fritz Müller nasceu no mesmo ano em que o país nascia com sua independência: 1822 (Westerkamp 2012). Provavelmente foi ele o primeiro a dedicar-se à ecologia funcional da polinização no país, hoje uma área com muitos pesquisadores dedicados a ela. Deu um bom exemplo para os estudantes atuais da ecologia floral: demonstrou que para começar não são necessários aparelhos caros ou experimentos complexos. Basta que se abram todos (!) os sentidos e se iniciem as observações, avançando com ideias e perguntas criativas, experimentos bem desenhados e muitas discussões entre pares. A história da polinização no Brasil só começou. Quem dará futuro a este assunto somos nós – hoje.

Dedicatória

Dedicamos esse capítulo ao Dr. Stefan Vogel, em homenagem ao brilhantismo de sua carreira e à quantidade de novas informações que descobriu. Além disso, homenageamos também sua humildade e entusiasmo com a pesquisa em biologia da polinização, características com as quais cativou seus pares e sedimentou seu lugar de respeito entre os grandes pesquisadores do século XX no mundo.

Referências bibliográficas

- Aliotta, G. & Aliotta, A. 2004. Federico Delpino's scientific thought and the birth of modern biology in Europe. **Delpino**. 46, 85-93.
- Allan, M. 1977. **Darwin and his flowers. The key to natural Selection**. London, Faber and Faber. 318pp.
- Baker, H.G. 1955. Self-compatibility and establishment after "long-distance" dispersal. **Evolution**, 9, 347-48.
- Barlow, N. 1958. **The autobiography of Charles Darwin 1809-1882. With the original omissions restored**. Edited and with appendix and notes by his grand-daughter Nora Barlow. London, Collins.
- Barrett, S.C.H. 2010. Darwin's legacy: the forms, function and sexual diversity of flowers. **Phil. Trans. R. Soc. B.**, 365, 351-368.
- Barth, F.G. 1982. **Biologie einer Begegnung – Die Partnerschaft der Insekten und Blumen**. Stuttgart: Deutsche Verlags-Anstalt.
- Barth, F.G. 1991. **Insects and flowers. The biology of a partnership**. Princeton, NJ, Princeton University Press.
- Belt, T. 1874. **The naturalist in Nicaragua**. London: John Murray, 403pp.
- Camerarius, R.J. 1694. **De sexu plantarum epistola**. Reissued in: Ostwald's Klassiker der exakten Naturwissenschaften 105 (1899).
- Capps, E.; Page, T.E. & Rouse, W.H.D. (eds.) 1916. **Enquiry into plants and minor works on odours and weather signs – Theophrastus**. London: William Heinemann, New York: G.P. Putnam's Sons, 499pp.
- Clements, F.E. & Long, F.L. 1923. Experimental pollination: an outline of the ecology of flowers and insects. **Publications of the Carnegie Institute**, 336, 1-274.
- Dafni, A. 1992. **Pollination ecology: a practical approach**. New York, Oxford, University Press, 250p.
- Dafni, A., Kevan, P.G. & Husband, B.C. 2005. **Practical pollination biology**. Ontario, Canada, 590pp.
- Darwin, C. 1862. **On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects, and on the good effects of intercrossing**. London, John Murray.
- Darwin, C. 1876. **The effects of cross and self fertilization in the vegetable kingdom**. London, John Murray, 482p.
- Darwin, C. 1877. **The different forms of flowers on plants of the same species**. London, John Murray. Dowrick, 352p.
- Darwin, F. 1887. **The life and letters of Charles Darwin, including an autobiographical chapter**. 3 vols. London, J. Murray, 1: 395 p., 2: 393 p., 3: 418 p.
- Darwin, F. 1899. The botanical work of Darwin. **Annals of Botany**, 13, ix-xix.
- Fægri, K. & Iversen, J. 1989. **Textbook of pollen analysis**. 4th ed. Chichester, John Wiley & Sons, 328 pp.
- Fægri, K. & Pijl, L. van der 1979. **The principles of pollination ecology**. 3rd ed. London, Pergamon Press, 244pp.
- Finn, W.W. 1940. Spermatophyllen bei Angiospermen. **Jour. Bot. U.R.S.S.**, 25, 155-175.
- Frisch, K. von 1927. **Aus dem Leben der Bienen**. Berlin, Springer Verlag.

- Goody, J. 1993. **The culture of flowers**. Cambridge, Cambridge University Press, 480pp.
- Grew, N. 1682. **The anatomy of plants**. London, W. Rawlins Press, 384pp.
- Guignard, L. 1889. Etudes sur les phenomenes morphologiques de la fecondation. **Bul. Soc. Bot. de France**, 36, 100-146.
- Hildebrand, F. 1865. Ueber die Befruchtung der Salviaarten mit Hülfe von Insekten. **Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik**, 4, 451-78.
- Hildebrand, F. 1867. **Die Geschlechter-Vertheilung bei den Pflanzen – und das Gesetz der vermiedenen und unvortheilhaften stetigen Selbstbefruchtung**. Leipzig, Wilhelm Engelmann, 92 p.
- Hofmeister, W. 1849. **Die Entstehung des Embrio der Phanerogamen**. Leipzig, Friedrich Hofmeister, 124pp.
- Höxtermann, E. & Schneckenburger, S. 2010. Verzeichnis der Schriften Hermann Müllers. pp. 194-208 em: Ostendörfler e.V. (eds.) **Hermann Müller-Lippstadt (1829-1883), Naturforscher und Pädagoge**. Rangsdorf, Basilikenpresse.
- Iddison, P. 201. **Date palm pollen**. Report to the govern of The Emirates Natural History Group. Disponível em: <http://enhg.4t.com/articles/spathe/spathe.htm>.
- Junker, R.R. & Blüthgen, N. 2010. Floral scents repel facultative flower visitors, but attract obligate ones. **Annals of Botany**, 105, 777-782.
- Junker, T. 2011. **Der Darwinismus-Streit in der deutschen Botanik - Evolution, Wissenschaftstheorie und Weltanschauung im 19 Jahrhundert**. 2ª ed. Norderstedt, Books on Demand.
- Kearns, C.A. & Inouye, D. 1993. **Techniques for pollinations biologists**. Niwot, Colorado, University Press of Colorado, 579p.
- Knuth, P. 1898a. **Handbuch der Blütenbiologie. I. Einleitung und Litteratur**. Leipzig, Verlag von Wilhelm Engelmann.
- Knuth, P. 1898b. **Handbuch der Blütenbiologie. II. Die bisher in Europa und im arktischen Gebiet gemachten Blütenbiologischen Beobachtungen; 1. Teil: Ranunculaceae bis Compositae**. Leipzig, Verlag von Wilhelm Engelmann, p. 698.
- Knuth, P. 1898c. **Handbuch der Blütenbiologie. II. Die bisher in Europa und im arktischen Gebiet gemachten Blütenbiologischen Beobachtungen; 2. Teil: Lobeliaceae bis Gnetaceae**. Leipzig, Verlag von Wilhelm Engelmann, p. 705.
- Knuth, P.; Appel, O.; Loew, E. 1904a,b. **Handbuch der Blütenbiologie. III. Die bisher in außereuropäischen Gebieten gemachten blütenbiologischen Beobachtungen; 1. Teil: Cycadaceae bis Cornaceae**. Leipzig, Verlag von Wilhelm Engelmann, p. 570.
- Knuth, P.; Appel, O. & Loew, E. 1904b. **Handbuch der Blütenbiologie. III; 2. Teil: Clethraceae bis Compositae**. Leipzig, Verlag von Wilhelm Engelmann, p. 598.
- Koptur, S. 2006. H. G. Baker: Biographical memoirs. **Proceedings of the American Philosophical Society**, 150, 336-338.
- Kugler, H. 1970. **Blütenökologie**. 2. Aufl., Stuttgart, Gustav Fischer, 345 p.
- Maheshwari, P. 1950. **An introduction to the embryology of angiosperms**. McGraw-Hill, New York, 476pp.
- Mancuso, S. 2010. Federico Delpino and the foundation of plant biology. **Plant Signal Behaviour**, 9, 1067-1071.
- Mayr, E. 1986. Joseph Gottlieb Kölreuter's contributions to biology. **Osiris**, 2, 135-176.
- Meeuse, B.J.D. 1961. **The story of pollination**. New York, Ronald Press Co, 243pp.
- Mottier, D.M. 1897. Tiber das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosackes und die Vorgänge bei der Befruchtung. **Jahrb. f. Wiss. Bot**, 31, 125-158.
- Müller, F. 1866. Ueber die Befruchtung der Marta (*Posoqueria?*) fragrans. **Botanische Zeitung**, 24: 129-133.
- Müller, F. 1877a. A correlação das flores versicolores e dos insectos pronubos. **Arch. do Museu Nacional Rio de Janeiro**, 2, 19-23.
- Müller, F. 1877b. On flowers and insects. **Nature**, 17, 78-79.
- Müller, F. 1879. Ituna und Thyridia. **Kosmos** 5, 100-108.
- Müller, F. 1883. Two kinds of stamens with different functions in the same flower. **Nature**, 27, 364-365.
- Müller, F. 1886. Feijoa, ein Baum, der Vögeln seine Blumenblätter als Lockspeise bietet. **Kosmos**, 18, 93-98.
- Müller, H. 1873a. **Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider**. Ein Beitrag zur Erkenntnis des ursächlichen Zusammenhanges in der organischen Natur. Leipzig, W. Engelmann, 478 p.
- Müller, H. 1873b. Proboscis capable of sucking the nectar of *Angrecum sesquipedale*. **Nature**, 8, 223.
- Müller, H. 1881a. **Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassungen an dieselben**. Leipzig, W. Engelmann, 611 p.
- Müller, H. 1881b. Two kinds of stamens with different functions in the same flower. **Nature**, 24, 307-308.
- Müller, H. 1882. Two kinds of stamens with different functions in the same flower. **Nature**, 26, 30.
- Müller, H., 1883. **The fertilisation of flowers** (transl. D'Arcy W. Thompson). London, Macmillan and Co, 669 p.
- Nawashin, S.G. 1898. Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgänge bei *Lilium martagon* and *Fritillia tenella*. **Izo. Imp. Akad. Nank**, 9, 377-382.

- Proctor, M., Yeo, P. & Lack, A. 1996. **The natural history of pollination**. London: Harper Collins Publishers.
- Radlkofer, L. 1856. **Die Befruchtung der Phanerogamen: Ein Beitrag zur Entscheidung des darüber bestehenden Streites**. Leipzig, Wilhelm Engelmann.
- Sazima, I. & Sazima, M. 2007. Petiscos florais: pétalas de *Acca sellowiana* (Myrtaceae) como fonte alimentar para aves em área urbana no Sul do Brasil. **Biota Neotropica**, 7, 307-312.
- Schmidt-Loske, K., Westerkamp, C., Schneckenburger, S., Wägele, J. W. (eds.) **Fritz und Hermann Müller. Naturforschung Für Darwin**. Rangsdorf, Basiliken-Presse.
- Schneckenburger, S. 2009. Darwin und die Botanik. pp. 76-101 em: Stöcklin, J., Höxtermann, E. (eds.) **Darwin und die Botanik**. Rangsdorf, Basiliken-Presse.
- Schneckenburger, S. 2010: Hermann Müller und die Blütenbiologie. pp. 70-96 em: Ostendörfler e.V. (eds.) **Hermann Müller-Lippstadt (1829-1883), Naturforscher und Pädagoge**. Rangsdorf, Basiliken-Presse.
- Schneckenburger, S. 2013. "Müller informs me..." – Das "Biologendreieck" Down-Blumenau-Lippstadt. pp. 14-35. In: Schmidt-Loske, K., Westerkamp, C., Schneckenburger, S., Wägele, J. W. (eds.) **Fritz und Hermann Müller. Naturforschung Für Darwin**. Rangsdorf, Basiliken-Presse.
- Sprengel, C.K. 1793. **Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen**. – (Original Berlin, Vieweg) Reprint Lehre: Cramer, 1972.
- Stebbins, G.L. 1957. Self-fertilization and population variability in the higher plants. **American Naturalist**, 41, 337-54.
- Strasburger, E. 1877. Über Befruchtung und Zelltheilung. *Jenaische Ztschr. f. Naturwissenschaft*, 11, 435-536.
- Vallejo-Marin, M., Manson, J.S., Thomson, J.D. & Barrett, S.C.H. 2009. Division of labour within flowers: Heteranthery, a floral strategy to reconcile contrasting pollen fates. **Journal of Evolutionary Biology**, 22, 828-839.
- Vogel, S. 1958. Fledermausblumen in Südamerika. Ein Beitrag zur Kenntnis des chiropterophilen Stiltypus. **Österr. Bot. Z**, 104, 491-530.
- Vogel, S. 1966. Parfümsammelnde Bienen als Bestäuber von Orchideen und Gloxinien. **Österr. Bot. Z**, 113, 302-361.
- Vogel, S. 1968. Chiropterophilie in der neotropischen Flora. Neue Mitteilungen I. **Flora Abtl. B.**, 157, 562-602.
- Vogel, S. 1969a. Chiropterophilie in der neotropischen Flora. Neue Mitteilungen II. **Flora Abtl. B.**, 158, 185-222.
- Vogel, S. 1969b. Chiropterophilie in der neotropischen Flora. Neue Mitteilungen III. **Flora Abtl. B.**, 158, 289-323.
- Vogel, S. 1974. **Ölblumen und ölsammelnde Bienen. Reihe tropische und subtropische Pflanzenwelt**. Abhandl. Akad. Wiss. Lit. Mainz, math.-nat. Kl. 7.
- Vogel, S. 1978. Pilzmückenblumen als Pilzmimeten. **Flora**, 167, 329-366, 367-398.
- Vogel, S. 1986. **Ölblumen und ölsammelnde Bienen – Zweite Folge: Lysimachia und Macropis. Trop. Subtrop. Pflanzenwelt**, 54, 147-312.
- Vogel, S. 1990. **Ölblumen und ölsammelnde Bienen. Dritte Folge. Momordica, Thladiantha und die Ctenoplectridae. Trop. Subtrop. Pflanzenwelt** 73.
- Vogel, S. 1996. **Christian Konrad Sprengel's theory of the flower: the cradle of floral ecology**. In: Lloyd DG, Barrett SCH. (eds.) *Floral ecology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants*. New York, Chapman and Hall, 44-62.
- Vogel, S. 2012 1954. Floral-biological syndromes as elements of diversity within tribes in the flora of South Africa. (transl. from: **Blütenbiologische Typen als Elemente der Sippengliederung, dargestellt anhand der Flora Südafrikas**). Aachen: Shaker Verlag, 398 p.
- Vogel, S. 1997. Remarkable nectaries: structure, ecology, organophyletic perspectives I. Substitutive nectaries. **Flora**, 192, 305-333.
- Waser, N.M., Ollerton J. eds. 2006. **Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization**. Chicago, The University of Chicago Press, 488 pp.
- Wasserthal, L.T. 1997. The pollinators of the Malagasy star orchids *Angraecum sesquipedale*, *A. sororium* and *A. compactum* and the evolution of extremely long spurs by pollinator shift. **Botanica Acta**, 110, 343-359.
- Weiss, M.R. 1991. Floral colour changes as cues for pollinators. **Nature**, 354, 227-229.
- Westerkamp, C. 2012: 1822. p. 6-7 em Catálogo da exposição **Fritz Müller – Príncipe dos Observadores/ Fürst der Beobachter**. Disponível em http://issuu.com/martiusstaden/docs/catalogo_fritz_web [acesso 11 novembro 2013].
- Westerkamp, C. 2013. Fritz Müller-Itajahy - Der vielseitigste Erforscher organischer Kreuz- und Quer-Beziehungen. pp. 80-105 em: Schmidt-Loske, K., Westerkamp, C., Schneckenburger, S., Wägele, J. W. (eds.) **Fritz und Hermann Müller. Naturforschung Für Darwin**. Rangsdorf, Basiliken-Presse.
- Westerkamp, C., Fontes, L.R. & Schneckenburger, S. 2013. Verzeichnis der Schriften Fritz Müllers. pp. 336-361 In: Schmidt-Loske, K., Westerkamp, C., Schneckenburger, S., Wägele, J. W. (eds.) **Fritz und Hermann Müller. Naturforschung Für Darwin**. Rangsdorf: Basiliken-Presse.

- Wichler, G. 1936. Kölreuter, Sprengel, Darwin und die moderne Blütenbiologie. **Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin**, 1935, 305-341.
- Willmer, P. 2011. **Pollination and floral ecology**. New Jersey, UK, Princenton University Press, 778pp.
- Zepernick, B. & Meretz W. 2001. Christian Konrad Sprengel's life in relation to his family and his time. On the occasion of his 250th birthday. **Willdenowia**, 31, 141-152.
- Zillig, C. 2011. Mimetismo mülleriano. **Jornal de Santa Catarina**, 12206 (21.3.2011), 27.



Foto: André Rodrigo Rech

*** Capítulo 2 ***

A Flor: aspectos morfofuncionais e evolutivos

Simone de Pádua Teixeira¹, Cristina Ribeiro Marinho¹ e Juliana Villela Paulino²

¹ Faculdade de Ciências Farmacêuticas de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo (USP) – Av. do Café, s/n – CEP: 14040-903 – Ribeirão Preto-SP – Brasil. e-mail: spadua@fcrp.usp.br

² Centro de Ciências da Saúde (UFRJ), Cidade Universitária – CEP: 21941-902 – Rio de Janeiro-RJ.

Neste capítulo apresentamos o conceito de flor com suas controvérsias, bem como sua origem evolutiva, a morfologia associada à função e as etapas do desenvolvimento dos diferentes conjuntos de órgãos florais. O número, o arranjo e a forma dos órgãos florais são ressaltados, em especial a filotaxia e suas consequências para a sinorganização e simetria florais. Pontos altos nas apresentações dos verticilos florais são o cálice atuando também na atração de polinizadores e a corola na proteção do botão floral, o que indica que a delimitação das funções biológicas dos verticilos, como encontrada na literatura, é bastante simplista. O desenvolvimento floral é tratado no contexto da polinização, já que a origem das especializações florais precisa ser compreendida. Ênfase é dada ao modo e à etapa de desenvolvimento em que ocorrem a conexão de órgãos de mesma natureza ou de naturezas diferentes, e as alterações no número de verticilos e de órgãos por verticilo, que podem resultar em flores aclamídeas, monoclâmídeas, estaminadas ou pistiladas. Ainda, são tratadas a morfologia e a localização de estruturas secretoras, responsáveis pela produção, armazenamento e/ou liberação de substâncias utilizadas na atração de visitantes, na defesa da flor ou exercendo ambas as funções, tema pouco investigado na literatura. Fotografias e desenhos esquemáticos de flores provenientes de espécies da flora brasileira são apresentados para exemplificar os aspectos tratados. Enfoques inéditos ou de publicação recente são ressaltados em cada tópico.

Estruturas semelhantes a flores aparecem no registro fóssil há 140 milhões de anos, no Jurássico, marcando o provável aparecimento das angiospermas no planeta. O fóssil mais antigo conhecido de angiosperma, denominado *Archaeofructus liaoningensis*, foi encontrado no nordeste da China, possivelmente habitando ambientes aquáticos rasos. Seus ramos férteis seriam de natureza foliar, os estames numerosos e os carpelos conduplicados (dobrados dorsiventralmente) e dispostos em espiral, localizados acima da superfície da água, contendo óvulos numerosos; não havia pétalas ou sépalas (Sun *et al.* 1998). Embora a hipótese de *A. liaoningensis* como o grupo de plantas mais primitivo entre as angiospermas não seja amplamente aceita (Friis *et al.* 2003), a importância deste achado fóssil se deve ao fornecimento de novos dados sobre as angiospermas basais e à mudança no pensamento vigente de que flores grandes, chatas, espiraladas como as da magnólia, seriam mais primitivas (Friis *et al.* 2003).

Nos últimos anos, novos achados fósseis, de cerca de 100 milhões de anos, têm fornecido novas pistas sobre como seriam as primeiras flores, hipoteticamente semelhantes às de *Amborella trichopoda* Baill., considerada a linhagem mais basal das angiospermas existentes. *A. trichopoda* é a única espécie da família Amborellaceae, naturalmente encontrada na Nova Caledônia (conjunto de ilhas na Oceania), e tem sido alvo de inúmeros estudos morfológicos e de biologia reprodutiva (Endress & Igersheim 2000b; Tobe *et al.* 2000; Endress 2001; Thien *et al.* 2003; Buzgo *et al.* 2004). A caracterização da flor de *A. trichopoda* e de sua biologia por estes autores auxiliou na formação de um novo modelo para as primeiras flores, que seriam pequenas, unissexuais, de coloração inconspícua, órgãos dispostos em espiral, meria variável, estames sésseis e carpelo selado por secreção contendo óvulo único (Friis *et al.* 2003; Soltis *et al.* 2009).

A seguir apresentamos a estrutura das flores mais comumente encontradas, com considerações sobre a evolução de cada verticilo floral. A relação flor-polinizador será abordada nos capítulos subsequentes, ressaltando a importância da polinização por insetos na diversificação floral, que teve início há 70 milhões de anos, quando as angiospermas se espalharam pela Terra (Soltis & Soltis 2004).

Flor: conceito e estrutura

A flor tem sido conceituada como um ápice caulinar especializado ou como um ramo lateral com entrenós encurtados e apêndices hipoteticamente homólogos às folhas, modificados para funções reprodutivas – sépalas, pétalas, estames e carpelos (Eyde 1975; Fahn 1990; Endress 1994; Lersten 2004). Para aspectos detalhados da Teoria Foliar, ver Eyde (1975).

As funções reprodutivas atribuídas à flor devem ser bem compreendidas, já que, juntamente com o corpo vegetativo da planta, ela é parte do esporófito, ou seja, a geração assexuada no ciclo das angiospermas. A geração sexuada compreende os gametófitos masculino (grão de pólen ou tubo polínico) e feminino (saco embrionário), que se desenvolvem no interior dos órgãos florais ditos reprodutivos (Cocucci & Mariath 1995; 2004; Zinkl 2002). Assim, grão de pólen e saco embrionário não são partes da flor e não serão tratados neste capítulo.

Além de ser o local de produção e abrigo dos gametófitos, a flor está diretamente envolvida em várias etapas do processo reprodutivo, como a recepção do grão de pólen pelo estigma e o direcionamento do tubo polínico através do estilete até o óvulo, e daí ao saco embrionário (Fahn 1990; Lersten 2004). Além disso, nas plantas zoófilas, a

flor tem função importante na atração, olfativa ou visual, de animais polinizadores (Capítulos 6 e 7).

Entre a grande diversidade de tipos florais nas angiospermas, o mais comumente encontrado é a flor pedunculada com quatro conjuntos de órgãos, os verticilos florais – cálice, corola, androceu e gineceu, constituídos, respectivamente, por sépalas, pétalas, estames e carpelos (Fig. 2.1). As flores podem se apresentar solitárias ou agrupadas em inflorescências, que são classificadas de acordo com vários critérios, como ontogenia, forma e tamanho do eixo da inflorescência, presença e tamanho do pedúnculo etc. Verdadeiros tratados sobre inflorescências são encontrados na literatura, entre os quais destacamos Rickett (1944), Weberling (1965; 1988; 1992), Bell (1991), Greyson (1994), Weberling & Troll (1998), Tucker & Grimes (1999), Singer *et al.* (1999), Prenner *et al.* (2009), Endress (2010). Apesar da dedicação de vários autores ao tema, ainda há muitas controvérsias em relação à tipificação das inflorescências.

O pedúnculo floral é um eixo com a região distal dilatada, formando o receptáculo, onde os órgãos florais estão conectados e arranjados segundo padrões (filotaxia; Fig. 2.2): verticilado (Figs. 2.2 A-C), espiralado (Figs. 2.2 D,E), ou mesmo de forma caótica ou irregular (Fig. 2.2 F) (Endress 1990; 1994; Fahn 1990; Endress & Doyle 2007). O padrão espiralado é frequentemente encontrado nas linhagens mais basais de angiospermas, mas também são encontradas variações entre espiral e verticilado, do que se conclui que a filotaxia é bastante plástica nas angiospermas (Endress & Doyle 2007; Endress 2011).

Na filotaxia verticilada (Figs. 2.2 A-C), os órgãos são iniciados em ciclos, ordenados em círculos no ápice floral, formando verticilos regulares, cada verticilo sendo constituído por órgãos florais da mesma natureza (sépalas, pétalas, estames etc.). Os órgãos dos

verticilos subsequentes são geralmente alternos aos anteriormente formados, isto porque os primórdios surgirão com mais facilidade nas regiões do meristema floral com mais espaço livre disponível. Os órgãos surgem em pulsos, com plastocronos (intervalos de tempo entre a iniciação de dois órgãos sucessivos) desiguais e ângulos de divergências formados entre os órgãos adjacentes também desiguais. Os órgãos de um mesmo verticilo possuem plastocronos muito curtos ou mesmo inexistentes, porque a iniciação de órgãos costuma ser simultânea ou em uma sequência rápida em cada verticilo, embora o plastocrono entre dois verticilos geralmente seja longo. Não há um padrão de ângulos de divergências entre órgãos dentro de um mesmo verticilo ou entre verticilos diferentes (Endress 1990; Endress 1994; Endress & Doyle 2007).

Na filotaxia espiral (Figs. 2.2 D,E), os órgãos florais formam uma espiral ontogenética no ápice floral, surgindo em plastocronos mais ou menos iguais e formando ângulos de divergência mais ou menos regulares entre órgãos adjacentes (Endress 1990; Endress & Doyle 2007). Esta é a filotaxia geometricamente mais simples, apesar de ser, muitas vezes, mais difícil de ser observada (Endress 1994).

Filotaxia irregular ou caótica (Fig. 2.2 F), mais raramente encontrada e exemplificada em *Victoria cruziana* Orb. (Nymphaeaceae; Endress 2001), é, provavelmente, resultado de uma mudança no desenvolvimento do padrão verticilado, que acontece como consequência do aparecimento de órgãos colaterais, ou seja, dois órgãos surgem onde apenas um seria esperado. Portanto, filotaxia irregular tende a ocorrer quando os órgãos florais são numerosos e pequenos (Endress & Doyle 2007).

Um critério geométrico interessante utilizado para distinguir os padrões espiral e verticilado é a

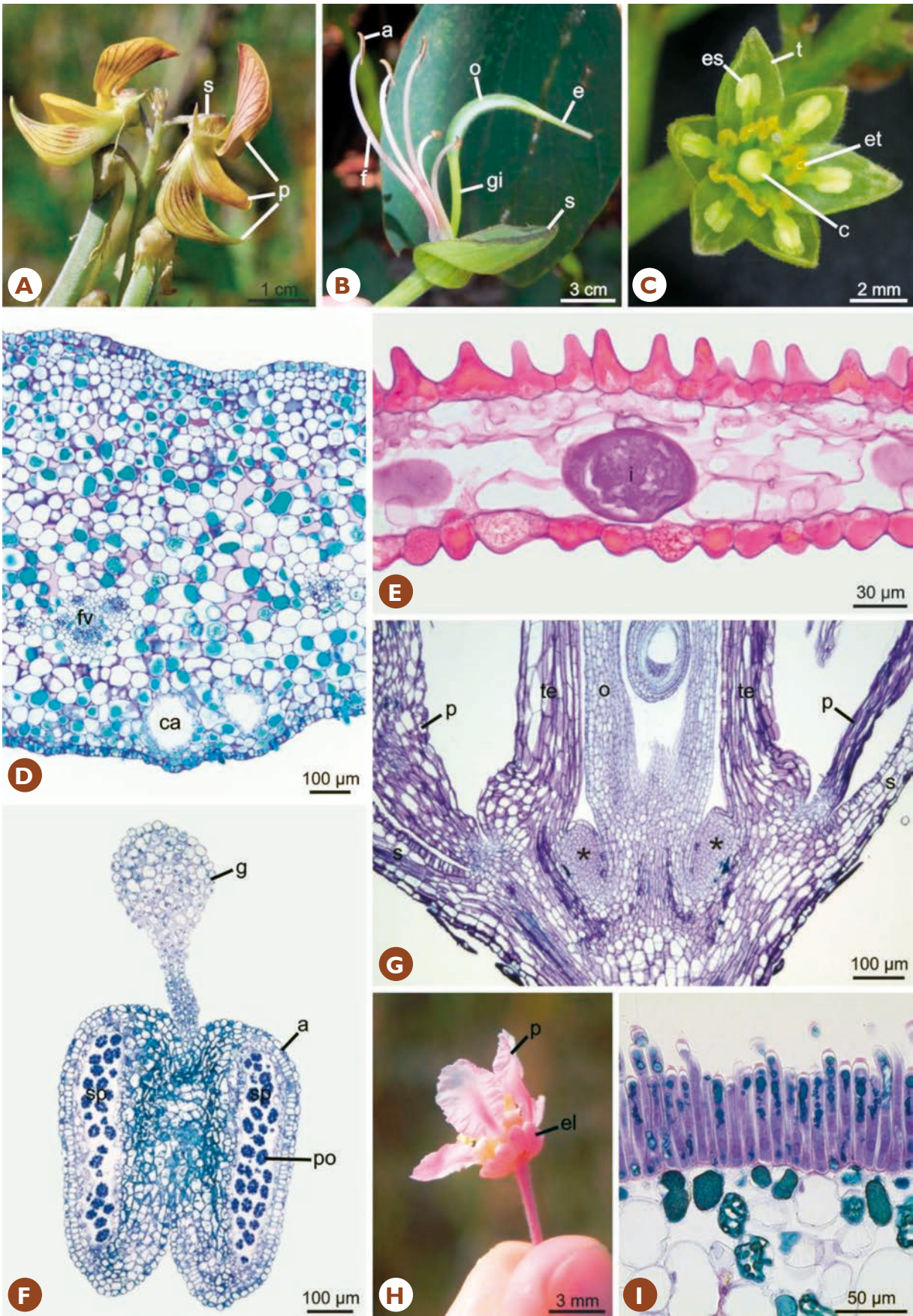


Figura 2.1 Morfologia floral de espécies de Leguminosae (A, B, D-G), Lauraceae (C) e Malpighiaceae (H-I). **(A)** Flor de *Crotalaria pallida* Aiton mostrando a corola zigomorfa (p = pétala, s = sépala). **(B)** Flor de *Bauhinia variegata* L. sem a corola evidenciando o cálice gamossépalo e o ovário súpero sustentado pelo ginóforo (a = antera, e = estilete, f = filete, gi = ginóforo, o = ovário). **(C)** Flor de *Persea americana* Mill. mostrando o perianto constituído de tépalas e os estaminódios produtores de néctar próximos ao carpelo (c = carpelo, es = estames, et = estaminódios, t = tépalas). **(D)** Corte transversal da sépala de *Hymenaea courbaril* L. evidenciando o mesofilo com espaços intercelulares, com células fenólicas coradas de verde e com cavidades secretoras voltadas para a superfície abaxial (coloração: azul de toluidina) (ca = cavidades secretoras, fv = feixe vascular). **(E)** Corte transversal da pétala de *Caesalpinia pulcherrima* (L.) Sw. mostrando o osmóforo constituído de células epidérmicas papilosas na superfície adaxial e mesofilo com espaços intercelulares e idioblasto secretor (coloração: PAS) (i = idioblasto). **(F)** Corte longitudinal da antera de *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville com glândula conectada ao conectivo e grãos de pólen agrupados em políades nos sacos polínicos (coloração: azul de toluidina) (g = glândula, po = políades, sp = sacos polínicos). **(G)** Corte longitudinal da flor de *Indigofera jamaicensis* Spreng. mostrando os nectários (asteriscos) no receptáculo entre o tubo estaminal e o ovário (coloração: azul de toluidina) (te = tubo estaminal). **(H)** Flor de *Pterandra pyroidea* A. Juss. evidenciando os elaióforos aos pares abaixo das sépalas (el = elaióforos, créditos de imagem: T. C. Barros). **(I)** Corte transversal do elaióforo de *P. pyroidea* mostrando a epiderme secretora constituída de células em paliçada.

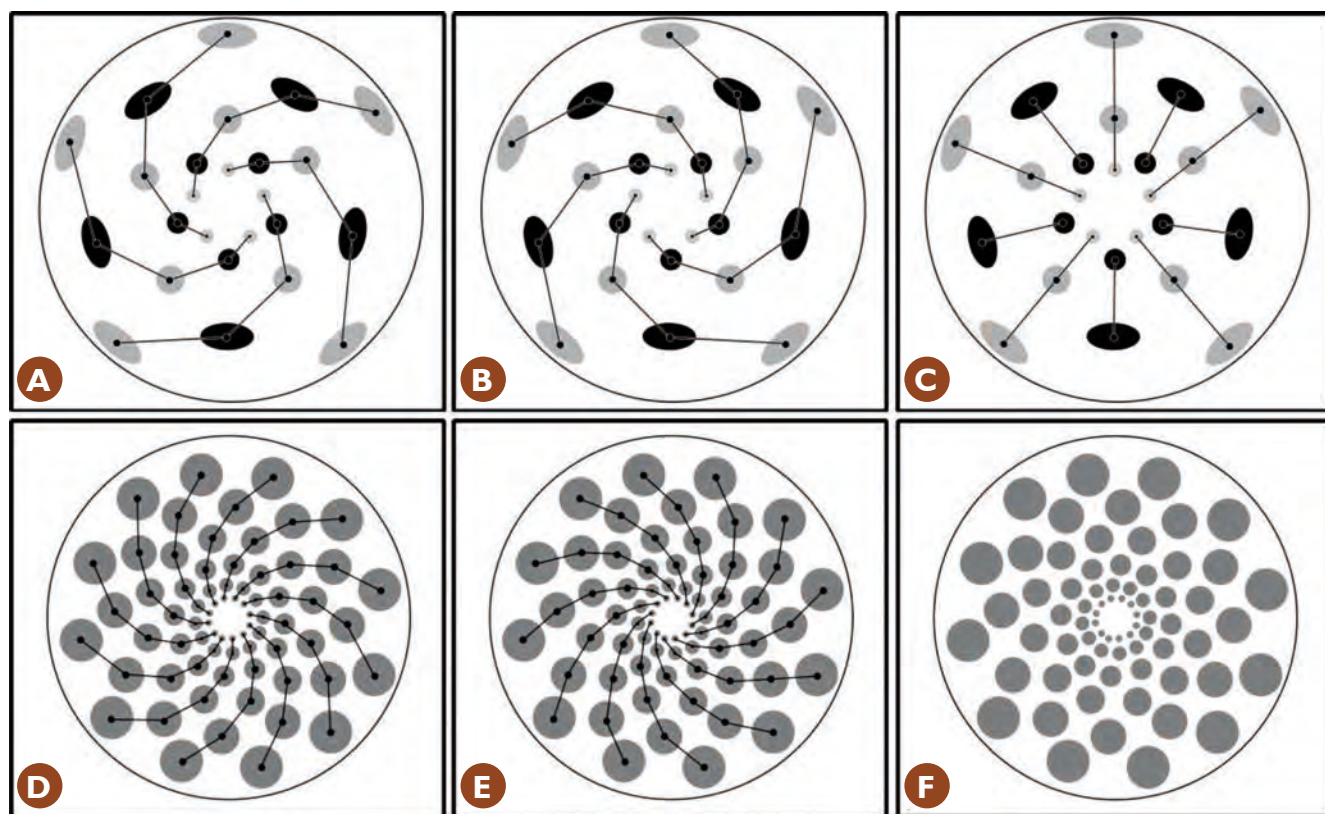


Figura 2.2 Padrões de filotaxia floral. **(A-C)** Filotaxia verticilada. **(A)** Note os parastíquios formados em sentido horário. **(B)** Note os parastíquios formados em sentido anti-horário. **(C)** Note os ortostíquios formados. **(D-E)** Filotaxia espiral. **(D)** Note os parastíquios formados em sentido horário. **(E)** Note os parastíquios formados em sentido anti-horário. **(F)** Ausência de ortostíquios. Esquema modificado de Endress & Doyle (2007).

análise da formação de parastíquios e ortostíquios em estádios iniciais do desenvolvimento floral. Parastíquios e ortostíquios são as linhas espirais e radiais, respectivamente, formadas por primórdios de órgãos florais adjacentes. Parastíquios e ortostíquios são visualizados durante a iniciação dos primórdios de órgãos florais no padrão verticilado (Figs. 2.2 A-C), enquanto no padrão espiral formam-se apenas parastíquios (Figs. 2.2 D,E) (Endress & Doyle 2007).

Diferente do que se acreditou por bastante tempo, a filotaxia provê estados de caráter bastante plásticos nas angiospermas basais. Não é possível afirmar qual o estado ancestral para as angiospermas, embora a filotaxia espiral predomine entre as Magnoliidae e as Laurales. Já nas eudicotiledôneas predomina a filotaxia verticilada (Endress & Doyle 2007).

A filotaxia verticilada possibilitou a sinorganização (conexão de peças florais), que culmina em uma unidade funcional, e as radiações adaptativas, encontradas em grupos mais derivados (Endress & Doyle 2007). A sinorganização floral, por sua vez, resulta em uma arquitetura floral complexa que pode interferir nos mecanismos de polinização das plantas. Em espécies de Papilionoideae (Leguminosae), por exemplo, a união de pétalas na corola e de filetes no androceu, resultando na flor papilionácea (Fig. 2.1 A), está intimamente associada à apresentação do pólen e ao suprimento de recurso para o polinizador (Westerkamp & Weber 1999). Nestas flores, a união das duas pétalas abaxiais (quilhas) confere proteção aos órgãos do androceu e gineceu; além disso, a união dos filetes de estames forma um tubo que delimita o disco nectarífero na base do carpelo. A fenestra na base do tubo, resultado da união parcial dos filetes (caso do androceu diadelfo e pseudomonadelfo), pode direcionar o animal polinizador ao disco nectarífero, facilitando a entrada da probóscide do inseto para a coleta de néctar (Tucker 2003a).

A filotaxia também tem sido associada aos padrões de simetria floral, sendo a verticilada geralmente associada à zigomorfia (simetria bilateral; Fig. 2.1 A) e a espiral, à actinomorfia (simetria radial, Fig. 2.1 C) (comparar as Figs. 2.2 A-C a 2.2 D,E), embora haja exceções (Jabbour *et al.* 2009). Estudos apontam para uma preferência dos insetos por flores zigomorfas (Gómez *et al.* 2006; Glover 2007), sendo esta, portanto, uma inovação chave importante para a atração de polinizadores e, conseqüentemente, para a diversificação em angiospermas (Sargent 2004).

O número, o arranjo e a forma dos órgãos florais definem o aspecto geral da flor, o que apresenta grande importância sistemática e ecológica, principalmente com relação aos processos de polinização (Endress 1994). Tais órgãos serão descritos a seguir.

A função de proteção do botão floral geralmente é atribuída às sépalas, órgãos geralmente verdes, robustos e pouco atrativos (Figs. 2.1 B,D). Especializações apresentadas pelas sépalas, relacionadas à proteção (Endress 1994), são a grande espessura, células fenólicas como barreira química (Fig. 2.1 D), indumento esclerificado voltado para a superfície abaxial, esclerênquima e ráfides no mesofilo como barreiras físicas (Uhl & Moore 1977; Marinho 2013). Semelhante às folhas, as sépalas verdes podem apresentar estômatos e mesofilo em paliçada repleto de cloroplastos, o que está relacionado à sua capacidade de realizar fotossíntese (Endress 1994). Também podem ser atrativas, principalmente quando apresentam glândulas de odor (ver tópico “Estruturas secretoras”, neste capítulo) ou quando são coloridas ou semelhantes às pétalas (p. ex., tépalas de Liliaceae) (Endress 1994; Ibanez *et al.* 2010; Marinho *et al.* 2014). Sépalas pouco vascularizadas e carnosas, como as observadas na flor de espécies de *Bactris* (Arecaceae), exercem função de corpo de alimentação atraindo polinizadores (Uhl & Moore 1977).

A atração visual de animais polinizadores à flor é atribuída principalmente às pétalas, caracterizadas por exibirem diferentes formas e cores e serem muito atrativas (Fahn 1990; Endress 1994) (Capítulo 7). Podem assumir a função de proteção, principalmente quando não há sépalas ou quando essas são diminutas. No último caso, enquanto o cálice protege o botão em início de desenvolvimento, a corola atua na proteção do botão em estádios mais avançados do desenvolvimento floral (Endress 1994; Paulino 2012). Nas flores polinizadas por animais, a anatomia das pétalas pode ser associada à função de atração, que pode ser alcançada pelo olfato (presença de glândulas de odor – ver tópico “Estruturas secretoras” e Capítulos 6 e 9) e pela visão, relacionada à forma, à cor e ao brilho da corola (Faegri & van der Pijl 1979; Endress 1994; Effmert *et al.* 2006; Marinho *et al.* 2014). As pétalas exibem células epidérmicas papilosas (Fig. 2.1 E), frequentemente associadas ao aumento da superfície de emissão das fragrâncias florais e da absorção e reflexão de luz, interferindo em sua cor e seu brilho (Fahn 1990; Endress 1994). Quanto mais papilosa for a epiderme, menos luz é refletida pela superfície, tornando a coloração da pétala mais saturada, uma característica bastante atraente para as abelhas, por exemplo (Kay *et al.* 1981; Lunau 1990; Endress 1994). Além disso, em alguns grupos como Orchidaceae, as células papilosas presentes nas pétalas são importantes no direcionamento dos polinizadores na flor (Kevan & Lane 1985; Davies & Turner 2004; Ascensão *et al.* 2005; Whitney *et al.* 2009). No entanto, o principal fator responsável pela coloração do perianto é a presença de pigmentos (p. ex., carotenoides, antocianinas e flavonoides absorvedores de luz ultravioleta), principalmente no interior das células da epiderme (Kay *et al.* 1981; Fahn 1990; Endress 1994). Já as flores polinizadas por agentes abióticos, como a água e o vento, geralmente não apresentam dispositivos relacionados à atração.

Dessa forma, frequentemente não apresentam cálice e corola e estes, quando presentes, são reduzidos e semelhantes, contribuindo para a exposição dos estames e carpelos (Endress 1994).

No geral, sépalas e pétalas apresentam células epidérmicas com paredes finas, cuticularizadas, mesofilo constituído de aerênquima e um sistema vascular pouco robusto, sem esclerênquima (Figs. 2.1 D,E) (Fahn 1990). A espessura da cutícula varia de fina a espessa e ornamentada (Marinho *et al.* 2014). A presença constante do aerênquima está relacionada ao brilho e à leveza destes órgãos (Endress 1994). No entanto, generalizações na anatomia são difíceis, pois sépalas e pétalas podem apresentar diferenças contrastantes relacionadas ao seu papel biológico.

Nas linhagens mais antigas o perianto, quando presente, não é constituído de pétalas e sépalas distintas; já nas linhagens mais derivadas, o perianto é presente e geralmente ocorre união entre órgãos no mesmo verticilo (sépalas-sépalas, pétalas-pétalas) ou mesmo entre verticilos diferentes (Endress 2011).

O estame é geralmente subdividido em filete e antera (Fig. 2.1 B). A antera aloja os sacos polínicos (geralmente quatro, dois em cada teca), onde estão as células precursoras dos grãos de pólen (Fig. 2.1 F) (Fahn 1990; Endress 1994; Mariath *et al.* 2003). Pode apresentar diferentes tamanhos, número de tecas (uma a quatro), tipo de deiscência (longitudinal, valvar ou poricida) etc. A grande diversidade morfológica da antera pode estar associada à forma de dispersão dos grãos de pólen. Anteras longas com deiscência poricida, por exemplo, são comuns em espécies polinizadas por abelhas, que utilizam a vibração para a coleta de pólen (ex. *Cassia*, *Miconia*, *Solanum*) (Endress 1994). Os estames também podem assumir funções de produção de odor e néctar (Fig. 2.1 C). Em alguns casos, os grãos de pólen produzidos são

utilizados como alimento pelos visitantes florais e polinizadores, pois são ricos em nutrientes como aminoácidos, polissacarídeos, lipídios e vitaminas, sendo considerados uma importante recompensa floral, principalmente para besouros, moscas e abelhas. Pode haver uma distinção topográfica e/ou morfológica entre os estames nos quais o pólen produzido é utilizado como recurso (alimento) ou para a fertilização. Os estames de alimentação costumam ser menores, porém mais visíveis aos polinizadores, enquanto os estames de fertilização são maiores e camuflados (Endress 1994; Bernhardt 2009). Uma exceção é observada em Lecythidaceae (ex. *Couroupita guianensis* Aubl.), cujos estames nos quais o pólen produzido é utilizado como alimento são maiores e localizados em um capuz, recobrando os estames envolvidos na fertilização (Ormond *et al.* 1981; Yarsick *et al.* 1986). O conectivo (parte da antera que a liga ao filete) é constituído por tecido que pode se expandir e formar apêndices (Fig. 2.1 F) com funções biológicas distintas, entre elas: recompensa para os visitantes florais na forma de corpos de alimentação ou nectários (p. ex., Melastomataceae; ver tópico “Estruturas secretoras”), proteção de anteras e ovários, liberação de odor para atração de polinizadores (p. ex., espécies de Solanaceae) e produção de substâncias pegajosas que aderem o pólen ao corpo do visitante floral (Chaudhry & Vijayaraghavan 1992; Sazima *et al.* 1993; Endress 1994; Luckow & Grimes 1997).

A evolução dos estames tem resultado em menores variações em sua estrutura e função. Flores de linhagens ancestrais exibem estames que podem não conter filete, ser carnosos, coloridos, odoríferos, atuando na atração de polinizadores, por exemplo. Nas linhagens mais derivadas, os estames são diferenciados em filete e antera e os filetes são delgados. Pode ocorrer união entre filetes (p. ex., em espécies de Leguminosae, subfamília Papilionoideae),

entre anteras (nos representantes de Asteraceae) e mesmo entre filetes e pétalas (nos representantes de Bignoniaceae e Lamiaceae). A interpretação de características como anteras extrorsas (presentes nas magnolídeas e monocotiledôneas basais) e com deiscência valvar (presentes nas magnolídeas e em fósseis do Cretáceo) como plesiomorfias ainda é controversa e carece de estudos, pois espécies de linhagens basais também exibem anteras introrsas com deiscência longitudinal (Endress & Doyle 2009; Endress 2011).

O carpelo (Figs. 2.1 B,C) está geralmente estruturado em ovário, estilete e estigma, todos com variação morfológica considerável. O ovário pode conter um ou mais lóculos, onde estão localizados um ou vários óvulos, presos à superfície interna do ovário pela placenta. A localização diversa da placenta no ovário proporcionou vários tipos de classificações (p. ex., placentação basal, central livre, parietal etc.) (Endress 1994; Lersten 2004). O estilete é a parte do carpelo que conecta o ovário ao estigma e pode ser classificado como oco (presença de um canal estilar central) ou compacto. No centro do estilete ocorre o tecido transmissor, constituído de células secretoras que atuam no direcionamento do tubo polínico até o óvulo (Fahn 1990; Endress 1994). O estigma (Fig. 2.3 L) é a região geralmente apical do carpelo, que apresenta uma grande variedade de formas e exerce um papel fundamental na adesão, no reconhecimento e na germinação do grão de pólen. Em estado receptivo, a superfície estigmática pode ser seca, sem secreção fluida livre (estigma seco), ou úmida, com secreção fluida livre (estigma úmido) (Heslop-Harrison & Shivanna 1977; Fahn 1990; Lersten 2004). Há espécies de Papilionoideae (Leguminosae), por exemplo, com estigmas semisseco, que exibem características intermediárias entre o seco e o úmido, em que o exsudato fica retido por uma cutícula na fase receptiva (Costa *et al.* 2014). Os estigmas secos

e ramificados predominam nas espécies polinizadas pelo vento, mas, assim como os estigmas úmidos, também podem ocorrer em grupos com diferentes tipos de polinizador (Heslop-Harrison & Shivanna 1977; Endress 1994). As espécies que apresentam estigmas semissecos são coincidentemente polinizadas por animais que, ao tocarem a superfície estigmática, rompem a cutícula, expondo o exsudato (Hiscock *et al.* 2002; Basso-Alves *et al.* 2011; Costa *et al.* 2014).

A posição do gineceu em relação ao receptáculo floral e demais órgãos é utilizada para a classificação da flor em três tipos: hipógina – apresenta ovário súpero (os carpelos estão na extremidade do eixo floral) (Figs. 2.1 B,C); perígina – apresenta ovário semi-ífero (o perianto e os estames estão na extremidade de uma expansão do receptáculo e se localizam acima dos carpelos); e epígina – apresenta ovário ífero (o receptáculo engloba os carpelos). Ocorrem variações na disposição do gineceu, sendo que, em alguns casos, parte do receptáculo pode se alongar e elevar os órgãos reprodutivos muito acima do ponto de inserção dos outros órgãos florais, como o ginóforo das Leguminosae (Fig. 2.1 B) e o androginóforo presente em *Passiflora* (Fahn 1990; Endress 1994; Lersten 2004). Entretanto, em ambos os casos, o ovário é súpero e a flor continua sendo classificada como hipógina.

O surgimento do carpelo é considerado uma das inovações mais proeminentes na evolução das angiospermas, pois permitiu a ocorrência de processos importantes de proteção aos gametas e aos óvulos na reprodução sexual, sendo possivelmente um dos principais fatores de sucesso evolutivo do grupo (Richards 1997). O carpelo nas primeiras flores era pouco modificado, sem diferenciação de estigma, por exemplo, embora a polinização fosse sempre indireta (sem contato direto entre pólen e óvulo). A angiospermia (fechamento do carpelo)

nas linhagens basais de angiospermas (a maioria dos representantes do grado ANITA, de Chloranthaceae e Ceratophyllaceae) ocorre superficialmente, por secreção, sem que haja união entre células. A evolução do carpelo tem resultado em sincarpia, diferenciação em ovário, estilete e estigma, menor número de óvulos e angiospermia completa (união completa, sem secreção), como observado nas eudicotiledôneas (Endress & Igersheim 2000a, Endress 2011).

Estruturas secretoras florais

Estruturas secretoras são células ou tecidos que produzem, armazenam e/ou liberam metabólitos especiais, responsáveis pela interação da planta com outros seres vivos (Fahn 1979; 2002). Na flor, são pouco estudadas, embora estejam presentes em todos os órgãos, assumindo dois papéis biológicos fundamentais: atração e/ou defesa (Marinho 2013). Estruturas secretoras envolvidas apenas na defesa do botão floral podem ser exemplificadas pelos tricomas secretores encontrados nas sépalas de *Bauhinia curvula* Benth. e *B. rufa* (Bong.) Steud. (Leguminosae); outros exemplos são osmóforos e o nectário encontrados nestas espécies, envolvidos na atração de polinizadores (Marinho *et al.* 2014; Marinho 2013). É possível que os osmóforos também assumam ambas as funções, dependendo dos compostos produzidos, atraindo um grupo de animais polinizadores ao mesmo tempo em que repelem alguns fitófagos ou polinizadores secundários (Marinho 2013) (Capítulo 7). As estruturas secretoras de atração podem ser subdivididas em duas categorias: atração pelo olfato (glândulas de odor ou osmóforos) e atração por recurso (nectários florais, elaióforos e estruturas secretoras de resina) (Endress 1994).

As glândulas de odor ou osmóforos são responsáveis pela síntese e liberação de substâncias voláteis durante a antese. Ocorrem principalmente nas pétalas

(Fig. 2.1 E), mas também podem ser encontradas em sépalas (p. ex., *Bauhinia rufa* [Bong.] Steud. e *Tipuana tipu* [Benth.] Kuntze, Leguminosae), estames, estaminódios (p. ex., *Jacaranda oxyphylla* Cham., Bignoniaceae), anteras (*Cyphomandra* sp., Solanaceae) e no receptáculo (p. ex., *Nelumbo nucifera* Gaertn., Nelumbonaceae) (Sazima *et al.* 1993; Vogel & Hadacek 2004; Guimarães *et al.* 2008; Marinho *et al.* 2014). Tais glândulas são classificadas em dois tipos: os osmóforos típicos, constituídos por tecidos secretores especializados, restritos a certas regiões (Fig. 2.1 E), e os osmóforos difusos, compostos de células epidérmicas e/ou parenquimáticas comuns distribuídas de forma difusa no(s) órgão(s) floral(is). Os osmóforos típicos são caracterizados por células epidérmicas papilosas com núcleos proporcionalmente grandes, citoplasma denso, cutícula reduzida e vascularização rica (Vogel 1990; Endress 1994; Effmert *et al.* 2006; Marinho *et al.* 2014). São comumente descritos nas pétalas de espécies de Orchidaceae, mas também ocorrem em espécies de outras famílias (p. ex., Apocynaceae, Araceae, Aristolochiaceae, Nelumbonaceae e Passifloraceae) (Pridgeon & Stern 1983; 1985; Vogel 1990; Curry *et al.* 1991; Skubatz *et al.* 1996; Stpiczyńska 2001; Teixeira *et al.* 2004; Vogel & Hadacek 2004; Ascensão *et al.* 2005; García *et al.* 2007; Pansarin *et al.* 2009; Wiemer *et al.* 2009; Melo *et al.* 2010; Płachno *et al.* 2010). Já os osmóforos difusos, apesar de serem mais comuns, são muito pouco estudados, pois geralmente não apresentam características morfológicas que os distingam das demais células, sendo de difícil localização (Marinho *et al.* 2014). Apesar de serem frequentemente relacionados à atração de polinizadores pelo olfato, os osmóforos também podem atuar como glândulas de recompensa, como, por exemplo, em orquídeas que são polinizadas por machos de abelhas Euglossina (Capítulo 9) (Nilsson 1992; Teichert *et al.* 2009). Devido à grande produção de odor, os osmóforos

dessas flores apresentam grandes superfícies que, como em *Stanhopea* (Orchidaceae), podem ser repletas de cristas e reentrâncias, além de apresentar grandes quantidades de amido que desaparecem somente no fim da antese, garantindo o aporte energético às células desta estrutura secretora (Stern *et al.* 1987).

Nectários são estruturas secretoras de néctar (Fahn 1979; 1990). Podem ocorrer em qualquer órgão aéreo da planta, e, dependendo de sua localização, são classificados em nectários florais (ocorrem na flor) e extraflorais (ocorrem no corpo vegetativo) (*sensu* Caspary 1848 *apud* Schmidt 1988). Nectários florais são relatados em todos os órgãos da flor, como no perianto (p. ex., *Swietenia macrophylla* King, Meliaceae), no receptáculo (p. ex., *Indigofera*, Leguminosae; Fig. 2.1 G), nos estames (p. ex., base dos estames de muitas Mimosoideae, Leguminosae e no conectivo de espécies de Melastomataceae), nos estaminódios (p. ex., *Persea americana* Mill., Lauraceae; Fig. 2.1 C), nas paredes do ovário (p. ex., septo do ovário em várias monocotiledôneas) e na base do estilete (p. ex., algumas Asteraceae) (Smets 1986; Fahn 1979; 1990; Varassin *et al.* 2008; Paiva 2011). Com relação à função (*sensu* Delpino 1868-1874 *apud* Schmidt 1988), os nectários são classificados em nupciais (relacionados à polinização, mas não necessariamente florais – ver trabalho sobre *Acacia terminalis* (Salisb.) J.F. Macbr. – Knox *et al.* 1985) e extranupciais (não relacionados à polinização, mas que podem ocorrer na flor). A maioria dos nectários florais é também nupcial, ou seja, está diretamente envolvida nos processos de polinização. No entanto, em alguns casos, os nectários florais podem assumir o papel de defesa, como os nectários calicinais de *Ipomoea* (Convolvulaceae), que atraem formigas agressivas, responsáveis pela proteção da planta contra herbívoros (Keeller & Kaul 1984; Endress 1994), e, portanto, devem ser classificados como nectários extranupciais. Independente dessas

classificações, nectários são constituídos de um tecido nectarífero, geralmente composto de epiderme, parênquima especializado e sistema vascular.

Morfológicamente, os nectários são classificados em duas categorias: estruturados (apresentam morfologia externa e/ou interna distinta; Fig. 2.1 G) e não estruturados (apresentam morfologia externa e/ou interna semelhante aos tecidos adjacentes). Os nectários estruturados exibem parênquima nectarífero composto de células pequenas com paredes finas, núcleo volumoso, citoplasma denso, pequenos vacúolos e vascularização rica, com elevada proporção de elementos do floema. A secreção de néctar, caracterizada pela liberação de solução açucarada do simplasto para o apoplasto, ocorre através de células secretoras que ocupam todo ou parte do tecido nectarífero. Quando estas células são estritamente parenquimáticas, o néctar é liberado para os espaços intercelulares e, então, para o ambiente via estômatos geralmente modificados (o que é comum nos nectários não estruturados). Quando a epiderme participa do processo de secreção, a liberação do néctar é afetada pela presença da cutícula que pode se romper, apresentar poros ou ser permeável ao néctar (Fahn 1979; 1990; Nicolson *et al.* 2007). Nos nectários estruturados, as células epidérmicas, quando secretoras, podem apresentar uma grande variedade de formas, como papilas, tricomas uni ou pluricelulares e células cúbicas ou em paliçada (Fahn 1979).

Em vez de néctar e pólen, algumas flores oferecem óleos, que são produzidos e liberados em glândulas denominadas elaióforos. Os elaióforos são constituídos por epiderme secretora, cujas células são papilosas ou em paliçada (Fig. 2.1 I) e que podem conter anexos como tricomas uni ou pluricelulares (Simpson & Neff 1981; Endress 1994; Machado 2004; Pansarin *et al.* 2009). Ocorrem frequentemente em pares e se dispõem na lateral da flor (Fig. 2.1 H), características

relacionadas ao método de coleta do óleo pela abelha, que é feito pelas pernas dianteiras ou medianas. Os óleos florais, compostos principalmente de ácidos graxos, são utilizados na nutrição das larvas e na construção do ninho (Capítulo 6).

Muitos insetos coletam resinas para a construção do ninho. Embora as resinas sejam coletadas de ferimentos de várias plantas, cinco gêneros (*Clusia*, *Chrysochlamys* e *Tovomitopsis* – Clusiaceae, *Clusiella* – Calophyllaceae e *Dalechampia* – Euphorbiaceae) exibem flores ou inflorescências com glândulas especializadas na síntese e secreção de tal composto (Simpson & Neff 1981; Armbruster 1984, Gustafsson & Bittrich 2002). Em *Clusia valerioi* Standl., por exemplo, as resinas são produzidas em canais secretores presentes nos filetes das flores estaminadas e nos estaminódios das flores pistiladas (Hochwallner & Weber 2006).

Enquanto a presença de elaióforos e de estruturas secretoras de resinas na flor tem relação com um determinado grupo de polinizador, como as abelhas, osmóforos e nectários ocorrem de forma generalizada nas flores polinizadas por diferentes grupos de animais (Endress 1994; Marinho *et al.* 2014). No entanto, a posição e a estrutura dos nectários florais podem ser relacionadas aos agentes polinizadores, visto que nectários mais robustos são comuns nas flores que produzem grande quantidade de néctar, como as polinizadas por morcegos e aves (Wallace 1977; Endress 1994; Marinho 2013). Já as flores polinizadas por agentes abióticos não apresentam estruturas secretoras relacionadas à atração, com exceção dos nectários relictuais observados em flores de espécies anemófilas que ocorrem em ilhas oceânicas (Endress 1994; Nicolson *et al.* 2007).

Com exceção dos nectários, as glândulas de atração estão predominantemente restritas aos órgãos

florais. Entretanto, as estruturas secretoras relacionadas à defesa geralmente estão distribuídas de forma generalizada em todo o corpo da planta, como tricomas, emergências, coléteres, canais, cavidades (Fig. 2.1 D), idioblastos (Fig. 2.1 E) e laticíferos (Demarco *et al.* 2006; Martins *et al.* 2010; Souza *et al.* 2013; Marinho 2013).

Flor: desenvolvimento

O início do desenvolvimento da flor é marcado pela transição do meristema vegetativo para o meristema reprodutivo, o que é considerado uma das mudanças mais drásticas do desenvolvimento da planta (Araki 2001). A indução da transição da fase vegetativa para a fase reprodutiva é regulada por uma rede gênica complexa, bem estudada em espécies-modelo, como *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Rodrigues & Kerbauy 2009), rede esta que controla a regulação hormonal, atrelada a condições ambientais como luz e temperatura (Araki 2001).

Embora o meristema vegetativo seja considerado homólogo ao reprodutivo (Arber 1946), há diferenças morfológicas e funcionais entre eles. Uma das principais diferenças está relacionada ao fato de o meristema vegetativo apresentar crescimento indeterminado, enquanto o reprodutivo apresenta crescimento determinado, com poucas exceções, como *Nymphaea prolifera* Wiersema (Grob *et al.* 2006). Há ainda um aumento pronunciado na quantidade de plasmodesmos na transição do meristema vegetativo para o reprodutivo, o que gera um aumento na comunicação entre as células nesta região (Ormenese *et al.* 2000; Milyaeva 2007; Kwiatkowska 2008). Outra diferença notável ocorre no padrão de zonação, relacionada ao tamanho das células das zonas central e periférica do meristema. No meristema vegetativo, as células da zona central são, frequentemente, maiores que

as da zona periférica, enquanto no reprodutivo as células da zona periférica aumentam em tamanho, não sendo mais possível distingui-las das demais células (Kwiatkowska 2008).

Os estádios que resultam na formação dos órgãos florais são divididos didaticamente em: iniciais ou organogenéticos (Figs. 2.3 A-D,I) – determinação da localização de órgãos, do número de órgãos de cada tipo e da coordenação de sua iniciação; intermediários ou de formação (Figs. 2.3 F-H) – diferenciação de formas, ou seja, expressão da forma dos órgãos florais; e finais ou de diferenciação (Figs. 2.3 J-L) – diferenciação de células e especializações (Foster & Gifford 1974).

Em geral, a ordem de iniciação dos verticilos em sucessão vertical (eixo centrodistal) no ápice floral é acrópeta (Figs. 2.3 A-E): cálice, corola, androceu e gineceu. Entretanto pode ocorrer sobreposição no tempo de iniciação, ou seja, a iniciação dos órgãos em um verticilo pode ocorrer concomitantemente à dos órgãos no verticilo anterior, fenômeno comumente encontrado em espécies de Leguminosae (Moço & Mariah 2009; Paulino *et al.* 2011; Leite *et al.* 2014) e Linaceae (Schewe *et al.* 2011).

Apesar de muito raro, pode ocorrer iniciação basípeta (centrífuga) dos verticilos florais, com interrupção de um ou alguns verticilos no tempo de iniciação. Nestes casos há um desenvolvimento centrífugo de órgãos de diferentes zonas ou verticilos (Rudall 2010). Ilustram este caso *Platycrater arguta* Siebold & Zucc. (Hydrangeaceae), na qual os carpelos são iniciados antes dos estames (Ge *et al.* 2007), e *Lythrum salicaria* L. (Lythraceae), em que as pétalas são os últimos órgãos a surgir (Cheung & Sattler 1967; Rudall 2010). Em Leguminosae a interrupção de verticilos no tempo de iniciação é relativamente comum devido à iniciação precoce do

carpelo, resultando em uma iniciação acrópeta mista (Tucker 1987; Mansano *et al.* 2002; Paulino *et al.* 2011; Leite *et al.* 2014).

A ordem de iniciação dos órgãos florais dentro de um mesmo verticilo é analisada em um eixo abaxial-adaxial no ápice floral, ou seja, ordem de iniciação em sucessão transversal. Os primórdios de órgãos florais iniciam-se simultaneamente, isto é, todos ao mesmo tempo, ou sucessivamente. A Fig. 2.4 ilustra as diferenças encontradas na ordem de iniciação dos órgãos florais em sucessão transversal. A ordem de iniciação dos órgãos em um verticilo, juntamente com a disposição e o tempo de alongamento dos primórdios, pode definir a simetria floral (Tucker 1996; Tucker 2003a). Iniciação unidirecional no perianto, por exemplo, resulta em flores com simetria fortemente zigomorfa, exemplificado em algumas espécies de Leguminosae (Tucker 1984; Paulino *et al.* 2011), Lamiaceae e Scrophulariaceae (Tucker 1999). Nestes casos, as pétalas se especializam na proteção dos estames e carpelos, restringindo a atividade do polinizador (Tucker 1999; Rudall & Bateman 2002; Tucker 2003a).

As sépalas, em geral, são os primeiros órgãos do perianto a surgir no meristema floral, muitas vezes em ordem helicoidal (Figs. 2.3 C e 2.4 B) (Endress 1994), ou, mais raramente, em ordem unidirecional reversa (Fig. 2.4 G) (Paulino 2012), ordem unidirecional modificada (Figs. 2.3 B e 2.4 F) (Leite *et al.* 2014), ordem unidirecional (Fig. 2.4 E) (Paulino *et al.* 2011; Paulino 2012), ordem sequencial modificada (Leite *et al.* 2014) e em um meristema em anel (Figs. 2.3 D e 2.4 H). Seu alongamento é, geralmente, rápido, já nos estádios iniciais do desenvolvimento floral, assumindo o papel de proteção dos órgãos mais internos ainda em iniciação, embora exceções possam ocorrer, como em *Lupinus* (observação pessoal). Em algumas espécies há também a formação de bractéolas (estruturas

foliares pareadas), sendo os primeiros produtos do ápice floral (Tucker 1987), localizadas externamente às sépalas (Fig. 2.3 A). Apesar de surgirem no ápice floral, as bractéolas não são consideradas órgãos da flor, pois, geralmente, não se encontram integradas à arquitetura floral, sendo frequentemente muito pequenas e caducas. Exercem funções importantes, em especial nos estádios iniciais do desenvolvimento floral. Como são os dois primeiros órgãos iniciados no ápice floral em posição lateral, elas medeiam e protegem os primórdios de sépalas que estão se iniciando (Endress 1994; Prenner 2004a).

As pétalas, ao contrário das sépalas, são iniciadas, usualmente, em ordem simultânea (Figs. 2.3 B e 2.4 D) (Endress 1994). Entretanto, outros padrões também podem ser encontrados na sua ordem de iniciação, sendo eles o unidirecional (Figs. 2.3 E e 2.4 E) (Teixeira *et al.* 2009; Paulino *et al.* 2011), o helicoidal (Fig. 2.4 B) (Tucker 1989) e até mesmo o errático (Fig. 2.4 A) (p. ex., *Inga grandis* T.D. Penn., Leguminosae) (Paulino 2012). É comum ocorrer um atraso da iniciação das pétalas em relação às sépalas, havendo, muitas vezes, sobreposição com os primórdios de estames (Paulino *et al.* 2011). O alongamento das pétalas é tardio no desenvolvimento floral, de forma que elas podem ser inconspícuas até próximo à antese (Endress 1994). No entanto, em alguns casos, como o de espécies de *Acacia* e *Inga* (Leguminosae) (Paulino 2012), apesar do alongamento tardio, as pétalas se alongam mais que as sépalas, assumindo o papel de verticilo de proteção dos primórdios mais internos na flor em desenvolvimento (Fig. 2.3 F).

Os estames surgem no ápice floral em posição geralmente alterna à das pétalas (Fig. 2.3 E). Seu número, sua posição e ordem de iniciação são muito variáveis entre as angiospermas. A ordem de iniciação no androceu pode apresentar variações em

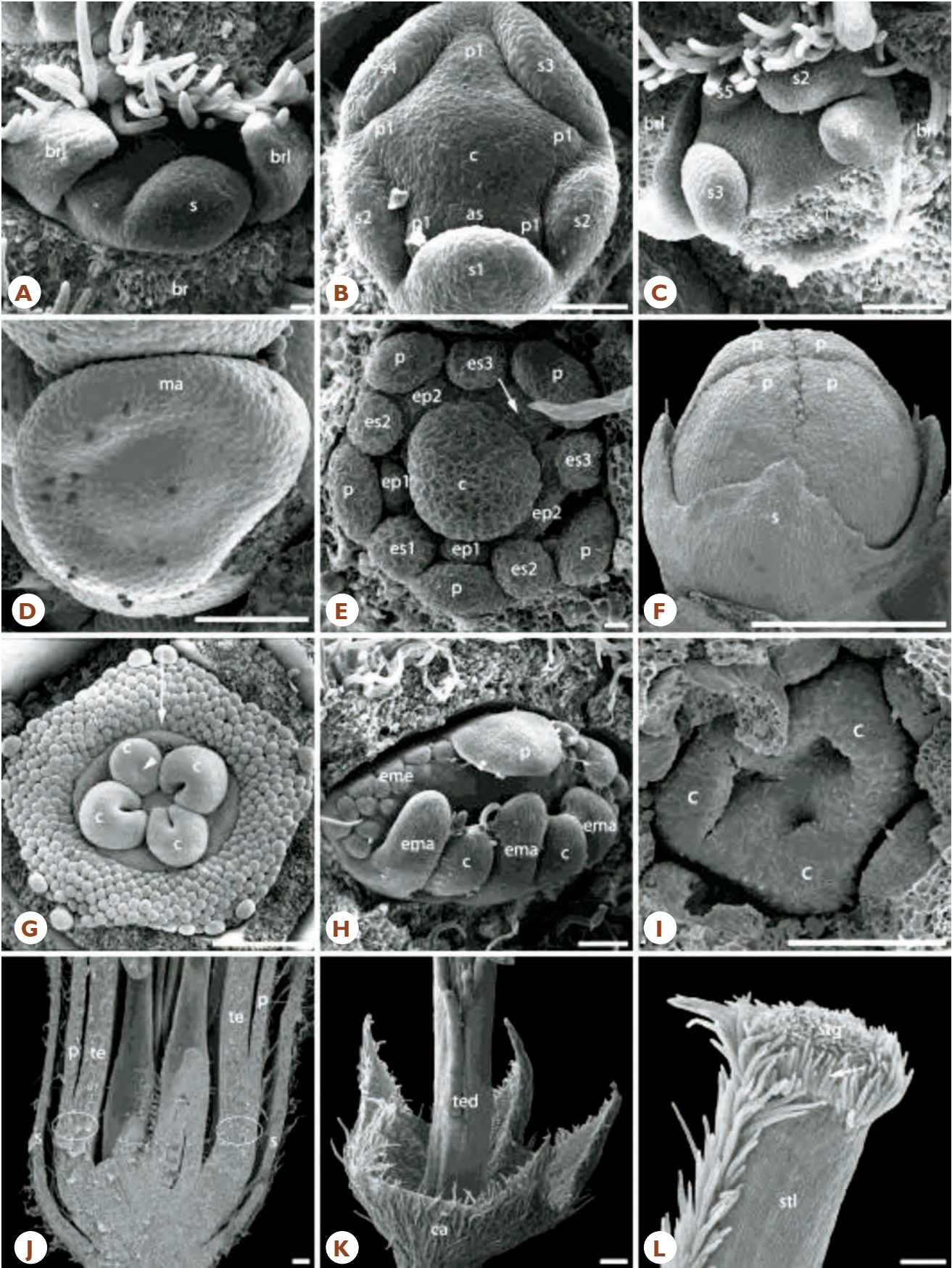


Figura 2.3 Aspectos do desenvolvimento floral em espécies de Leguminosae (A-H, J-L) e Melastomataceae (I). **(A)** Par de bractéolas em posição lateral, externo às sépalas, no início do desenvolvimento floral de *Cassia fistula* L. **(B)** Sobreposição de iniciação de verticilos florais em *Dypteryx alata* Vogel. Note a iniciação unidirecional modificada dos primórdios de sépalas. Iniciação simultânea dos primórdios de pétalas e o primórdio de carpelo surgindo concomitantemente ao primeiro primórdio de estame antessépalo, ou seja, antes dos demais estames antessépalos e do verticilo de estames antepétalos, o que caracteriza uma ordem de iniciação em sucessão vertical acrópeta mista (créditos de imagem: V. G. Leite). **(C)** Observe a ordem de iniciação helicoidal no verticilo de sépalas de *Cassia fistula* L. **(D)** Verticilo de sépalas iniciando-se em um meristema em anel em *Acacia celastrifolia* Benth. **(E)** Desenvolvimento de todos os órgãos florais em *Indigofera lespedezioides* Kunth., mostrando que, no padrão verticilado, os mesmos se desenvolvem alternos aos órgãos do verticilo adjacente. Note a iniciação unidirecional dos estames antessépalos e antepétalos; a seta indica onde surgirá o último primórdio de estame antepétalo, em posição adaxial. **(F)** Botão floral de *Acacia celastrifolia* evidenciando as pétalas que se alongam mais que as sépalas, assumindo o papel de proteção dos primórdios mais internos. Note o cálice aberto, fundido na base. **(G)** Botão floral de *Inga bela* M. Sousa evidenciando o androceu poliândrico, formado em ordem centrípeta (seta) e os carpelos livres no centro do meristema floral. Note que três carpelos assumem a forma plicada, e um dos carpelos, a forma intermediária (cabeça de seta), com uma zona plicada e uma pequena zona ascidiada, durante o desenvolvimento. **(H)** *Swartzia dipetala* Willd. ex Vogel. Dois carpelos livres que se iniciam em posição abaxial, alternos aos estames maiores, deslocados do centro do meristema floral. **(I)** *Rhynchanthera grandiflora* (Aubl.) DC. Três carpelos iniciados no centro do meristema floral, fundidos, formando o gineceu sincárpico (créditos de imagem: J. P. Basso-Alves). **(J)** Note a adnação de pétalas e tubo estaminal (círculos), formando um tubo fundido apenas na base, circundando os carpelos em *Inga congesta* T.D. Penn. **(K)** Tubo estaminal diadelfo (nove estames unidos e um livre), que circunda o carpelo e o nectário, situado na base do carpelo em *Indigofera lespedezioides*. Note o cálice unido na base. **(L)** Estigma e porção distal do estilete de *Crotalaria lanceolata* E. Mey. Note tricomas simples (não secretores) na margem do estigma. Símbolos: a = androceu, br = bráctea, brl = bractéola, c = carpelo, ema = estame maior, eme = estame menor, ep = estame antepétalo, es = estame antessépalo, ma = meristema em anel, p = pétala, s = sépala, stg = estigma, stl = estilete, te = tubo estaminal, ted = tubo estaminal diadelfo. Escala: A = 20 µm, B = 50 µm, C-D, H-I, L = 100 µm, E = 10 µm, F = 500 µm, G = 250 µm, J-K = 200 µm.

uma mesma família e até em um mesmo gênero (Tucker 1987; 1992; Prenner 2004b; Pedersoli *et al.* 2010; Paulino *et al.* 2011; Leite *et al.* 2014). Podem ser iniciados em um único verticilo (Apocynaceae, Endress 1994), em dois verticilos (Fig. 2.3 E) (Leguminosae, Tucker 2003a), ou múltiplos, o que caracteriza poliandria (Fig. 2.3 G). Androceu poliândrico é originado por vias ontogenéticas distintas, seja pela atuação de um meristema em anel (Tucker 2003b; Paulino *et al.* 2014) ou por fascículos derivados de um único primórdio (Prenner *et al.* 2008; Rudall 2008; Sajo *et al.* 2010). A poliandria pode ser observada mesmo em famílias que, usualmente, apresentam número definido de estames, como Leguminosae (Tucker 1987), cujo androceu é formado por dez estames, iniciados em dois verticilos.

Os carpelos iniciam-se, geralmente, no centro do meristema floral, rodeado pelos órgãos dos demais verticilos florais (Figs. 2.3 B,E), porém há espécies, como *Swartzia dipetala* Willd. ex Vogel (Leguminosae), cujos carpelos são deslocados do centro do meristema floral (Fig. 2.3 H) (Paulino *et al.* 2013). Há flores com apenas um carpelo (Figs. 2.3 B,E) e outras em que há mais de um carpelo, que podem ser livres (gineceu apocárpico) (Figs. 2.3 G,H), ou unidos (gineceu sincárpico) (Fig. 2.3 I). As vias que originam estes tipos de gineceu podem ser distintas, tanto entre famílias, como em uma mesma família e gênero. Os carpelos que compõem o gineceu apocárpico iniciam-se como protuberâncias individualizadas ou, mais raramente, como protuberância única, que posteriormente se subdivide, originando vários carpelos que permanecem livres

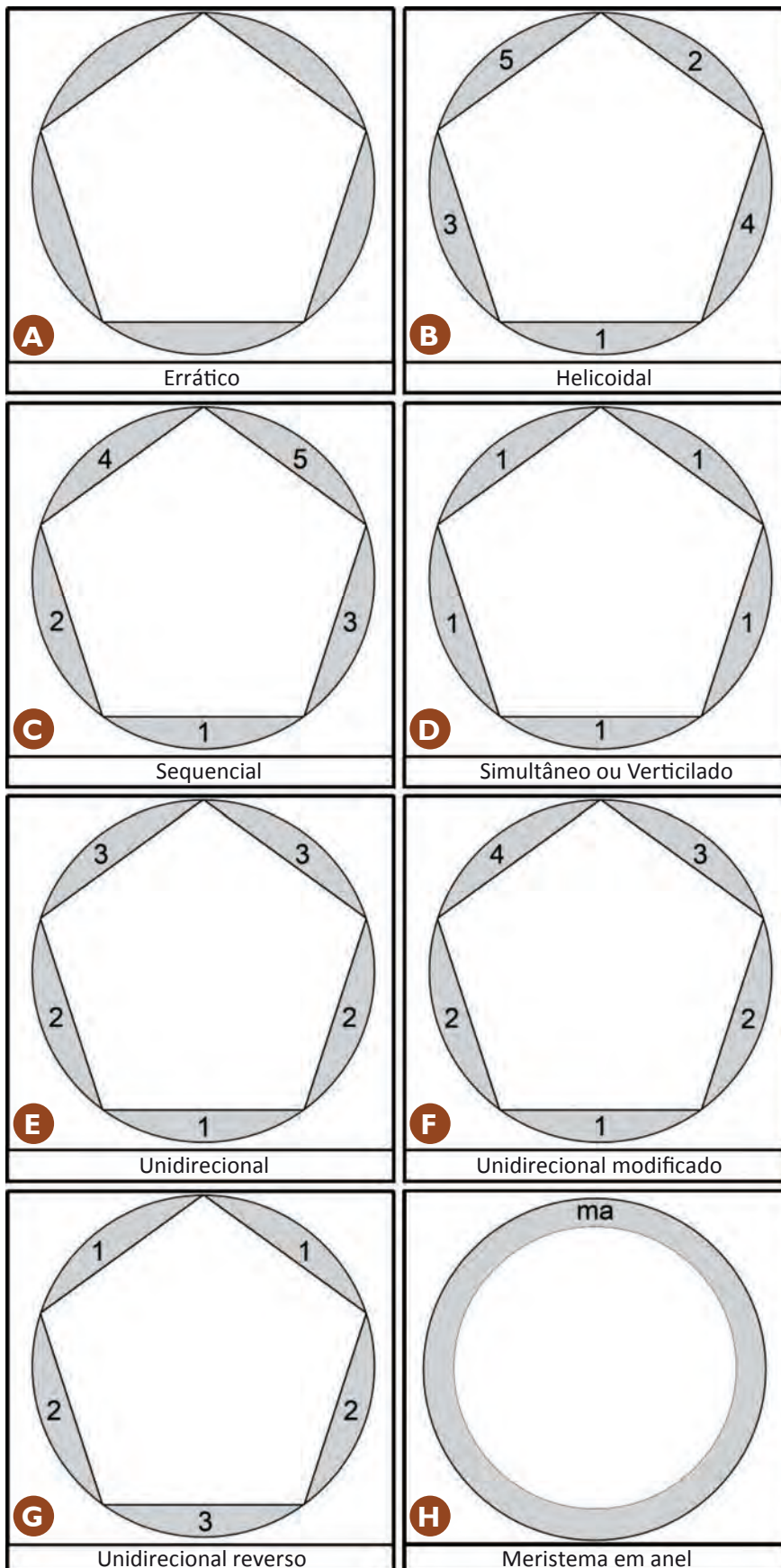


Figura 2.4 Padrões de iniciação dos órgãos florais em sucessão transversal. **(A)** Errático. Não há um padrão definido para a iniciação dos órgãos florais no meristema. **(B)** Helicoidal. Os primórdios de órgãos florais são iniciados em uma sequência, em que o primórdio seguinte é iniciado sempre em posição oposta ao anterior. **(C)** Sequencial. Surge primeiro o primórdio abaxial; em seguida, o primeiro lateral, o segundo lateral, o primeiro adaxial e o segundo adaxial. **(D)** Simultâneo ou verticilado. Todos os primórdios de órgãos florais surgem ao mesmo tempo. **(E)** Unidirecional. Os primórdios de órgãos florais iniciam-se do lado abaxial para o lado adaxial. **(F)** Unidirecional modificado. Os primórdios iniciam-se do lado abaxial para o lado adaxial, entretanto há uma interrupção na iniciação dos primórdios adaxiais, que não surgem concomitantemente. **(G)** Unidirecional reverso. Os primórdios de órgãos florais iniciam-se do lado adaxial para o lado abaxial. **(H)** Meristema em anel. Primórdios de órgãos florais iniciam-se em um meristema expandido em forma de anel.

(Paulino *et al.* 2013). No caso da sincarpia, os carpelos podem surgir como protuberâncias individualizadas, que em seguida se unem (Fig. 2.3 I) (*Rhynchanthera grandiflora* (Aubl.) DC. – Melastomataceae, Basso-Alves com. pessoal), ou como um grande primórdio (Polygalaceae, Prenner 2004c), ou, ainda, em um meristema em anel (Rhizophoraceae, Juncosa 1988). Durante o desenvolvimento, o carpelo pode assumir formas diferentes, como a ascidiada (a partir de uma fenda no ápice do primórdio carpelar, sendo que as margens adjacentes se alongam dando ao carpelo uma forma tubular) e a plicada (a partir de uma fenda longitudinal, na região ventral, da base ao topo, dando ao carpelo o formato “de folha dobrada” – maioria das eudicotiledôneas, Endress & Doyle 2009). Entre essas duas formas básicas, encontramos uma gama de formas intermediárias, em que a parte inferior do órgão é unida congenitamente e a parte superior é unida pós-genitamente, apresentando uma zona plicada e uma pequena zona ascidiada (Fig. 2.3 G) (Leguminosae, Paulino 2012).

Muitas especializações florais se desenvolvem nos estádios intermediários e finais do desenvolvimento. Uma das mais importantes é a conexão de órgãos (sinorganização) de mesma natureza (conação) (Fig. 2.3 F) ou de naturezas diferentes (adnação) (Fig. 2.3 J), formando um aparato funcional (Endress 1994) associado diretamente aos mecanismos de polinização. Adnação é observada com maior frequência entre estames e pétalas, que podem ser unidos apenas na base, formando uma estrutura tubular curta que circunda os carpelos (Fig. 2.3 J) (*Inga* – Leguminosae, Paulino 2012). Adnação entre outros tipos de órgãos também ocorre, como entre estames e carpelos em Asclepiadoideae (Apocynaceae), que originam o ginostégio com os polinários, tornando a apresentação do pólen altamente especializada (Endress 1994; Endress 2011). A conação é mais

frequentemente observada nos verticilos de sépalas (Figs. 2.3 F,K), pétalas e de carpelos (Fig. 2.3 I), sendo relacionada com a formação da corola tubular e com o gineceu sincárpico (Verbeke 1992; Soltis *et al.* 2009). Proliferação (Fig. 2.3 G), união (Fig. 2.3 K) e coloração conspícua de estames podem restringir e controlar o comportamento de polinizadores (Endress 1994; Tucker 2003a).

A sinorganização pode ocorrer pela união de órgãos que se iniciaram separadamente, seja de margem a margem, seja por crescimento intercalar. No primeiro caso, a união pode ser temporária ou permanente. Exemplos são as margens de sépalas que formam o cálice gamossépalo com os lobos livres e a união da fenda carpelar, que, apesar de ser permanente durante todo o desenvolvimento do carpelo e, posteriormente, do fruto, em algumas espécies pode haver mecanismos de separação dessa sutura no fruto. No segundo caso, os primórdios surgem individualizados e se unem ao longo do desenvolvimento por crescimento intercalar, como o cálice tetrâmero de algumas espécies de Leguminosae, originado da união de cinco primórdios de sépalas (Tucker 2003a).

Outras especializações envolvidas na interação planta-polinizador, encontradas em qualquer dos órgãos florais, são as aurículas, esculturas, projeções e osmóforos, a maioria iniciada em estádios intermediários ou finais do desenvolvimento floral (Luckow & Grimes 1997; Tucker 2003a; Teixeira *et al.* 2004; Mansano & Teixeira 2008; Nunes 2011; Paulino *et al.* 2011). Tricomas secretores e não secretores, com função de proteção ou atração, podem surgir principalmente nos estádios finais do desenvolvimento floral (Paulino *et al.* 2011; Paulino 2012).

A redução no número de órgãos florais por verticilo ou até mesmo a ausência total de um dos

verticilos na flor pode resultar em diclinia (flores es-taminadas ou pistiladas), e ocorre por meio de duas vias ontogenéticas distintas: a iniciação do órgão com interrupção do seu alongamento no decorrer do desenvolvimento floral e a ausência completa do órgão (não há iniciação) (Tucker 1987; 1988a; Mitchell & Diggle 2005). Órgãos iniciados, mas abortados ao longo do desenvolvimento floral, podem permanecer imperceptíveis a olho nu. Um exemplo é *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae), em que o perianto é formado apenas pelo verticilo de sépalas, com supressão do verticilo de pétalas, que permanece rudimentar na flor (Pedersoli *et al.* 2010).

A ausência completa do órgão (sem que haja iniciação) na flor é considerada uma condição homoplástica (Mitchell & Diggle 2005) encontrada com mais frequência entre as espécies mais basais, com um menor nível de sinorganização (Endress & Doyle 2009). Já o aborto de órgãos na flor é comumente encontrado (Tucker 1988a; Mitchell & Diggle 2005), sendo considerado a principal via responsável pela diclinia. Exemplos de flores díclinas, com supressão de um dos verticilos reprodutivos, são *Ficus hispida* L. (Moraceae, Basso-Alves *et al.* 2014), *Piliostigma malabaricum* (Roxb.) Benth. (*Bauhinia malabarica* Roxb.), *Bauhinia divaricata* L. (Leguminosae, Tucker 1988b), *Zea mays* L. (Poaceae, Cheng *et al.* 1983), *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville e *Parkia multijuga* Benth. (Leguminosae, Pedersoli 2013).

Desenvolvimento floral: perspectiva histórica

A flor desperta grande interesse dos pesquisadores principalmente por suas funções ecológicas. Dessa forma, o estudo do desenvolvimento floral é de suma importância e tem merecido a atenção de morfologistas, geneticistas e biólogos do desenvolvimento por

décadas. Payer, já em 1857, publicou um verdadeiro tratado sobre o desenvolvimento floral. A investigação do desenvolvimento dos órgãos florais, desvendando estruturas e arquiteturas florais complexas, tem sido extensiva, principalmente após o advento da microscopia eletrônica de varredura. O primeiro microscópio comercial foi construído em 1965 pela Cambridge Scientific Instruments (Bogner *et al.* 2007), embora o microscópio eletrônico de varredura tenha surgido em 1935, com o trabalho de M. Knoll (1935), ampliando assim a nossa compreensão sobre o tema.

A partir do trabalho de Bowman *et al.* (1991), surgiu o proeminente modelo ABC, determinando o controle genético da identidade de órgãos florais. O modelo ABC vem sendo amplamente estudado, principalmente em plantas modelos, como *Arabidopsis* e *Antirrhinum* (Schwarz-Sommer *et al.* 1992; Soltis *et al.* 2009; Theissen & Melzer 2007; Wollmann *et al.* 2010), e, embora muitos avanços tenham sido feitos, o conhecimento é ainda incipiente num contexto evolutivo (Soltis *et al.* 2009). O ABC é um modelo combinatório de atividades gênicas que atuam em áreas de sobreposição. A atividade de genes de função A originam sépalas, a de genes de funções A e B juntas origina as pétalas, a de genes de funções B e C origina os estames e a de genes de função C origina os carpelos. Em *Arabidopsis thaliana* os genes APETALA1 (AP1) e APETALA2 (AP2) controlam a função A, APETALA3 (AP3) e PISTILLATA (PI) controlam a função B e AGAMOUS (AG) controla a função C (Bowman *et al.* 1991; Soltis *et al.* 2009). Posteriormente descobriu-se que uma nova classe de genes, SEPALLATA1/2/3 (SEP1/2/3), é fundamental para a identidade dos órgãos pétalas, estames e carpelos, pois a falta de atividade dos três SEP, que foi denominada de genes de função E, resulta na produção de flores nas quais todos os órgãos são

sépalas. O reconhecimento da função dos genes *SEPALLATA* levou à ampliação do modelo ABC para ABCE (Pelaz *et al.* 2000; Theissen 2001) (Fig. 2.5).

No que concerne ao estudo das bases genéticas do desenvolvimento floral, o modelo ABC é ainda amplamente utilizado como ferramenta e, embora tenha surgido como um modelo relativamente simples, aumentou em complexidade nos últimos 25 anos de pesquisa (Bowman *et al.* 2012). Os genes do modelo ABC são aplicáveis exclusivamente para desvendar identidade de órgãos florais, sendo adequados para testar hipóteses de homologias de órgãos ou ancestralidade (Soltis *et al.* 2009). Como pequenas mudanças no tempo ou localização da expressão gênica podem levar a grandes mudanças no fenótipo floral (Soltis *et al.* 2009), a compreensão de outros genes reguladores é ainda necessária para que se possa explicar melhor a grande diversidade de morfologias florais nas angiospermas.

Conclusões

A predominância de espécies de angiospermas na Terra deve-se ao sucesso do surgimento da flor, que possibilitou vias mais eficazes na reprodução cruzada. Este fato está intimamente relacionado aos agentes polinizadores, os quais, junto com as flores, diversificaram-se, tornando-se algumas vezes especializados na polinização de uma única espécie vegetal.

Assim, a flor é uma estrutura complexa tanto do ponto de vista morfológico quanto funcional. Apesar de, via de regra, atribuir-se na literatura funções específicas para cada órgão floral (sépala, proteção; pétala, atração; androceu, local de produção de células precursoras do grão de pólen e de sua liberação; gineceu, local de recepção dos grãos de pólen, crescimento do tubo polínico e de produção de células precursoras do saco embrionário), variações relacionadas às funções de proteção e atração são frequentes. Osmóforos são encontrados no ginóforo de *Nelumbo*, nectários estão presentes no conectivo de *Melastomataceae* e em *Papilionoideae*

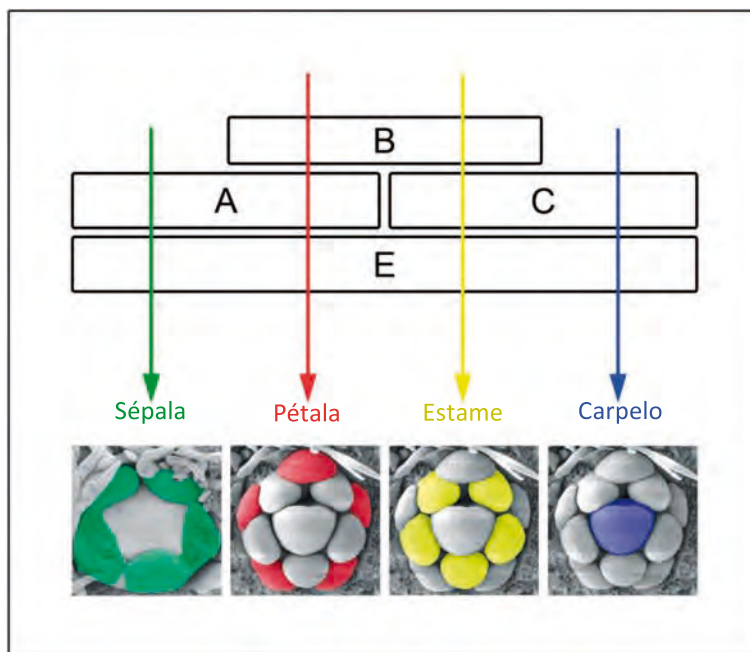


Figura 2.5 Esquema do modelo clássico ABCE de identidade de órgãos florais, ilustrando as atividades gênicas combinatórias que atuam em áreas de sobreposição. A identidade dos órgãos florais (sépalas, pétalas, estames e carpelos) é determinada pelas funções homeóticas A, B, C e E.

(Leguminosae) o tubo estaminal compõe o verticilo protetor. Assim, é bastante simplista a delimitação das funções biológicas dos verticilos, como frequentemente é encontrada na literatura.

Referências bibliográficas

- Araki, T. 2001. Transition from vegetative to reproductive phase. **Current Opinion in Plant Biology**, 4, 63-68.
- Arber, A. 1946. Goethe's Botany. **Chronica Botanica**, 10, 63-126.
- Armbruster, W.S. 1984. The role of resin in angiosperm pollination: ecological and chemical considerations. **American Journal of Botany**, 71, 1149-1160.
- Ascensão, L.; Francisco, A.; Cotrim, H. & Pais, M.S. 2005. Comparative structure of the labellum in *Ophrys fusca* and *O. lutea* (Orchidaceae). **American Journal of Botany**, 92, 1059-1067.
- Basso-Alves, J.P.; Agostini, K. & Teixeira, S.P. 2011. Pollen and stigma morphology of some Phaseoleae species (Leguminosae) with different pollinators. **Plant Biology**, 13, 602-610.
- Basso-Alves, J.P.; Pereira, R.A.S.; Peng, Y.-Q. & Teixeira, S.P. 2014. Different ontogenetic processes promote dichlony in *Ficus* L. (Moraceae). **Acta Oecologica**, 57, 5-16.
- Bell, A.D. 1991. **Plant form: an illustrated guide to flowering plant morphology**. Oxford, Oxford University Press.
- Bernhardt, P. 2009. Anther adaptation in animal pollination. Pp. 192-220. In: D'Arcy, W.G. & Keating, R.C. (eds.) **The Anther: form, function and phylogeny**. Cambridge, Cambridge University Press.
- Bogner, A.; Jouneau, P.H.; Thollet, G.; Basset, D. & Gauthier, C. 2007. A history of scanning electron microscopy developments: towards "wet-STEM" imaging. **Micron**, 38, 390-401.
- Bowman, J.L.; Smyth, D.R. & Meyerowitz, E.M. 1991. Genetic interactions among floral homeotic genes of *Arabidopsis*. **Development**, 112, 1-20.
- Bowman, J.L.; Smyth, D.R. & Meyerowitz, E.M. 2012. The ABC model of flower development: then and now. **Development**, 139, 4095-4098.
- Buzgo, M.; Soltis, P.S. & Soltis D.E. 2004. Floral Developmental Morphology of *Amborella trichopoda* (Amborellaceae). **International Journal of Plant Sciences**, 165, 925-947.
- Chaudhry, B. & Vijayaraghavan, M.R. 1992. Structure and function of the anther gland in *Prosopis juliflora* (Leguminosae, Mimosoideae): a histochemical analysis. **Phyton**, 32, 1-7.
- Cheng, P.C.; Greyson, R.I. & Walden, D.B. 1983. Organ initiation and the development of unisexual flowers in the tassel and ear of *Zea mays*. **American Journal of Botany**, 70, 450-462.
- Cheung, M. & Sattler, R. 1967. Early floral development of *Lythrum salicaria*. **Canadian Journal of Botany**, 45, 1609-1618.
- Cocucci, A.E. & Mariath, J.E.A. 1995. Sexualidade das plantas. **Ciência Hoje**, 18, 51-61.
- Cocucci, A.E. & Mariath, J.E.A. 2004. Gametogênese, fecundação, seleção do gametófito mais apto, embriogênese e diásporo maduro. p. 15-30. In: A. G. Ferreira & F. Borghetti (eds.) **Germinação: do básico ao aplicado**. Porto Alegre, Ed. Artmed.
- Costa, M.F.B.; Paulino, J.V.; Marinho, C.R.; Leite, V.G.; Pedersoli, G.D. & Teixeira, S.P. 2014. Stigma diversity in tropical legumes with considerations on stigma classification. **The Botanical Review**, 80, 1-29.
- Curry, K.; McDowell, L.M.; Judd, W.S. & Stern, W.L. 1991. Osmophores, floral features and systematics of *Stanhopea* (Orchidaceae). **American Journal of Botany**, 78, 610-623.
- Davies, K.L. & Turner, M.P. 2004. Morphology of floral papillae in *Maxillaria* Ruiz & Pav. (Orchidaceae). **Annals of Botany**, 93, 75-86.
- Demarco, D.; Kinoshita, L.S. & Castro, M.M. 2006. Laticíferos articulados anastomosados: novos registros para Apocynaceae. **Revista Brasileira de Botânica**, 29, 133-144.
- Effmert, U.; Buss, D.; Rohrbeck, D. & Piechulla, B. 2006. Localization of the synthesis and emission of scent compounds within the flower. p. 105-124. In: N. Dudareva & E. Pichersky (Eds.), **Biology of Floral Scent**. Taylor & Francis Group, Boca Raton.
- Endress, P.K. & Doyle, J.A. 2007. Floral phyllotaxis in basal angiosperms: development and evolution. **Current Opinion in Plant Biology**, 10, 52-57.
- Endress, P.K. & Doyle, J.A. 2009. Reconstructing the ancestral angiosperm flower and its initial specializations. **American Journal of Botany**, 96, 22-66.
- Endress, P.K. & Igersheim, A. 2000a. Gynoecium structure and evolution in basal angiosperms. **International Journal of Plant Science**, 161, S211-S223.
- Endress, P.K. & Igersheim, A. 2000b. The Reproductive Structures of the Basal Angiosperm *Amborella trichopoda* (Amborellaceae). **International Journal of Plant Sciences**, 161, S237-S248.
- Endress, P.K. 1990. Patterns of floral construction in ontogeny and phylogeny. **Biological Journal of the Linnean Society**, 39, 153-175.

- Endress, P.K. 1994. **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**. New York, Cambridge University Press.
- Endress, P.K. 2001. The flowers in extant basal angiosperms and inferences on ancestral flowers. **International Journal of Plant Science**, 162, 1111-1140.
- Endress, P.K. 2010. Disentangling confusions in inflorescence morphology: Patterns and diversity of reproductive shoot ramification in angiosperms. **Journal of Systematics and Evolution**, 48, 225-239.
- Endress, P.K. 2011. Evolutionary diversification of the flowers in angiosperms. **American Journal of Botany**, 98, 370-396.
- Eyde, R.H. 1975. The foliar theory of the flower. **American Scientist**, 63, 430.
- Faegri, K. & van der Pijl, L. 1979. **The principles of pollination ecology**. 3rd ed. Oxford, Pergamon Press.
- Fahn, A. 1979. **Secretory Tissues in Plants**. New York, Academic Press.
- Fahn, A. 1990. **Plant Anatomy**. 4th ed. Oxford, Pergamon Press.
- Fahn, A. 2002. Functions and location of secretory tissues in plants and their possible evolutionary trends. **Israel Journal of Plant Sciences**, 50, S59-S64.
- Foster, A.S. & Gifford, E.M.Jr. 1974. **Comparative Morphology of Vascular Plants**. 2nd ed. San Francisco, W.H. Freeman and Company.
- Friis, E.M.; Doyle, J.A.; Endress, P.K. & Leng, Q. 2003. *Archaeofructus* – angiosperm precursor or specialized early angiosperm? **Trends in Plant Science**, 8, 369-373.
- García, M.T.A.; Galati, B.G. & Hoc, P.S. 2007. Ultrastructure of the corona of scented and scentless flowers of *Passiflora* spp. (Passifloraceae). **Flora**, 202, 302-315.
- Ge, L.P.; LU, A.M. & Gong, C.E. 2007. Ontogeny of the fertile flower in *Platycrater arguta* (Hydrangeaceae). **International Journal of Plant Science**, 168, 835-844.
- Glover, B.J. 2007. **Understanding flowers and flowering: an integrated approach**. Oxford, Oxford University Press.
- Gómez, J.M.; Perfectti, F. & Camacho, J.P.M. 2006. Natural Selection on *Erysimum mediohispanicum* Flower Shape: Insights into the Evolution of Zygomorphy. **The American Naturalist**, 168, 531-545.
- Greyson, R.I. 1994. Inflorescences. Pp 171-194. In: Greyson, R.I. (ed). **The development of flowers**. Oxford, Oxford University Press.
- Grob, V.; Moline, P.; Pfeifer, E.; Novelo, A.R. & Rutishauser, R. 2006. Developmental morphology of branching flowers in *Nymphaea prolifera*. **Journal of Plant Research**, 119, 561-570.
- Guimarães, E.; Di Stasi, L.C. & Maimoni-Rodella, R.C.S. 2008. Pollination biology of *Jacaranda oxyphylla* with an emphasis on staminode function. **Annals of Botany**, 102, 699-711.
- Gustafsson, M.H.G. & Bittrich, V. 2002. Evolution of morphological diversity and resin secretion in flowers of *Clusia* (Clusiaceae): insights from ITS sequence variation. **Nordic Journal of Botany**, 22, 183-203.
- Heslop-Harrison, Y. & Shivanna, K.R. 1977. The receptive surface of the angiosperm stigma. **Annals of Botany**, 41, 1233-1258.
- Hiscock, S.J.; Hoedemaekers, K.; Friedman, W. E. & Dickinson, H. G. 2002. The stigma surface and pollen-stigma interactions in *Senecio squalidus* L. (Asteraceae) following cross (compatible) and self (incompatible) pollinations. **International Journal of Plant Sciences**, 163, 1-16.
- Hochwallner, H. & Weber, A. 2006. Flower development and anatomy of *Clusia valerioi*, a Central American species of Clusiaceae offering floral resin. **Flora**, 201, 407-418.
- Ibanez, S.; Dötterl, S.; Anstett, M.; Baudino, S.; Caissard, J.; Gallet, C. & Després, L. 2010. The role of volatile organic compounds, morphology and pigments of globe-flowers in the attraction of their specific pollinating flies. **New Phytologist**, 188, 451-463.
- Jabbour, F.; Ronse De Craene, L.P.; Nadot, S. & Damerval, C. 2009. Establishment of zygomorphy on an ontogenic spiral and evolution of perianth in the tribe Delphinieae (Ranunculaceae). **Annals of Botany**, 104, 809-822.
- Juncosa, A.M. 1988. Floral development and character evolution in Rhizophoraceae. Pp. 83-101. In: Leins, P. Tucker, S.C. & Endress, P.K. (eds.) **Aspects of floral development**. Berlin, J. Cramer.
- Kay, Q.O.N.; Daoud, H.S. & Stirton, C.H. 1981. Pigment distribution, light reflection and cell structure in petals. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 83, 57-84.
- Keeler, K.H. & Kaul, R.B. 1984. Distribution of Defense Nectaries in *Ipomoea* (Convolvulaceae). **American Journal of Botany**, 71, 1364-1372.
- Kevan, P.G. & Lane, M.A. 1985. Flower petal microtexture is a tactile cue for bees. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. **Ecology**, 82, 4750-4752.
- Knoll, M. 1935. Aufladepotential und Sekundäremission elektronenbestrahlter Körper. **Zeitschrift für technische Physik**, 16, 467-475.
- Knox, R.B.; Kenrick, J.; Bernhardt, P.; Marginson, R.; Beresford, G.; Baker, I. & Baker, H. G. 1985. Extrafloral Nectaries as Adaptations for Bird Pollination in *Acacia terminalis*. **American Journal of Botany**, 72, 1185-1196.
- Kwiatkowska, D. 2008. Flowering and apical meristem growth dynamics. **Journal of Experimental Botany**, 59, 187-201.
- Leite, V.G.; Mansano, V.F. & Teixeira, S.P. 2014. Floral ontogeny in Dipterygeae reveals new insights into one of the earliest branching tribes in papilionoid legumes. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 174, 529-550.

- Lersten, N.R. 2004. **Flowering Plant Embryology**. Iowa, Blackwell Publishing.
- Luckow, M. & Grimes, J. 1997. A survey of anther glands in the mimosoid legume tribes Parkieae and Mimoseae. **American Journal of Botany**, 84, 285-297.
- Lunau, K. 1990. Colour saturation triggers innate reactions to flower signals: Flower dummy experiments with bumblebees. **Journal of Comparative Physiology**, A166, 827-834.
- Machado, I.C. 2004. Oil-collecting bees and related plants: A review of the studies in the last twenty years and case histories of plants occurring in NE Brazil. p. 255-280. In: Freitas, B.M. & Pereira, J.O.P. (eds.) **Solitary Bees – Conservation, Rearing and Management for Pollination**. Imprensa Universitária, Fortaleza.
- Mansano, V.F. & Teixeira, S.P. 2008. Floral anatomy of the Lecointea clade (Leguminosae, Papilionoideae, Swartzieae *sensu lato*). **Plant Systematic and Evolution**, 273, 201-209.
- Mansano, V.F.; Tucker, S.C. & Tozzi, A.M.G.A. 2002. Floral ontogeny of *Lecointea*, *Zollernia*, *Exostyles* and *Harleyodendron* (Leguminosae: Papilionoideae: Swartzieae S.L.). **American Journal of Botany**, 89, 1553-1569.
- Mariath, J.E.A.; Santos, R.P. & Bittencourt, N.S. 2003. Flor. Pp. 329-373. In: Appezzato-da-Glória, B. & Carmello-Guerreiro, S.M. (eds.), Anatomia Vegetal. Editora UFV, Viçosa.
- Marinho, C.R. 2013. **Estruturas secretoras florais em espécies de Leguminosae**. Tese. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP. 222p.
- Marinho, C.R.; Souza, C.D.; Barros, T.C. & Teixeira, S.P. 2014. Scent glands in legume flowers. **Plant Biology**, 16, 215-226.
- Martins, F.M.; Kinoshita, L.S. & Castro, M.M. 2010. Coléteres foliares e calicinais de *Temnadenia violacea* (Apocynaceae, Apocynoideae): estrutura e distribuição. **Revista Brasileira de Botânica**, 33, 489-500.
- Melo, M.C.; Borba, E.L. & Paiva, E.A.S. 2010. Morphological and histological characterization of the osmophores and nectaries of four species of *Acianthera* (Orchidaceae: Pleurothallidinae). **Plant Systematics and Evolution**, 286, 141-151.
- Milyaeva, E.L. 2007. Presumable Role of Plasmodesmata in Floral Signal Transduction in Shoot Apical Meristems of *Rudbeckia* and *Perilla* Plants. **Russian Journal of Plant Physiology**, 54, 498-506.
- Mitchell, C.H. & Diggle, P.K. 2005. The evolution of unisexual flowers: morphological and functional convergence results from diverse developmental transitions. **American Journal of Botany**, 92, 1068-1076.
- Moço, M.C.C. & Mariath, J.E.A. 2009. Comparative floral ontogeny in *Adesmia* (Leguminosae: Papilionoideae: Dalbergieae). **Australian Journal of Botany**, 57, 65-75.
- Nicolson, S.W.; Nepi, M. & Pacini, E. 2007. **Nectaries and Nectar**. Netherlands, Springer.
- Nilsson, L.A. 1992. Orchid Pollination Biology. **Trends in Ecology & Evolution**, 7, 255-259.
- Nunes, C.E.P. 2011. **Biologia da polinização e reprodução de *Elleanthus* C. Presl. (Orchidaceae) na Mata Atlântica do Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo**. Dissertação. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP. 74p.
- Ormenese, S.; Havelange, A.; Deltour, R. & Bernier, G. 2000. The frequency of plasmodesmata increases early in the whole shoot apical meristem of *Sinapis alba* L. during floral transition. **Planta**, 211, 370-375.
- Ormond W.T., Pinheiro M.C.B., Castells A.R.C. 1981. A contribution to the floral biology and reproductive system of *Couroupita Guianensis* Aubl. (Lecythidaceae). **Annals of the Missouri Botanical Garden**, 68, 514-523.
- Paiva, E.A.S. 2011. Petaline nectaries in *Swietenia macrophylla* (Meliaceae): Distribution and structural aspects. **Flora**, 206, 484-490.
- Pansarin, L.M.; Castro, M.M. & Sazima, M. 2009. Osmophore and elaiophores of *Grobya amherstiae* (Catasetinae, Orchidaceae) and their relation to pollination. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 159, 408-415.
- Paulino, J.V.; Prenner, G.; Mansano, V.F. & Teixeira, S.P. 2014. Comparative development of rare cases of a polycarpellate gynoeceum in an otherwise monocarpellate family, Leguminosae. **American Journal of Botany**, 101, 572-586.
- Paulino J.V.; Mansano V.F. & Teixeira S.P. 2013. Elucidating the unusual floral features of *Swarztia dipetala* (Fabaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, 173, 303-320.
- Paulino, J.V. 2012. **Ontogenia e morfologia de flores pluricarpelas de espécies de Leguminosae**. Tese. Universidade de São Paulo. Ribeirão Preto, SP. 236p.
- Paulino, J.V.; Groppo, M. & Teixeira, S.P. 2011. Floral developmental morphology of three *Indigofera* species (Leguminosae) and its systematic significance within Papilionoideae. **Plant Systematic and Evolution**, 292, 165-176.
- Pedersoli, G.D. 2013. **Desenvolvimento floral de espécies andromonoicas de Mimosoideae**. Dissertação. Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, SP. 60p.
- Pedersoli, G.D.; Paulino, J.V.; Leite, G.V. & Teixeira, S.P. 2010. Elucidating enigmatic floral issues in *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae, Caesalpinioideae). **International Journal of Plant Sciences**, 171, 834-846.

- Pelaz, S.; Ditta, G.S.; Baumann, E. Wisman, E. & Yanofsky, M.F. 2000. B and C floral organ identity functions require SEPALLATA MADS-box genes. **Nature**, 405, 200-203.
- Plachno, B.J.; Świątek, P. & Szymczak, G. 2010. Can a stench be beautiful? Osmophores in stem-succulent stapeliads (Apocynaceae-Asclepiadoideae-Ceropegiae-Stapeliinae). **Flora**, 205, 101-105.
- Prenner, G. 2004a. New Aspects in Floral Development of Papilionoideae: Initiated but Suppressed Bracteoles and Variable Initiation of Sepals. **Annals of Botany**, 93, 537-545.
- Prenner, G. 2004b. Floral ontogeny in *Lespedeza thunbergii* (Leguminosae: Papilionoideae: Desmodieae): variations from the unidirectional mode of organ formation. **Journal of Plant Research**, 117, 297-302.
- Prenner, G. 2004c. Floral development in *Polygala myrtifolia* (Polygalaceae) and its similarities with Leguminosae. **Plant Systematics and Evolution**, 249, 67-76.
- Prenner, G.; Bateman, R.M. & Rudall, P.J. 2008. Floral formulae updated for routine inclusion in formal taxonomic descriptions. **Taxon**, 59, 241-250.
- Prenner, G.; Vergara-Silva, F. & Rudall, P.J. 2009. The key role of morphology in modelling inflorescence architecture. **Trends in Plant Science**, 14, 302-309.
- Pridgeon, A.M. & Stern, W.L. 1983. Ultrastructure of osmophores in *Restrepia* (Orchidaceae). **American Journal of Botany**, 70, 1233-1243.
- Pridgeon, A.M. & Stern, W.L. 1985. Osmophores of *Scaphosepalum* (Orchidaceae). **Botanical Gazette**, 146, 115-123.
- Richards, A.J. 1997. **Plant breeding system**. 2nd ed. London, Garland Science, 529pp.
- Rickett, H. W. 1944. The Classification of Inflorescences. **Botanical Review**, 10, 187-231.
- Rodrigues, M.A. & Kerbaux, G.B. 2009. Meristemas: fontes de juventude e plasticidade no desenvolvimento vegetal. **Hoehnea**, 36, 525-549.
- Rudall, P.J. & Bateman, R.M. 2002. Roles of synorganisation, zygomorphy and heterotopy in floral evolution: the gynostemium and labellum of orchids and other lilioid monocots. **Biological Review**, 77, 403-441.
- Rudall, P.J. 2008. Fascicles and Filamentous Structures: Comparative Ontogeny of Morphological Novelties in Triuridaceae. **International Journal of Plant Sciences**, 169, 1023-1037.
- Rudall, P.J. 2010. All in a spin: centrifugal organ formation and floral patterning. **Current Opinion in Plant Biology**, 13, 108-114.
- Sajo, M.G., Mello-Silva R. & Rudall, P.J. 2010. Homologies of floral structures in Velloziaceae with particular reference to the corona. **International Journal of Plant Sciences**, 171, 595-606.
- Sargent, R.S. 2004. Floral symmetry affects speciation rates in angiosperms. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, 271, 603-608.
- Sazima, M.; Vogel, S.; Cocucci, A. & Hausner, G. 1993. The perfume flowers of *Cyphomandra* (Solanaceae): pollination by euglossine bees, bellows mechanism, osmophores, and volatiles. **Plant Systematics and Evolution**, 187, 51-88.
- Schewe, L.C.; Sawhney, V.K. & Davis, A.R. 2011. Ontogeny of floral organs in flax (*Linum usitatissimum*; Linaceae). **American Journal of Botany**, 98, 1077-1085.
- Schmid, R. 1988. Reproductive versus extra-reproductive nectaries - historical perspective and terminological recommendations. **The Botanical Review**, 54, 179-232.
- Schwarz-Sommer Z., Hue I., Hujiser P., Flor P.J., Hansen R., Tetens F. 1992. Characterization of the *Antirrhinum* floral homeotic MADS-box gene DEFICIENS: evidence for DNA binding and autoregulation of its persistent expression throughout flower development. **EMBO Journal**, 11, 251-263.
- Simpson, B.B. & Neff, J.L. 1981. Floral rewards: alternatives to pollen and nectar. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, 68, 301-322.
- Singer, S.; Sollinger, J.; Maki, S.; Fishbach, J.; Short, B.; Reinke, C.; Fick, J.; Cox, L.; Mccall, A. & Mullen, H. 1999. Inflorescence architecture: A developmental genetics approach. **Botanical Review**, 65, 385-410.
- Skubatz, H.; Kunkel, D.D.; Howald, W.N.; Trenkle, R. & Mookherjee, B. 1996. The *Sauromatum guttatum* appendix as an osmophore: excretory pathways, composition of volatiles and attractiveness to insects. **New Phytologist**, 134, 631-640.
- Smets, E. 1986. Localization and systematic importance of the floral nectaries in the Magnoliatae (Dicotyledons). **Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique**, 56, 51-76.
- Soltis, P.S.; Brockington, S.F.; Yoo, M.-J.; Piedrahita, A.; Latvis, M.; Moore, M.J.; Chanderbali, A.S. & Soltis, D.E. 2009. Floral variation and floral genetics in basal angiosperms. **American Journal of Botany**, 96, 110-128.
- Soltis, P.S. & Soltis D.E. 2004. The origin and diversification of angiosperms. **American Journal of Botany**, 91, 1614-1626.
- Souza, C.D.; Marinho, C.R. & Teixeira, S.P. 2013. Ontogeny resolves gland classification in two caesalpinoid legumes. **Trees**, 27, 801-813.
- Stern, W.L.; Curry, K.J. & Pridgeon, A.M. 1987. Osmophores of *Stanhopea* (Orchidaceae). **American Journal of Botany**, 74, 1323-1331.
- Stpiczyńska, M. 2001. Osmophores of the fragrant orchid *Gymnadenia conopsea* L. (Orchidaceae). **Acta Societatis Botanicorum Poloniae**, 70, 91-96.

- Sun, G.; Dilcher, D.L.; Zheng, S. & Zhou, Z. 1998. In search of the first flower: a Jurassic angiosperm, *Archaeofructus*, from northeast China. **Science**, 282, 1692-1695.
- Teichert, H.; Dötterl, S.; Zimma, B.; Ayasse, M. & Gottsberger, G. 2009. Perfume-collecting male euglossine bees as pollinators of a basal angiosperm: the case of *Unonopsis stipitata* (Annonaceae). **Plant Biology**, 11, 29-37.
- Teixeira, S.P.; Borba, E.L. & Semir, J. 2004. Lip anatomy and its implications for the pollination mechanisms of *Bulbophyllum* species (Orchidaceae). **Annals of Botany**, 93, 499-505.
- Teixeira, S.P.; Ranga, T.N. & Tucker, S.C. 2009. Inflorescence and floral development of *Dahlstedtia* species (Leguminosae: Papilionoideae: Millettieae). **Flora**, 204, 769-781.
- Theissen, G. 2001. Development of floral organ identity: Stories from the MADS house. **Current Opinion in Plant Biology**, 4, 75-85.
- Theissen, G. & Melzer, R. 2007. Molecular mechanisms underlying origin and diversification of the angiosperm flower. **Annals of Botany**, 100, 603-619.
- Thien, L.B.; Sage, T.L.; Jaffré, T.; Bernhardt, P.; Pontieri, V.; Weston, P.H.; Malloch, D.; Azuma, H.; Graham, S.W.; McPherson, M.A.; Rai, H.S.; Sage, R.F. & Dupre, J.L. 2003. The Population Structure and Floral Biology of *Amborella trichopoda* (Amborellaceae). **Annals of the Missouri Botanical Garden**, 90, 466-490.
- Tobe, H.; Jaffré, T. & Raven, P.H. 2000. Embryology of *Amborella* (Amborellaceae): Descriptions and Polarity of Character States. **Journal of Plant Research**, 113, 271-280.
- Tucker, S.C. & Grimes, J. 1999. The inflorescence: Introduction. **The Botanical Review**, 65, 303-316.
- Tucker, S.C. 1984. Unidirectional organ initiation in leguminous flowers. **American Journal of Botany**, 71, 1139-1148.
- Tucker, S.C. 1987. Floral initiation and development in legumes. p. 183-239, part 3. In: Stirton, C.H. (ed.) **Advances in Legume Systematics**. Kew, Royal Botanic Gardens.
- Tucker, S.C. 1988a. Loss versus suppression of floral organs. p. 83-101. In: Leins, P. Tucker, S.C. & Endress, P.K. (eds). **Aspects of floral development**. Berlin, J. Cramer.
- Tucker, S.C. 1988b. Dioecy in *Bauhinia* resulting from organ suppression. **American Journal of Botany**, 75, 1584-1597.
- Tucker, S.C. 1989. Overlapping organ initiation and common primordia in flowers of *Pisum sativum* (Leguminosae: Papilionoideae). **American Journal of Botany**, 77, 714-729.
- Tucker, S.C. 1992. The developmental basis for sexual expression in *Ceratonia siliqua* (Leguminosae: Caesalpinioideae: Cassieae). **American Journal of Botany**, 79, 318-327.
- Tucker, S.C. 1996. Trends in Evolution of Floral Ontogeny in *Cassia Sensu Stricto*, *Senna*, and *Chamaecrista* (Leguminosae: Caesalpinioideae: Cassieae: Cassiinae). A Study in Convergence. **American Journal of Botany**, 83, 687-711.
- Tucker, S.C. 1999. Evolutionary Lability of Symmetry in Early Floral Development. **International Journal of Plant Sciences**, 160, S25-S39.
- Tucker, S.C. 2003a. Floral development in legumes. **Plant Physiology**, 131, 911-926.
- Tucker, S.C. 2003b. Floral Ontogeny in *Swartzia* (Leguminosae: Papilionoideae: Swartzieae): Distribution and Role of the Ring Meristem. **American Journal of Botany**, 90, 1271-1292.
- Uhl, N.W. & Moore, H.E. 1977. Correlations of inflorescence, flower structure, and floral anatomy with pollination in some palms. **Biotropica**, 9, 170-190.
- Varassin, I.G.; Penneys, D.S. & Michelangeli, F.A. 2008. Comparative Anatomy and Morphology of Nectar-producing Melastomataceae. **Annals of Botany**, 102, 899-909.
- Verbeke, J.A. 1992. Fusion events during floral morphogenesis. **Annual Review Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, 43, 583-598.
- Vogel, S. & Hadacek, F. 2004. Contributions to the functional anatomy and biology of *Nelumbo nucifera* (Nelumbonaceae) III. An ecological reappraisal of floral organs. **Plant Systematics and Evolution**, 249, 173-189.
- Vogel, S. 1990. **The role of scent glands in pollination: on the structure and function of osmophores**. Washington, Smithsonian Institution Libraries. (Translated by S.S. Renner).
- Wallace G.D. 1977. Studies of the Monotropeae (Ericaceae). Floral nectaries: anatomy and function in pollination ecology. **American Journal of Botany**, 64, 199-206.
- Weberling, F. & Troll, W. 1998. **Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers**. Vol. 2, Part 2. Jena, Fischer.
- Weberling, F. 1965. Typology of inflorescences. **Journal of the Linnean Society (Botany)**, 59, 215-221.
- Weberling, F. 1988. Inflorescence structure in primitive angiosperms. **Taxon**, 37, 657-690.
- Weberling, F. 1992. **Morphology of flowers and inflorescences**. p. 201-307. Cambridge, Cambridge University Press.
- Westerkamp, C. & Weber, A. 1999. Keel flowers of the Polygalaceae and Fabaceae: a functional comparison. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 129, 207-221.
- Whitney, H.M.; Chittka, L.; Bruce, T.J.A. & Glover, B.J. 2009. Conical epidermal cells allow bees to grip flowers and increase foraging efficiency. **Current Biology**, 19, 948-953.

- Wiemer, A.P., Moré, M., Benitez-Vieyra, S., Cocucci, A.A., Raguso, R.A. & Sérsic, A.N. 2009. A simple floral fragrance and unusual osmophore structure in *Cyclopogon elatus* (Orchidaceae). **Plant Biology**, 11, 506-514.
- Wollmann, H.; Mica E.; Todesco, M.; Long, J.A. & Weigel, D. 2010. On reconciling the interactions between APETALA2, miR172 and AGAMOUS with the ABC model of flower development. **Development**, 137, 3633-3642.
- Yarsick, S., Enrech, N.X., Ramirez, N. & Agostini, G. 1986. Notes on the Floral Biology of *Couroupita guianensis* Aubl. (Lecythidaceae). **Annals of the Missouri Botanical Garden**, 73, 99-101.
- Zinkl, G.M. 2002. **Plant Reproduction**. p. 1-9. Encyclopedia of Life Sciences. MacMillan Publishers Ltda, Nature Publishing Group.



Foto: Paulo Eugênio Oliveira

* Capítulo 3 *

Sistemas reprodutivos

Paulo Eugênio Oliveira¹ e Pietro Kiyoshi Maruyama²

¹ Instituto de Biologia, Universidade Federal de Uberlândia, (UFU) - CEP: 38900-402 - Uberlândia-MG - Brasil - Caixa Postal 593.
e-mail: poliveiragm@gmail.com

² Departamento de Biologia Vegetal, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas (Unicamp) - CEP: 13083-862 - Campinas-SP - Brasil - Caixa postal 6109.

As plantas podem se reproduzir de maneira sexuada e/ou assexuada e este capítulo se concentrará na forma sexuada de reprodução das plantas. Será feita uma apresentação dos mecanismos que as plantas possuem para promover o que pode ser chamado de “polinização ótima”. As plantas, sendo organismos sésseis, necessitam de agentes transportadores de gametas para que a reprodução sexuada ocorra via polinização. Independente das estratégias adotadas pelas plantas para promover a polinização ótima, elas devem arcar com os custos associados a cada uma dessas estratégias. A ideia de um custo na polinização se torna crítica quando considerados os polinizadores bióticos. Isto acontece porque a relação entre as plantas e esses polinizadores é conflituosa, sendo que cada participante tenta minimizar os esforços em relação aos benefícios obtidos. Embora às vezes passem a ideia de passividade na interação, as plantas podem influenciar como os polinizadores atuam. Entre as angiospermas (plantas com flores) existem mecanismos que selecionam os gametas presentes no grão de pólen, o que é denominado seleção gametofítica. Por fim, podem existir ainda mecanismos pós-zigóticos que selecionam a progênie, os quais envolvem o aborto seletivo e a alocação diferencial de recursos. Assim, esse capítulo abordará as estratégias apresentadas pelas plantas em busca da polinização ótima, as definições, os exemplos e as teorias envolvidas em cada uma delas.

Sistema reprodutivo em plantas

As plantas não apresentam mobilidade e dependem de vetores bióticos ou abióticos para promover a polinização, ou seja, o transporte de pólen até a superfície estigmática, evento fundamental para que o processo de fertilização e a reprodução sexuada se realizem. É sempre necessário enfatizar que, apesar da heterosporia e a produção de pólen e óvulos permitir a analogia do processo de polinização com a reprodução sexuada de outros grupos de organismos, a reprodução sexuada nas plantas envolve mais especificamente os processos de formação dos gametas que ocorrem nos óvulos e no tubo polínico e que culminam com o acoplamento e a fertilização. Como não podem escolher diretamente os parceiros reprodutivos, o resultado da reprodução sexuada nas plantas depende da qualidade do pólen que chega ao estigma. Nesse sentido, as plantas podem influenciar de várias maneiras o processo de transporte de pólen. Além disso, o fechamento dos óvulos na câmara carpelar permitiu às angiospermas (plantas com flores) interferir ativamente no crescimento dos tubos polínicos e no processo de fertilização, selecionando gametas de melhor qualidade. Finalmente, o controle na alocação de recursos após a fertilização para o desenvolvimento do endosperma e do embrião permite às angiospermas ainda a seleção pós-zigótica da progênie resultante do processo reprodutivo. Estas distintas instâncias que permitem às plantas certo controle sobre o processo reprodutivo podem ser vistas, de uma maneira geral, como o sistema de reprodução das plantas, mas algumas distinções e esclarecimentos da terminologia vão ser feitos ao longo do capítulo para evitar confusões e tentar padronizar o uso dos termos (Neal & Anderson 2005). Alguns autores veem o sistema de reprodução como todas as formas das plantas de alguma maneira controlarem o processo reprodutivo. Neste sentido, os sistemas de reprodução seriam

estratégias evolutivamente estáveis, resultantes de seleção natural e importantes para a sobrevivência dos indivíduos (Crawley 1997). Nossa visão aqui é que o estudo dos sistemas de reprodução é parte dos estudos de biologia floral, que envolveria ainda desenvolvimento da estrutura floral e a polinização. Sistemas de reprodução incluiriam os sistemas sexuais e de incompatibilidade, além de outros mecanismos morfofisiológicos que controlam o fluxo de pólen e, consequentemente, a reprodução.

Polinização, sexo e reprodução sexuada

O processo de polinização envolve a otimização do fluxo de pólen entre as flores. Quase três séculos de estudos e grande parte deste livro são dedicados a explicar os ajustes e os mecanismos que afetam o transporte de pólen. Dois componentes fundamentais na polinização são a quantidade e a qualidade do pólen. A qualidade do pólen que chega ao estigma tem sido associada à necessidade de alogamia, mas é evidente que na escolha de parceiros não basta garantir a presença de pólen exógeno. O que é então uma polinização ótima para as plantas? Para entender o que é polinização ótima é necessário compreender as bases da reprodução sexuada.

Qual é a vantagem do sexo? Existe uma ampla base teórica na literatura sobre a evolução da reprodução sexuada e sua importância (Meynard-Smith 1978, Crawley 1997). A reprodução sexuada (1) aumenta a recombinação gênica e a possibilidade de uma progênie competitivamente superior, com maior habilidade de resistir à predação, maior capacidade de colonização, entre outros fatores; (2) evita a homozigose e a expressão de genes recessivos deletérios (carga genética); e (3) permite a divisão na alocação de recursos entre os indivíduos envolvidos no processo

reprodutivo. Por outro lado, o sexo pode envolver problemas: (1) a mesma variabilidade gênica que permite o surgimento de indivíduos mais aptos gera também indivíduos menos aptos que os parentais, implicando perdas nos recursos alocados na reprodução; (2) nas plantas, a reprodução sexuada implica a dependência de vetores externos e gastos estruturais e fisiológicos para otimizar este processo, além de riscos análogos àqueles aos que parceiros sexuais estão expostos entre os animais (Doenças Sexualmente Transmissíveis, interações assimétricas, entre outros); (3) a reprodução sexual nas plantas envolve alternância de gerações e é um processo complexo e lento, muito mais lento do que alternativas de reprodução assexuada, como gemação e outras formas de multiplicação vegetativa; e (4) na reprodução sexuada, apenas metade dos genes de cada parceiro será transmitida para a progênie.

As desvantagens do sexo implicam que os benefícios devem sempre superar os custos para que tais mecanismos sejam fixados por seleção natural. Sir Ronald Fischer (1930) definiu isto de maneira clara: a reprodução sexuada e alogamia (X) somente seriam vantajosas se os ganhos (aptidão) resultantes de tal processo fossem maiores do que duas vezes os ganhos obtidos por multiplicação vegetativa ou autogamia (A), isto é, $X > 2A$.

Mas existiriam alternativas à reprodução sexuada? As plantas apresentam várias formas de reprodução assexuada, sendo que a apomixia (Capítulo 4) é a mais elaborada e que permite conservar as vantagens da dispersão da progênie por sementes. Alguns estudos sugerem que estas alternativas de reprodução assexuada permitem até mesmo prover algum grau de variabilidade genética por meio de eventos de recombinação (*crossing-over*) ou mudanças somáticas (Horandl & Paun 2007). Entretanto a preponderância da reprodução sexuada entre os organismos vivos, de uma maneira geral, e nas plantas,

em particular, indica que as vantagens são reais e, se a natureza não repudia a autogamia, como sugeria Darwin, ela certamente prefere o sexo.

Origem e evolução da reprodução sexuada

A reprodução sexuada nos eucariontes envolve formas de divisões celulares complexas, que terminam na manutenção de ploidia estável (Niklas 1997, Grosberg & Strathmann 2007). A meiose e a fecundação marcam o ciclo de vida e definem a alternância de gerações presente na maioria das Viridiplantae (algas verdes e as plantas terrestres) (Cavalier-Smith 2004), que são diplobiontes (Niklas & Kutschera 2010). Nestas plantas, os esporos, que são produzidos pela meiose, parecem ter sido particularmente importantes para a invasão do ambiente terrestre (Niklas 1997, Steemans *et al.* 2009). Por outro lado, os gametas também sofreram especialização e a maioria das Viridiplantae é oogâmica, com gametas grandes e imóveis, as oosferas, e outros gametas pequenos e comumente flagelados, os anterozoides. Mesmo nas gimnospermas e angiospermas, as células espermáticas, que correspondem aos anterozoides das outras plantas, apesar de não mais apresentarem flagelos, apresentam a base de microtúbulos associada àquelas estruturas e confirmam a homologia entre as células espermáticas e os anterozoides nas plantas terrestres (Southworth & Cresti 1997).

Outro processo de diferenciação ocorreu nas plantas terrestres. Embora todos os musgos e muitas pteridófitas sejam homosporados, alguns grupos de pteridófitas, as gimnospermas e as angiospermas apresentam heterosporia, com esporos que dão origem a gametófitos femininos, os megásporos, e esporos que originam gametófitos masculinos, os micrósporos. A menor dispersabilidade dos megásporos é utilizada

para explicar o surgimento de plantas em que todo o desenvolvimento do gametófito feminino ocorria dentro de estruturas do próprio esporófito, denominadas óvulos (Niklas 1997). Estes óvulos formados por folhas ou ramos modificados deram origem às sementes e caracterizam os ciclos de vida das plantas superiores. Por outro lado, o desenvolvimento de anterozoides ocorria dentro de estruturas simples, sendo formados a partir de algumas poucas divisões dos micrósporos originais. Gametas se desenvolvendo dentro de estruturas, que num certo sentido replicavam as diferenças associadas à oogamia, levaram à analogia entre estas estruturas do esporófito e os gametas de outros grupos de organismos.

A maioria das flores das angiospermas vai apresentar estruturas que produzem pólen e outras que produzem óvulos. As ideias básicas de Goethe destas estruturas como folhas modificadas têm sido corroboradas pela descoberta de genes homeóticos que controlam o processo de organização da flor e que são comuns a todas as angiospermas (Dornelas & Dornelas 2005). Nestas flores os óvulos estão fechados em câmaras carpelares e os grãos de pólen são depositados no estigma, formando tubos polínicos que vão transportar as células espermáticas até os óvulos. Os óvulos das angiospermas têm, no saco embrionário, um aparato oosférico formado por duas sinérgides, a oosfera e comumente está associado ao núcleo resultante da fusão dos núcleos polares. O tubo polínico que chega ao óvulo comumente penetra a micrópila e descarrega as células espermáticas dentro de uma das sinérgides (Fig. 3.1). Uma destas células eventualmente vai se fundir com a oosfera, dando origem ao zigoto diploide, e a outra, com o núcleo de fusão, dando origem a uma célula triploide que vai formar o endosperma (Willense & Went 1984). A sifonogamia completa, o acoplamento e a dupla fertilização descritos anteriormente são comuns à

maioria das angiospermas e, até certo ponto, caracteres diagnósticos do grupo (Williams 2008).

Desde Lineu, óvulos e grãos de pólen são vistos como parte da expressão sexual nas plantas. Apesar das tentativas de adequar a terminologia e evitar possíveis erros decorrentes de tal analogia (Mariath *et al.* 2006), a literatura internacional tem consagrado o uso de termos associados à expressão sexual para as estruturas dos esporófitos das plantas. Como estas estruturas estão vinculadas diretamente à produção dos gametas, até mesmo os modelos que descrevem a seleção natural e a evolução da expressão sexual têm sido aplicados aos esporófitos das plantas (Ainsworth 2000).

Para alguns grupos de plantas nas gimnospermas e angiospermas, a expressão sexual é diferente entre indivíduos e análoga à que ocorre nos animais; assim a analogia funciona sem problemas. Para estes grupos de plantas dioicas, mesmo a genética da determinação sexual pode ser semelhante, com cromossomos sexuais e até mesmo as assimetrias associadas ao modelo XY de muitos grupos de animais (Ainsworth 2000, Charlesworth 2002, Ming *et al.* 2011). Mas a maior parte das angiospermas é hermafrodita, o que implica mais de 90% das espécies do grupo apresentar flores com carpelos e estames funcionais, expressando funções sexuais diferentes (Ainsworth 2000). Mais que isso, como a produção de gametas masculinos e femininos está integrada numa mesma estrutura floral, a expressão sexual nestas plantas vai exigir uma série de compromissos e gerar conflitos potenciais (Janzen 1977) (Fig. 3.2).

Potencias conflitos surgem se pensarmos nos “custos” e “interesses” distintos associados às duas funções sexuais. Os gametas femininos, as oosferas, e as estruturas associadas a estes gametas vão acumular recursos necessários para o desenvolvimento das

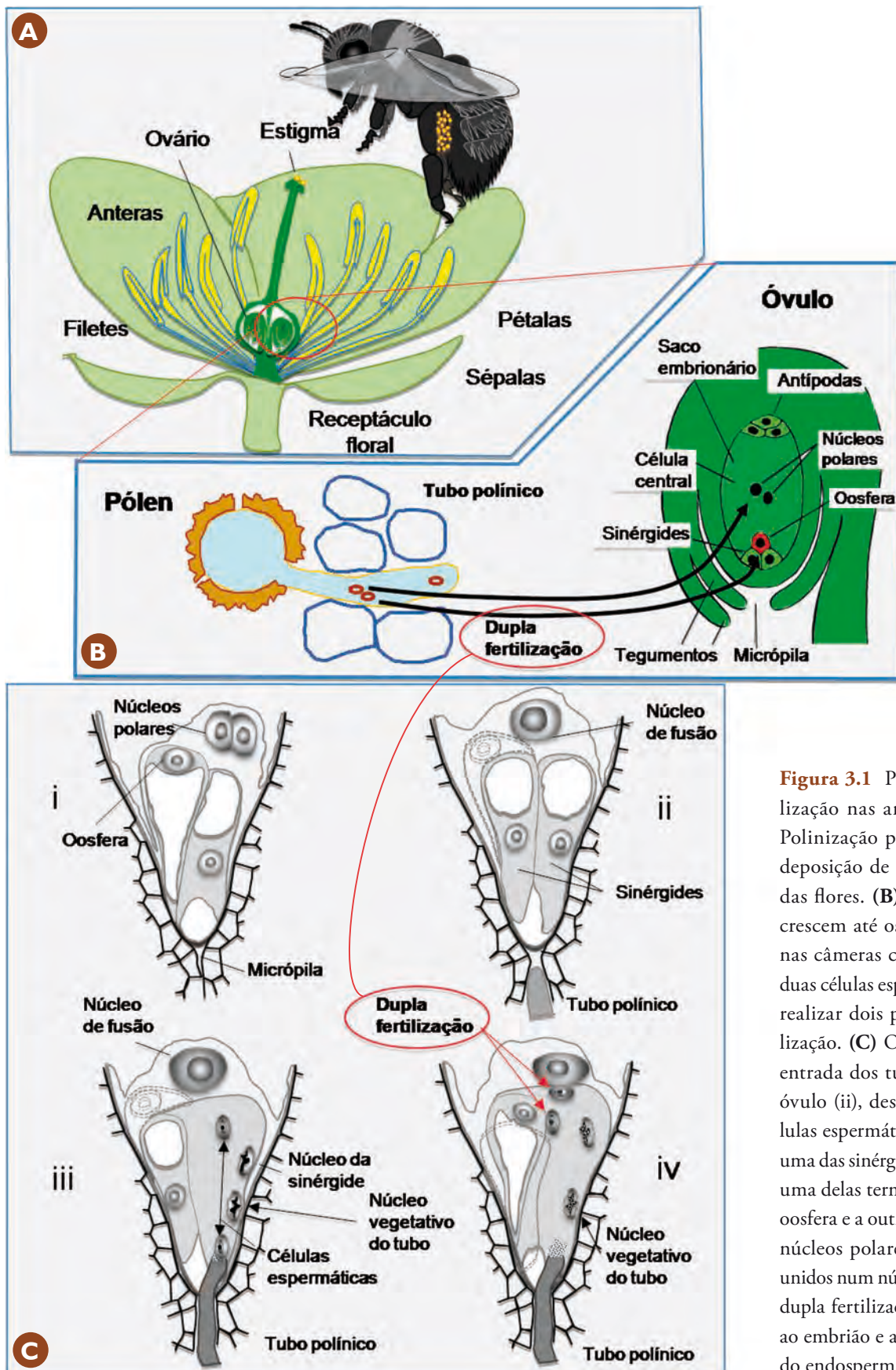


Figura 3.1 Polinização e fertilização nas angiospermas. (A) Polinização por animais leva à deposição de pólen no estigma das flores. (B) Tubos polínicos crescem até os óvulos fechados nas câmaras carpelares e levam duas células espermáticas que vão realizar dois processos de fertilização. (C) O acoplamento é a entrada dos tubos polínicos no óvulo (ii), descarregando as células espermáticas no interior de uma das sinérgides (iii), sendo que uma delas termina fertilizando a oosfera e a outra se funde com os núcleos polares (comumente já unidos num núcleo de fusão). Esta dupla fertilização (iv) dá origem ao embrião e ao núcleo primário do endosperma triploide.

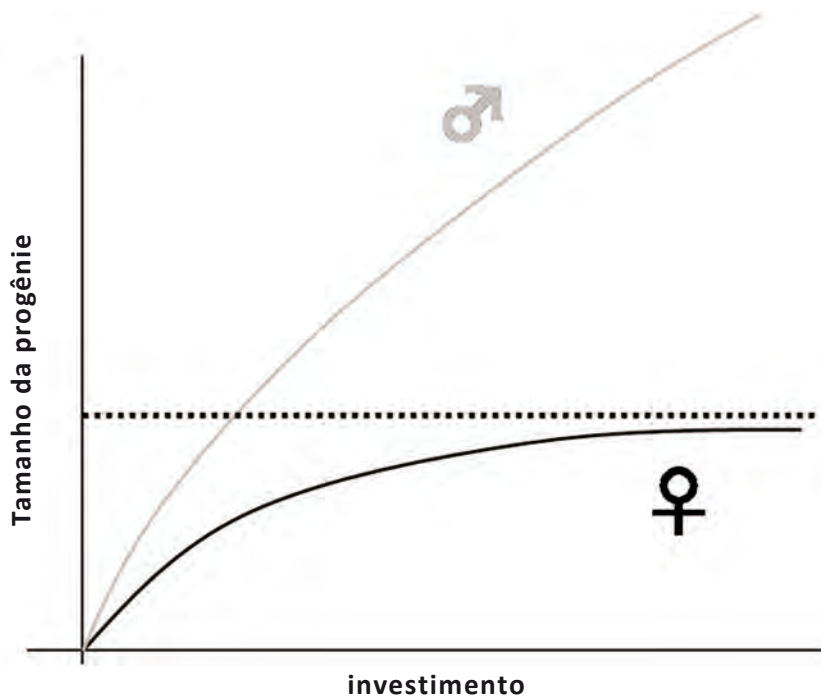


Figura 3.2 Conflito entre funções sexuais (redesenhado de Janzen 1979). O investimento na produção de flores não tem o mesmo efeito sobre a progênie obtida via função masculina ou feminina. A função feminina é limitada pela disponibilidade de recursos.

sementes e frutos. Estas estruturas reprodutivas são, de uma maneira geral, dispendiosas e sua produção é limitada pela fisiologia da planta-mãe, ou seja, o esporófito. Os recursos para a produção de óvulos, sementes e frutos são mais ou menos fixos. Desta maneira, a melhor forma de utilizar estes recursos é garantir que a fertilização ocorrerá utilizando gametas com grande aptidão genética e, dependendo do ambiente, com uma variabilidade genética ampla o suficiente para lidar com a variabilidade ambiental. Como a formação de sementes e frutos é um processo dispendioso, a função feminina também pode adotar mecanismos ativos de aborto que permitem descartar óvulos não fertilizados ou fertilizados por gametas de baixa aptidão, otimizando o uso dos recursos fisiológicos limitados para a formação de progênes mais aptas (Janzen 1977, Lloyd 1979, 1980). Por outro lado, o pólen e os gametas masculinos são relativamente menos custosos e podem ser produzidos em maior quantidade. E o sucesso reprodutivo via função masculina não tem as mesmas limitações fisiológicas,

na medida em que grãos de pólen podem fertilizar óvulos de muitas plantas diferentes. Desta maneira, quanto mais grãos de pólen forem produzidos ou quanto maiores forem as estruturas atrativas para que os polinizadores busquem esses grãos de pólen, maior será a possibilidade de que seja transportado pólen até outras flores (outros indivíduos) e maior poderá ser a progênie formada (Fig. 3.2).

Nesse sentido, não existe vantagem para a função feminina em produzir um número maior de flores do que aquelas que efetivamente darão origem a frutos. Em contrapartida, caso as flores sejam módulos iguais, quanto mais flores produzidas, maior a quantidade de pólen e maior a possibilidade de reprodução via função masculina. A tendência, em indivíduos hermafroditas, é a de produzir um número maior de flores do que aquelas que efetivamente darão origem a frutos. Assim, a eficácia da transformação de flores em frutos não é só resultante da eficiência do processo de polinização. A incapacidade da planta

em transformar todos os pistilos em frutos dá margem aos processos de aborto seletivo que poderiam otimizar a reprodução via função feminina. Toda esta discussão tem importância para o entendimento da evolução dos sistemas sexuais e dos sistemas de incompatibilidade a serem discutidos mais à frente.

O conflito entre as funções sexuais sobre o número ótimo de flores a serem produzidas pode ser contornado pela separação das funções em flores diferentes. Na maior parte dos casos estudados, a separação das funções sexuais em flores se dá pela supressão de uma das funções. Esta via de origem de flores unissexuais como um caráter secundário nas angiospermas, ou seja, a partir de flores hermafroditas, tem sido confirmada inclusive por estudos moleculares, mas é possível que em alguns grupos basais as flores unissexuais não tenham tido origem a partir de flores hermafroditas (Froelich & Chase 2007). De qualquer forma, o surgimento de flores unissexuais permite uma alocação de recursos mais refinada em cada função sexual e o surgimento de uma grande variedade de sistemas sexuais.

Sistemas sexuais

Sistemas sexuais remetem à variação na expressão sexual nas plantas. Muitas plantas com flores morfológicamente hermafroditas podem apresentar gineceu ou androceu não funcionais. Esta perda da funcionalidade pode ser resultado de mutações pontuais ou até mesmo de disponibilidade fisiológica. Em espécies de bananeira (*Musa* spp.), as flores localizadas nas porções apicais das inflorescências são funcionalmente masculinas, ou seja, estaminadas, provavelmente em função da diminuição da disponibilidade de recursos alocados para a formação das flores femininas, localizadas nas porções basais (Simmonds 1962, Turner *et al.* 2007). A produção de algumas flores

com gineceu reduzido e funcionalmente masculinas num indivíduo hermafrodita caracteriza a andromonoícia (Fig. 3.3 A), que é um dos sistemas sexuais mais comuns entre as angiospermas. Este sistema permite aumentar a quantidade de pólen e otimizar a função masculina sem os custos da produção de pistilos. A andromonoícia é particularmente comum em plantas que têm frutos grandes e custosos, em que a transformação de flores em frutos seria de qualquer maneira limitada em termos fisiológicos (Lloyd 1980). A situação oposta, que é a ocorrência de flores funcionalmente femininas em plantas hermafroditas (Fig. 3.3 B), é mais rara e comumente associada à esterilidade polínica, às mutações ou a alguns grupos e situações específicos, como em espécies apomíticas de Asteraceae (Richards 1986).

O surgimento de flores com sexos separados num mesmo indivíduo envolve duas mudanças. Intuitivamente, poderíamos pensar que o surgimento duplo de flores masculinas e femininas a partir de flores hermafroditas deveria ser mais raro do que o único surgimento de flores de um sexo. Mas a verdade é que a monoícia (Fig. 3.3 C) é comum entre as plantas terrestres, de uma maneira geral, e mesmo entre as angiospermas. A ocorrência de flores de sexos separados num mesmo indivíduo permite um ajuste específico da alocação de recursos para cada função sexual (de Jong *et al.* 2008) e a monoícia está particularmente associada com a polinização pelo vento e a separação temporal e, às vezes, espacial das funções sexuais. Assim, mesmo que as flores dos dois sexos coexistam na planta, a autopolinização é pouco frequente (Crawley 1997). Modelos teóricos sugerem que a monoícia evolui a partir do hermafroditismo quando a alocação sexual é muito enviesada para a função feminina, considerando o custo da produção de frutos, o que favorece a andromonoícia e a posterior evolução da monoícia (de Jong *et al.* 2008).



Figura 3.3 (A) Andromonoecia. Flor masculina e hermafrodita de *Solanum lycocarpum* (Solanaceae). (B) Ginomonoecia. Capítulo de *Mutisia coccinea* (Asteraceae) com flores do disco hermafroditas e flores liguladas morfologicamente femininas. (C) Monoecia. Flores femininas receptivas e masculinas ainda fechadas de *Maprounea guianensis* (Euphorbiaceae). (D) Dioecia. Flores masculinas e femininas de *Triplaris* sp. (Polygonaceae).

O caminho distinto, passando pela ginomonoecia, é improvável, já que requer uma produção de sementes drasticamente maior em flores femininas para compensar o alto custo da função feminina em relação a flores hermafroditas (de Jong *et al.* 2008). Entretanto a evolução dos sistemas sexuais na maior família de angiospermas, Asteraceae, parece mostrar justamente que a monoecia evolui nessa família passando pela ginomonoecia, que é muito comum na família, fato que pode estar ligado a uma particularidade na disposição das flores em inflorescências do tipo capítulo que competem pelos recursos disponíveis na formação de frutos (Torices *et al.* 2011).

A ocorrência de indivíduos com flores de um único sexo, ou dioecia (Fig. 3.3 D), poderia ser vista como uma consequência da monoecia, mas a dioecia parece ter evoluído de maneira independente nas plantas mais de cem vezes e nem sempre parece ter envolvido a monoecia (Charlesworth 2002). Duas rotas principais parecem ter sido tomadas na evolução deste sistema reprodutivo: o surgimento por mutação de esterilidade masculina ou feminina, resultando em androdioecia ou ginodioecia, respectivamente, ou uma seleção disruptiva de uma variação existente (distília, heterodicogamia e monoecia), sendo a rota pela ginodioecia particularmente comum (Ashman

2006, Ming *et al.* 2011). De qualquer maneira, a evolução das flores de sexos separados (monoícia, dioícia e sistemas sexuais intermediários) parece estar ligada a uma assimetria nos balanços das vantagens que cada função sexual experimenta e que finalmente culmina, ou não (Ashman 2006), num ponto estável, com dois sexos separados.

Fluxo gênico e sistemas de reprodução

Até aqui mencionamos a reprodução sexuada num contexto de cruzamento entre indivíduos distintos, em que o fluxo gênico, via pólen entre plantas diferentes, aumenta a variabilidade genética. As flores hermafroditas, ao concentrar duas funções sexuais numa mesma flor, têm a vantagem ou a desvantagem de permitir autopolinização, isto é, a transferência do pólen para o estigma da própria flor ou entre flores de uma mesma planta, processo chamado de geitonogamia. Mesmo com flores unissexuais, a presença dos dois tipos numa planta (monoícia) poderia levar à predominância de autogamia. Em muitos casos, esta autopolinização pode até mesmo ser automática, caso os estames e o estigma estejam localizados próximos uns dos outros na estrutura da flor.

Levando isto em consideração, é possível pensar em dois extremos reprodutivos no que diz respeito ao fluxo gênico. Num extremo, flores hermafroditas podem nunca abrir totalmente, sendo obrigatoriamente autopolinizadas. Estas flores são chamadas cleistógamas e podem ser vistas como adaptações para maximizar a autopolinização e diminuir as possibilidades de cruzamentos entre indivíduos. A endogamia pode ser importante em situações em que a variabilidade genética for prejudicial. Um exemplo clássico é o predomínio de endogamia em espécies adaptadas a *habitats* extremos, como solos saturados de metais

pesados (Jain 1976). Nestes casos, qualquer variabilidade pode modificar o arranjo de características genéticas que permite às plantas sobreviver naqueles ambientes. Claro que mecanismos de reprodução assexuada ou apomixia poderiam ser interessantes nestas situações (Capítulo 4), mas a cleistogamia ou mesmo mecanismos de endogamia menos estritos podem proporcionar a segurança reprodutiva e, ao mesmo tempo, manter algum grau de variabilidade e flexibilidade reprodutiva.

Num outro extremo, podemos considerar as espécies dioicas, entre as quais a endogamia é virtualmente impossível. Com os sexos separados em plantas diferentes, toda a polinização resulta em fluxo gênico entre indivíduos. Nesses casos, mesmo polinizadores relativamente generalistas poderiam efetuar polinizações entre indivíduos e esta possibilidade de utilizar vetores relativamente simples seria um dos principais motores para a evolução da dioícia (Baker 1955, Bawa 1980, Charlesworth 1993, Pannell & Dorken 2006). Mas, se por um lado, este sistema permite às plantas usarem vetores relativamente generalistas, por outro, o estabelecimento da dioícia gera uma dependência total das plantas em relação a estes polinizadores. É interessante notar que, nas plantas dioicas, a única saída para garantir a segurança reprodutiva na ausência de polinizadores seria a reprodução assexuada. Não por acaso, a apomixia foi descrita pela primeira vez no século XIX para uma espécie dioica, *Alchornea ilicifolia*, Euphorbiaceae (Baker 1983).

Mesmo sem o extremo da dioícia, qualquer separação das funções sexuais nas plantas resulta em maior fluxo gênico, mas a maioria das angiospermas é hermafrodita. Será que elas seriam mais inclinadas à autopolinização? Na verdade, não. Mesmo que à primeira vista o predomínio de hermafroditismo pareça favorecer a autopolinização, este parece ter surgido

paradoxalmente como uma forma de aumentar o fluxo de pólen entre as plantas das angiospermas (Allen & Hiscock 2008). Mas como isto pode ser obtido? A atração de polinizadores bióticos por si só parece ter sido importante para promover os cruzamentos, mas as adaptações estruturais, temporais e fisiológicas nas flores podem ser utilizadas para otimizar a polinização e regular o fluxo gênico. Mesmo não podendo sair por aí buscando um parceiro bonito ou vigoroso, as plantas podem ter mecanismos para controlar o fluxo gênico, influenciando seus polinizadores e, conseqüentemente, a qualidade da polinização.

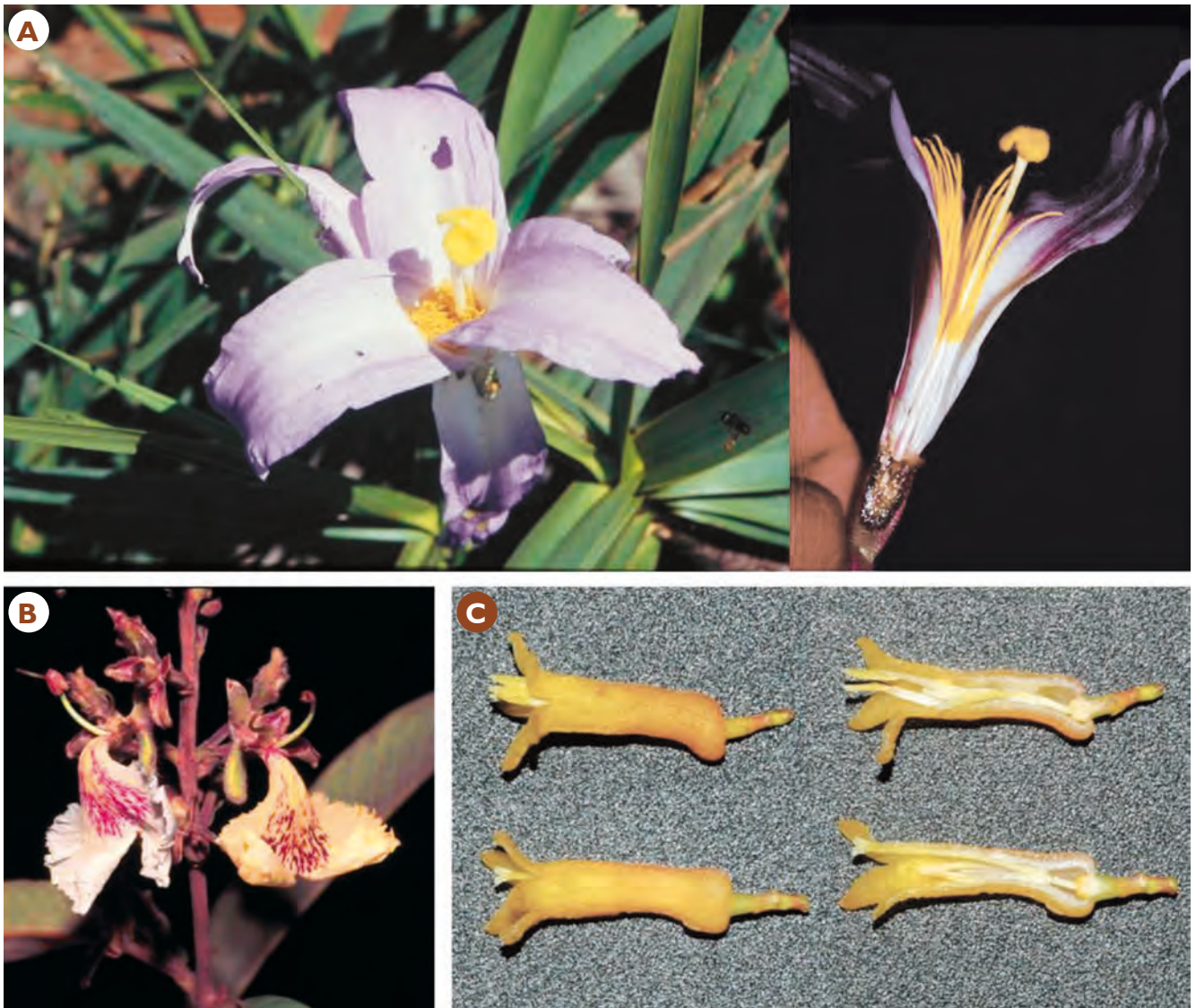
Assimetrias morfológicas e mecanismos para otimizar a polinização

Descrevemos anteriormente como a proximidade entre os estames, o estigma e os extremos da cleistogamia podem promover autopolinização e como a separação espacial entre estames e estigma pode ter o efeito oposto, evitando a autogamia. O tipo mais comum de separação espacial é a hercogamia de aproximação, com o estigma posicionado mais à frente do que os estames na rota de chegada dos visitantes florais (Fig. 3.4 A). Isto permite que o estigma receba uma carga de pólen de outras flores antes que o corpo do polinizador seja contaminado com o pólen da própria flor.

Outro tipo de modificação estrutural que pode promover a polinização cruzada é a enantioestilia. Este polimorfismo floral é promovido por assimetrias no desenvolvimento das partes florais de flores zigomorfas, resultando no posicionamento diferente de estames e estigma em flores de uma mesma planta

ou de plantas diferentes. Nas espécies melitófilas de *Qualea* (Vochysiaceae), as árvores de pau-terra comuns no Cerrado brasileiro, o desenvolvimento da flor termina por posicionar o estigma oposto ao único estame (Oliveira 1998a) (Fig. 3.4 B). Mas, numa mesma planta, ocorrem flores com o estigma para a direita e flores com o estigma para a esquerda, caracterizando um tipo de enantioestilia monomórfica (Jensson & Barrett 2003). A ocorrência de enantioestilia dimórfica, em que flores de cada tipo ocorrem em indivíduos diferentes, é muito mais rara, mas mesmo a enantioestilia monomórfica, distribuindo pólen do lado direito ou do lado esquerdo do corpo do polinizador, pode ampliar as possibilidades de polinização cruzada ou pelo menos dificultar a autopolinização (Jensson & Barrett 2003).

Flores podem exibir mecanismos estruturais mais complexos de separação das funções sexuais para promover a polinização cruzada e o fluxo gênico (Barrett 2010). A heterostilia envolve a ocorrência de morfos florais com estruturas sexuais de tamanhos e posições distintos. A distília é a forma mais comum de heterostilia, e o posicionamento recíproco entre os estiletos e estames resulta em dois morfos florais claramente definidos, denominados brevístilo e longístilo (Fig. 3.4 C). A tristília tem distribuição mais restrita, mas parece ter um controle genético semelhante e resulta em populações de indivíduos com três morfos florais diferentes. Estes polimorfismos florais são controlados geneticamente e geralmente estão associados a mecanismos fisiológicos de autoincompatibilidade e incompatibilidade intramorfos, mas o posicionamento recíproco de estruturas sexuais por si só parece promover um fluxo direcional de pólen entre indivíduos de morfos diferentes (Ganders 1979, Ferrero *et al.* 2009).



Figuras 3.4 (A) Hercogamia de aproximação em *Vellozia squamata* (Velloziaceae). Flor e corte da flor. Notem o estigma bem acima dos estames. (B) Enantiostilia. Flores de *Qualea multiflora* (Vochysiaceae). Notem o estame para a esquerda na flor do lado esquerdo e para direita na flor do lado direito. (C) Distilia. Flores brevistilas e longistilas de *Palicourea rigida* (Rubiaceae). Flores inteiras e cortes das flores mostrando a posição de estames e estigmas.

Dicogamia e mecanismos temporais para otimizar a reprodução

Outras modificações estruturais mais específicas e características de alguns grupos de angiospermas ou determinados sistemas de polinização podem resultar

na promoção de alogamia, separando espacialmente as funções sexuais. Mas a separação destas funções e a promoção da alogamia podem ser obtidas também por assincronia entre a liberação do pólen e a receptividade estigmática. Dicogamia e modificações temporais das flores podem até mesmo impossibilitar a

autopolinização, quando a liberação do pólen ocorre num momento no qual o estigma não esteja receptivo. Em *Tocoyena formosa* (Rubiaceae), por exemplo, as flores não apresentam hercogamia e, mais ainda, o pólen é liberado pelas anteras na parte externa dos lobos estigmáticos, parte esta que não é receptiva, num tipo de apresentação secundária de pólen (Fig. 3.5 A). Quando os lobos estigmáticos começam a se abrir na segunda noite da antese, a maior parte do pólen já foi retirada pelos visitantes florais e a polinização se realizará com pólen trazido de outras flores. Este fenômeno é denominado protandria, isto é, um caso de dicogamia temporal na qual o pólen é liberado antes de a receptividade estigmática se iniciar. O oposto também é comum nas plantas, como nas espécies de *Annona* (Annonaceae), nas quais o estigma está receptivo no início da antese e os estames começam a liberar pólen somente mais tarde, na mesma noite ou na noite seguinte, quando os polinizadores são “liberados” das flores (Fig. 3.5 B). Este tipo de protoginia é frequentemente associado à polinização por besouros (Capítulo 11), mas também ocorre em outros grupos de plantas. As dicogamias podem ocorrer em flores do mesmo indivíduo sem que haja uma sincronia, mas também pode ser sincronizada de tal modo que gera uma dioicia funcional. No abacate (*Persea americana*, Lauraceae), por exemplo, alguns indivíduos produzem flores pela manhã e outros, no período da tarde. Como as flores são protogínicas e a abertura é sincrônica, algumas plantas são funcionalmente femininas pela manhã e masculinas no período da tarde, enquanto outras são masculinas à tarde e femininas apenas na manhã seguinte (Kubitzki & Kurz 1984, Sedgley 1985).

A dicogamia pode ocorrer entre estruturas de uma mesma flor hermafrodita, mas pode acontecer entre flores unissexuais de uma mesma planta. Em

algumas palmeiras, as flores de sexos separados têm ritmos de abertura diferentes. No gênero *Syagrus* (Arecaceae), as flores masculinas se abrem primeiro e as femininas somente vão estar receptivas vários dias depois, muitas vezes sem sobreposição entre as fases (Silberbauer-Gottsberger 1990). Em contraste, no gênero *Astrocaryum*, as flores femininas estão receptivas antes do início da abertura das flores masculinas (Consiglio & Bourne 2001). A abertura concomitante de várias inflorescências pode possibilitar a endogamia, mas comumente a dicogamia resulta em dioicia funcional e promove a alogamia quase obrigatória nestes grupos de plantas.

Adaptações morfológicas e temporais podem ser combinadas em algumas plantas para promover a alogamia. Movimentos de estames, estiletes e estigmas, bem como de outras partes florais, podem ajudar a promover a polinização e direcionar o fluxo de pólen. A protoandria em *Ferdinandusa speciosa* (Rubiaceae) é associada ao crescimento do estilete, que gera a hercogamia de aproximação quando se inicia a fase feminina (Castro & Oliveira 2001). Movimentos dos estiletes e até de todo o androginóforo podem aumentar a possibilidade de polinização cruzada em espécies de *Passiflora* (Scorza & Dornelas 2011, mas veja Shivanna 2012 para um efeito exatamente oposto). O fechamento dos lobos estigmáticos associados à hercogamia de aproximação pode evitar autopolinizações em várias espécies de Bignoniaceae (Milet-Pinheiro *et al.* 2009). Por outro lado, a curvatura dos lobos estigmáticos até sua contaminação por pólen da própria flor, como ocorre em algumas Asteraceae (Lloyd & Schoen 1992), ou o movimento dos polinários até assegurarem a autopolinização em algumas espécies de Orchidaceae (Johnson & Edwards 2000), são mecanismos que restringem a alogamia ou pelo menos asseguram a reprodução na ausência de polinizações adequadas.



Figuras 3.5 (A) Protandria. Flores de *Tocoyena formosa* (Rubiaceae). Flor na fase masculina na primeira noite da antese, com deposição secundária de pólen e estigma fechado. Flor na fase feminina na segunda noite de antese com os lobos do estigma abertos e receptivos. (B) Protoginia em *Annona crassiflora* (Annonaceae). Flor no início da antese (pétalas externas afastadas para mostrar gineceu e androceu) com estigma receptivo e anteras ainda sem liberação de pólen. Foi visitada por besouros que trazem pólen de outras flores.

Mudanças de coloração, do horário de abertura, do fechamento e da duração da flor podem interferir nos serviços de polinização selecionando os tipos de polinizadores e influenciando o fluxo e a qualidade do pólen que chega a flor. Os mecanismos utilizados pelas plantas para atrair seus polinizadores são inúmeros e serão discutidos nos vários capítulos deste livro. Alguns destes mecanismos são sutis e difíceis

de serem avaliados. Por exemplo, a quantidade de recursos florais oferecida pode afetar o comportamento do polinizador e, consequentemente, a qualidade do pólen depositado no estigma (Oliveira & Sazima 1990, McDade & Weeks 2004a,b). Neste sentido, até mesmo a interferência de ladrões de néctar (visitantes que usam os recursos sem fazer polinização) pode gerar interações com resultados imprevisíveis

na polinização (Maloof & Inouye 2000). Em plantas florindo massivamente, uma assincronia no horário de oferta de néctar pode aumentar o deslocamento de visitantes entre plantas e o potencial de polinização cruzada (Stephenson 1982). Por outro lado, uma previsibilidade maior na oferta de recursos pode levar a comportamento territorial dos polinizadores e, conseqüentemente, reduzir as possibilidades de alogamia (Justino *et al.* 2012).

Seleção gametofítica e mecanismos de incompatibilidade

Todos estes mecanismos citados até aqui têm um efeito limitado sobre a qualidade do pólen depositado nas flores, e estimativas sobre o tipo de polinização em árvores tropicais indicam que a maior parte das polinizações em plantas hermafroditas, algo como 90%, é de autopolinizações, autogamias ou geitonogamias (Arroyo 1976). Caso as plantas tivessem apenas mecanismos estruturais ou temporais para selecionar o pólen, ou seja, seus parceiros sexuais, a tendência seria uma predominância da endogamia, com conseqüências ecológicas e evolutivas. Mas o fechamento dos carpelos, além da proteção dos óvulos, permitiu às angiospermas mecanismos mais elaborados de seleção gametofítica. A própria evolução das angiospermas parece estar associada à evolução de mecanismos mais eficientes de crescimento dos tubos polínicos. *Plugs* de calose e crescimento mais rápido permitiram aos tubos polínicos competirem desde a superfície estigmática até os óvulos pela prioridade de gerar novos indivíduos (Williams 2008). Nas plantas, assim como nos animais, os óvulos têm mecanismos para impedir o acoplamento e a fertilização por mais de um tubo polínico (Spielman & Scott 2008). Ou seja, quem chegar primeiro fica com a mocinha! Mas estas características permitem ainda

que a planta-mãe influencie este processo, selecionando ativamente os tubos polínicos com características genéticas adequadas para o processo de fertilização. Experimentos desde a década de 1970 confirmaram a seleção gametofítica e mostraram uma relação clara entre o vigor de crescimento de tubos polínicos e o vigor da progênie resultante. Além disso, estimativas sugerem que 60% dos genes da planta adulta seriam expressos durante o crescimento dos tubos polínicos, permitindo que a planta-mãe desenvolva mecanismos de seleção de genes (Mulcahy & Mulcahy 1975, Mulcahy *et al.* 1996).

Apesar de a seleção gametofítica ser incontestável, a interferência da planta-mãe e de suas características genéticas sobre o processo de fertilização raramente pôde ser quantificada. Além disso, os mecanismos de seleção envolvidos não são claramente conhecidos, a não ser no caso dos processos de autoincompatibilidade. Desde o século XVIII, a existência de autoesterilidade tem sido discutida. Em um experimento pioneiro, Koelreuter (1763) demonstrou que plantas autopolinizadas de *Verbascum* sp. (Scrophulariaceae) não produziam frutos e sementes (Baker 1983). Darwin (1876) ampliou significativamente este conhecimento e sintetizou as informações sobre autoesterilidade. O termo autoincompatibilidade foi cunhado apenas no início do século XX (Stout 1917), num período em que estes mecanismos foram estudados em detalhe à luz das ideias da genética mendeliana e das pressões para o melhoramento de plantas cultivadas. Em muitos casos, a conseqüência da autoesterilidade em cultivos era a limitação na produção agrícola e a dependência destes dos vetores de pólen. Uma série de experimentos conduzidos durante a década de 1920 definiu as bases genéticas dos mecanismos de autoesterilidade em vários grupos de plantas (Prell 1921, East & Mangelsdorf 1925, Lehmann 1926 e Filzer 1926). Nas décadas seguintes, as relações

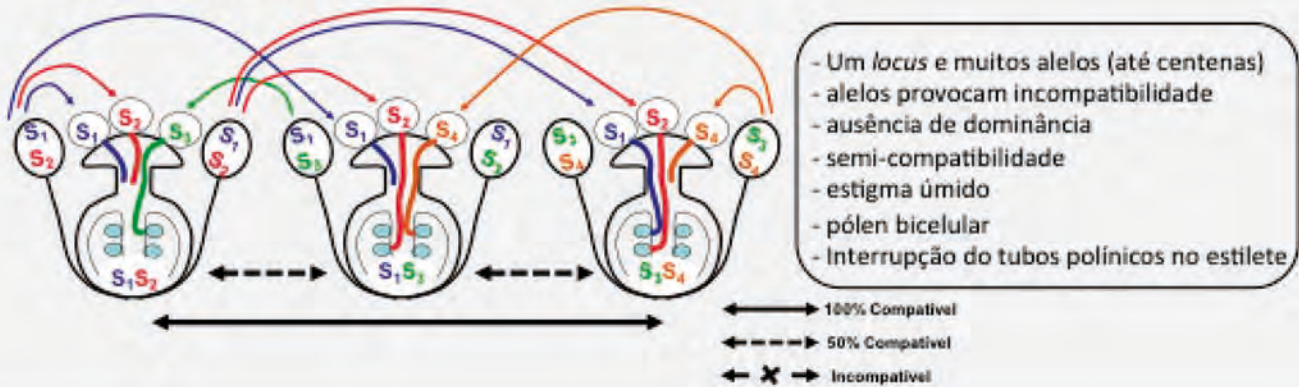
florísticas dos mecanismos de incompatibilidade (East 1940) e os caracteres secundários associados a cada tipo (Brewbaker 1957) foram estabelecidos, apesar do baixo número (menos de três dezenas) de espécies para as quais os mecanismos genéticos de autoincompatibilidade tenham efetivamente sido definidos.

De uma maneira geral, os mecanismos clássicos de autoincompatibilidade podem ser divididos em três grupos: a **autoincompatibilidade gametofítica** (GSI) (Fig. 3.6 A) foi descrita inicialmente com base em estudos em *Nicotiana* sp. (Solanaceae) e definida por um único gene/lócus com vários alelos sem dominância. Este gene parece controlar a expressão de substâncias tanto nos óvulos quanto nos tubos polínicos, de maneira que a presença de alelos iguais leva a uma reação de incompatibilidade. Neste modelo, a autoincompatibilidade seria completa, mas os modelos resultantes dos experimentos controlados implicavam que uma mesma planta poderia produzir gametas com alelos diferentes e numa população existiriam plantas incompatíveis, plantas compatíveis e plantas semicompatíveis, sendo que a reação de incompatibilidade ocorreria em função da expressão independente dos genótipos haploides de cada gameta, o que deu o nome ao sistema (De Nettancourt 1977, Gibbs 1990). Análises posteriores mostraram que este sistema era amplamente distribuído nas angiospermas, estava usualmente associado a plantas com estigma úmido e que a reação de incompatibilidade parecia ocorrer ao longo do estilete, com os tubos polínicos incompatíveis comumente se rompendo precocemente e formando deposições irregulares de calose (Oliveira & Gibbs 1994) (Fig. 3.7).

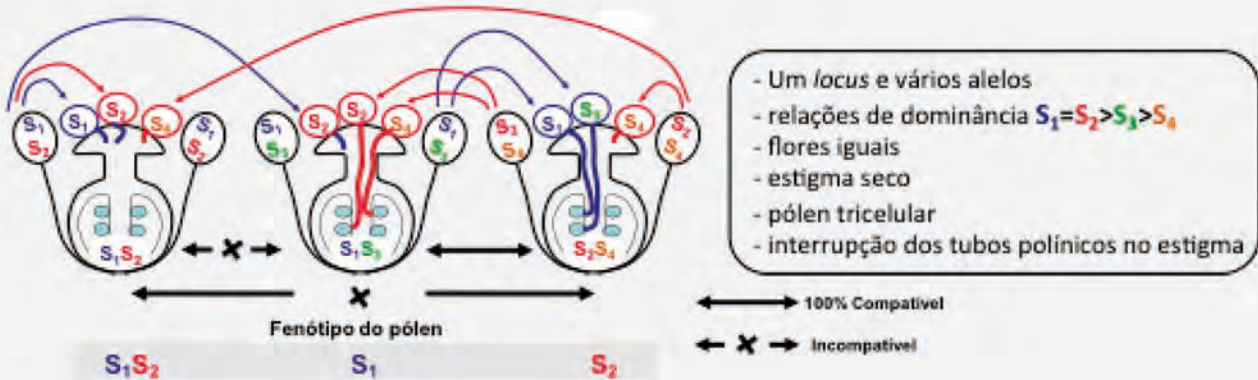
Estudos realizados na década de 1950 (Bateman 1952, 1954) mostraram que algumas plantas apresentavam mecanismos de incompatibilidade diferentes. Nestas plantas também o controle da

incompatibilidade parecia envolver um único locus, com vários alelos diferentes, mas parecia ocorrer uma relação de dominância entre os alelos e apenas os alelos dominantes eram expressos. Isto implicava que, independente do genótipo haploide, o pólen apresentava reações de incompatibilidade que eram determinadas pelo genótipo do esporófito. Daí a definição como **autoincompatibilidade esporofítica** (SSI) (Fig. 3.6 B). A dominância implicava que plantas compartilhando um alelo dominante não somente seriam autoincompatíveis, como seriam interincompatíveis em certos cruzamentos, não havendo semicompatibilidade na população. Estes sistemas esporofíticos parecem ter uma distribuição menos ampla, praticamente restrito às Asteraceae, Brassicaceae, Betulaceae, Caryophyllaceae, Convolvulaceae e Polemoniaceae (Allen & Hiscock 2008). As plantas com este sistema de incompatibilidade apresentam comumente estigma papiloso seco e a reação de incompatibilidade ocorre na superfície estigmática. Nas Brassicaceae, em que tais sistemas foram muito bem estudados, os tubos polínicos penetram a parede das papilas estigmáticas e isto somente acontece quando o pólen é compatível. Muito comumente, plantas com tais sistemas apresentam pólen tricolunar e com exina esculturada e complexa. Alguns estudos sugeriram que as substâncias associadas à reação de incompatibilidade poderiam ser depositadas pelo tapete da antera na exina dos grãos de pólen durante sua formação, o que explicaria a interação entre alelos e a exina esculturada (mas veja Gibbs & Ferguson 1987). Apesar de este sistema genético (SSI) criar classes de plantas incompatíveis nas populações, não existe diferenças morfológicas associadas e este sistema é comumente descrito como autoincompatibilidade esporofítica homomórfica em oposição aos sistemas aparentemente semelhantes que ocorrem em plantas heterostílicas (Gibbs 1986, 1990).

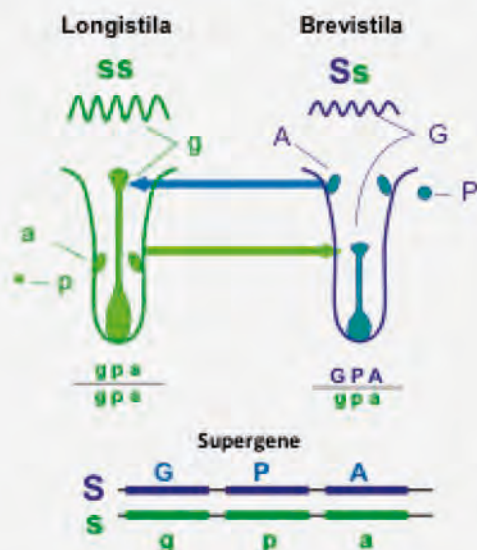
A Sistema de autoincompatibilidade gametofítico – GSI



B Sistema de autoincompatibilidade esporofítico homomórfico – SSI



C Sistema de autoincompatibilidade esporofítico heteromórfico – HetSI



- Um *locus* e dois alelos
- relação de dominância – S e s
- Auto-incompatibilidade e Incompatibilidade intra-morfo
- Flores dimórficas ou polimórficas (posicionamento das estruturas sexuais)
- Dimorfismos secundários (tamanho das anteras, estiletes e papilas estigmáticas, e grãos de pólen) controlados por genes reunidos em *linkage*: A, G e P respectivamente.

Figuras 3.6 Características fundamentais dos sistemas clássicos de autoincompatibilidade em plantas (adaptado de Gibbs 1990 e Richards 1986). **(A)** Sistema gametofítico (GSI): Esquema mostrando os cruzamentos possíveis entre indivíduos com genótipos diferentes e o comportamento de crescimento de tubos polínicos nos pistilos. São indicados ainda os resultados em termos de compatibilidade e, no quadro, as principais características do sistema. **(B)** Sistema esporofítico homomórfico (SSI): esquemas semelhantes, mostrando os resultados dos cruzamentos possíveis, influenciados pelas relações de dominância entre alelos. São mostrados os resultados em termos de compatibilidade e o quadro detalha as características do sistema. **(C)** Sistema esporofítico heteromórfico (HetSI): Esquema de flores dos dois morfos mostrando as características morfológicas associadas ao mecanismo de incompatibilidade. Estas características, inclusive o mecanismo de incompatibilidade, são controladas por genes em *linkage* num agrupamento comumente denominado supergene.

A heterostilia já era bem conhecida desde o século XVIII e resultava em populações com duas ou mais classes de indivíduos morfológicamente diferentes (Barrett 2010). Cruzamentos controlados mostraram que estas classes eram também auto e intramorfóincompatíveis, isto é, mesmo quando eram forçadas polinizações entre indivíduos de um mesmo morfo, havia algum mecanismo de incompatibilidade que impedia a formação de frutos e sementes. Estudos com *Primula* spp. (Primulaceae) e outros grupos de plantas heterostílicas mostraram que também nestes casos parecia haver um sistema mendeliano relativamente simples, com um único gene que controlava a morfologia floral e o mecanismo de incompatibilidade (Richards 1986, Barrett & Shore 2008). Estudos mais detalhados mostraram que, apesar da segregação mendeliana devida à ligação genética (*linkage*), o controle de alguns aspectos da morfologia e do mecanismo de incompatibilidade parecia ser exercido por um conjunto de alelos em pelo menos três locos diferentes. Recombinação dentro deste supergene resultava em mudanças morfológicas e quebra do mecanismo de incompatibilidade, originando indivíduos homomórficos e autocompatíveis. De qualquer modo, a incompatibilidade em espécies de *Primula* e em outros grupos heterostílicos parecia ser controlada por um único gene com dois alelos, sendo um alelo dominante que em muitos casos estava associado ao fenótipo brevistilo e a papilas estigmáticas grandes.

Esta dominância levou à denominação deste sistema como **autoincompatibilidade esporofítica heteromórfica** (HetSI) (Fig. 3.6 C), apesar de alguns autores chamarem a atenção para o fato de que não existem evidências claras de que constituam mecanismos semelhantes àqueles descritos para SSI (Gibbs 1986, Allen & Hiscock 2008).

Estudos mais recentes permitiram isolar genes associados aos sistemas de incompatibilidade e tentar entender seu funcionamento em nível celular. Inicialmente, um gene S isolado parecia indicar um funcionamento semelhante dos sistemas clássicos de incompatibilidade, mas estudos mais detalhados mostraram um quadro bem mais complexo, com pelo menos três mecanismos bem diferentes de reconhecimento e incompatibilidade (Takayama & Isogai 2005). A definição do controle genético dos mecanismos de incompatibilidade envolve estudos experimentais trabalhosos, e nas últimas duas décadas é possível encontrar não mais que dois ou três estudos neste sentido (Lipow & Wyatt 2000, Talavera *et al.* 2001). A maioria das inferências sobre mecanismos de incompatibilidade é baseada nas tendências apontadas na década de 1950 para um número pequeno de espécies (Brewbaker 1957), sendo a maior parte plantas de regiões temperadas e de pequeno porte e ciclo reprodutivo rápido. O comportamento do crescimento dos tubos polínicos e as diferenças

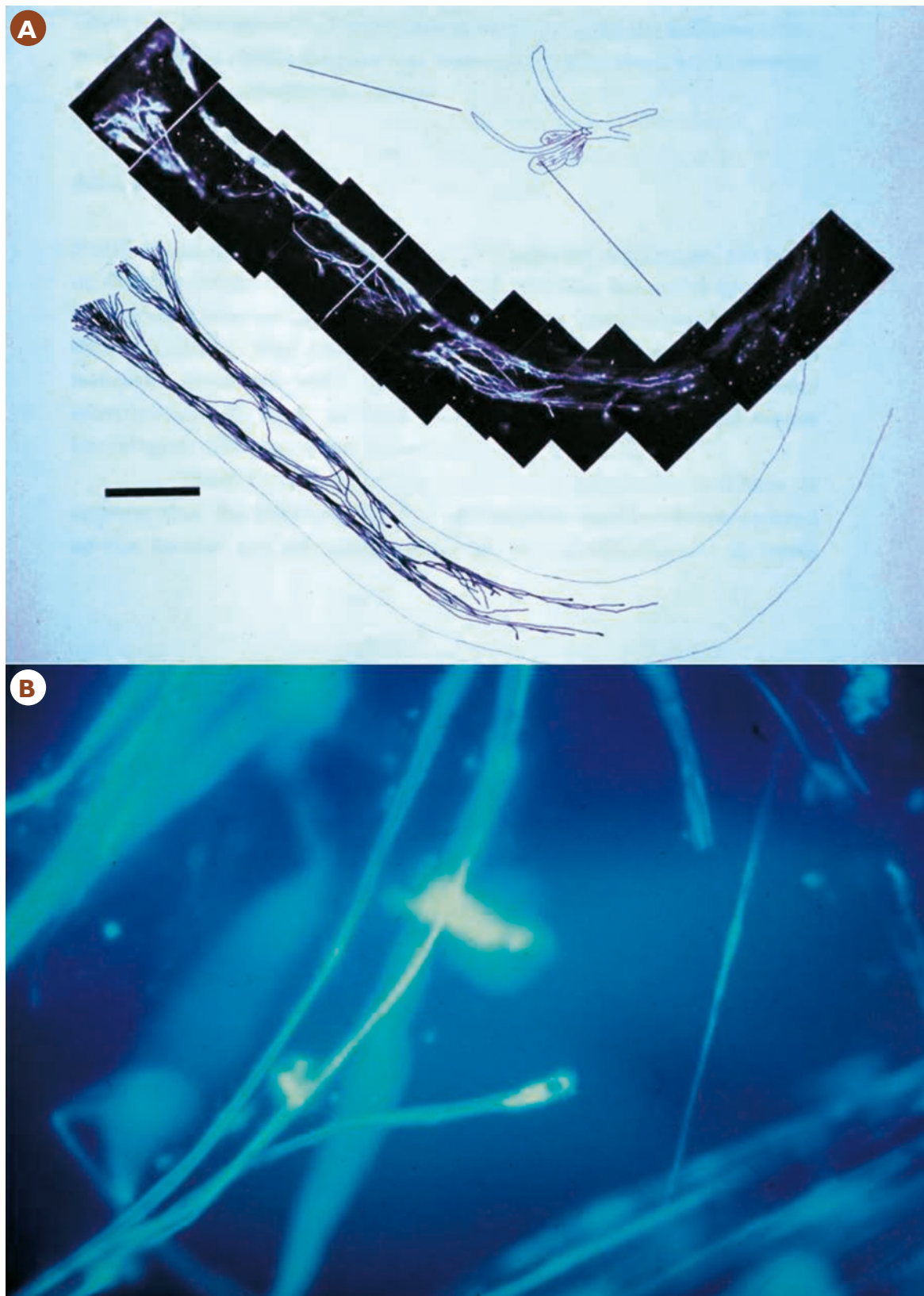


Figura 3.7 Crescimentos de tubos polínicos em pistilo autopolinizado de *Vochysia* (Vochysiaceae). **(A)** Mosaico de fotos e desenho interpretativo mostrando que os tubos vão parando no segundo terço do estilete. **(B)** Detalhe de um tubo interrompido com deposição de calose que caracteriza a reação de incompatibilidade nestas espécies (Oliveira & Gibbs 1994).

observadas nos sítios da reação de incompatibilidade foram utilizados comumente como indicadores de sistemas gametofíticos ou esporofíticos, mas quando estas inferências começaram a ser utilizadas para espécies tropicais, elas começaram a perder o sentido. No cacau (*Theobroma* sp., Malvaceae), cruzamentos controlados pareciam evidenciar um sistema esporofítico, com indivíduos interincompatíveis e um número reduzido de alelos (Cope 1962). Mas as observações em microscopia de fluorescência mostraram que, independente do tipo de polinização e da produção de frutos, os tubos polínicos cresciam até os óvulos e aparentemente havia fertilização (Cope 1962, Ford & Wilkinson 2012). Eventualmente, foi mostrado que a autoesterilidade parecia resultar da incapacidade de fusão dos núcleos para a formação da célula primária do endosperma. Mas mesmo os dados quantitativos dos eventos de fusão indicavam alguma semicompatibilidade e sugeriam um controle gametofítico de tal mecanismo, sendo a esterilidade mais estrita resultado de processos de aborto não associados diretamente com a incompatibilidade.

Estudos realizados com outras plantas arbóreas em todo o mundo, mas especialmente em ambientes tropicais, foram sintetizados na década de 1980 (Seavey & Bawa 1986) e indicavam que mecanismos de **autoincompatibilidade de ação tardia** (LSI) pareciam agir no ovário ou nos óvulos, aparentemente sem afetar o crescimento dos tubos polínicos. A autoesterilidade foi vista alternativamente como decorrente de depressão endogâmica. Uma longa discussão se seguiu e persiste até os dias atuais, questionando se estes fenômenos de ação tardia realmente representam mecanismos de autoincompatibilidade geneticamente controlados. Existem evidências de que a LSI, que envolve desde barreiras pré-zigóticas até aborto seletivo, não constitui simples resultado de depressão endogâmica e carga

genética. Associação com mecanismos de natureza gametofítica foram definidos em detalhes apenas para espécies de *Asclepias* – Apocynaceae (Lipow & Wyatt 1999, 2000) e de *Theobroma* – Malvaceae (Cope 1962, Ford & Wilkinson 2012). Mas existem poucos trabalhos experimentais confirmando a natureza de tais fenômenos, que provavelmente não têm uma natureza comum. É interessante notar que estes fenômenos são particularmente comuns em plantas com flores relativamente pequenas em relação aos frutos (Oliveira 1998b), nas quais o aborto pós-polinização pode constituir um mecanismo de seleção de baixo custo. Sistemas clássicos de autoincompatibilidade, por outro lado, são comuns em espécies arbustivo-herbáceas e com flores relativamente grandes e custosas, nas quais barreiras de autoincompatibilidade podem aumentar a possibilidade de fertilização com pólen cruzado e reduzir os custos associados à depressão endogâmica (Seavey & Bawa 1986, Oliveira 1998b).

Considerações finais

A polinização é, sem dúvida, a forma mais efetiva de otimizar o processo reprodutivo, mas as plantas dispõem de um arsenal muito mais amplo para interferir neste processo. Os sistemas de reprodução são constituídos por mecanismos variados, incluindo adaptações estruturais, fenológicas e fisiológicas que podem ser utilizados pelas plantas para controlar a reprodução sexuada e otimizar a escolha de parceiros. Estes sistemas de reprodução podem controlar o fluxo de pólen, o crescimento de tubos polínicos e a alocação de recursos para a progênie, ampliando ou reduzindo a variabilidade genética em função das condições ambientais onde as plantas estão crescendo.

Referências Bibliográficas

- Ainsworth, C. 2000. Boys and girls come out to play: the molecular biology of dioecious plants. **Annals of Botany**, 86, 211-221.
- Allen, A.M. & Hiscock, S.J. 2008. Evolution and phylogeny of self-incompatibility systems in angiosperms. p. 73-101. In: Franklin-Tong, V.E. (ed.) **Self-incompatibility in flowering plants: evolution, diversity, and mechanisms**. Berlin, Springer, 314 pp.
- Arroyo, M.T.K. 1976. Geitonogamy in animal pollinated tropical angiosperms: a stimulus for the evolution of self-incompatibility. **Taxon**, 25, 543-548.
- Ashman, T.L. 2006. The evolution of separate sexes: a focus on the ecological context. Pp. 204-222. In: Harder, L.D. & Barrett, S.H. (eds.) **Ecology and evolution of flowers**. Oxford, University Press, 390pp.
- Baker, H.G. 1955. Self-incompatibility and establishment after long distance dispersal. **Evolution**, 9, 347-349.
- Baker, H.G. 1983. An outline of the history of the anthecology, or pollination biology. Pp. 7-28. In: Real, L. (ed.) **Pollination biology**. New York, Academic Press, 338pp.
- Barrett, S.C.H. & Shore, J.S. 2008. New insights on heterostyly: comparative biology, ecology and genetics. Pp. 3-32. In: Franklin-Tong, V.E. (ed.) **Self-incompatibility in flowering plants: evolution, diversity, and mechanisms**. Berlin, Springer, 314pp.
- Barrett, S.C.H. 2010. Darwin's legacy: the forms, function and sexual diversity of flowers. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, 365, 351-368.
- Bateman, A.J. 1952. Self-incompatibility systems in angiosperms I. Theory. **Heredity**, 6, 285-310.
- Bateman, A.J. 1954. Self-incompatibility systems in angiosperms II. *Iberis amara*. **Heredity**, 8, 305-332.
- Bawa, K.S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 11, 15-39.
- Brewbaker, J.L. 1957. Pollen cytology and self-incompatibility systems in plants. **Journal of Heredity**, 48, 271-277.
- Castro, C.C. & Oliveira, P.E.A.M. 2001. Reproductive biology of the protandrous *Ferdinandusa speciosa* Pohl (Rubiaceae) in southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, 24, 167-172.
- Cavalier-Smith, T. 2004. Only six kingdoms of life. **Proceedings of The Royal Society of London B**, 271, 1251-1262.
- Charlesworth, D. 1993. Why are unisexual flowers associated with wind pollination and unspecialized pollinators? **The American Naturalist**, 141, 481-490.
- Charlesworth, D. 2002. Plant sex determination and sex chromosomes. **Heredity**, 88, 94-101.
- Consiglio, T.K. & Bourne, G.R. 2001. Pollination and breeding system of a Neotropical palm *Astrocaryum vulgare* in Guyana: a test of the predictability of syndromes. **Journal of Tropical Ecology**, 17, 577-592.
- Cope, F.W. 1962. The mechanism of pollen incompatibility in *Theobroma cacao* L. **Heredity**, 17, 157-182.
- Crawley, M.J. 1997. Sex. p. 156-213. In: Crawley, M. (ed.) **Plant ecology**. Oxford, Blackwell Publishing, 717pp.
- Darwin, C. 1876. **The effects of cross and self fertilization in the vegetable kingdom**. London, John Murray, 482pp.
- de Jong, T.J.; Shmida, A. & Thuijsman, F. 2008. Sex allocation in plants and the evolution of monoecy. **Evolutionary Ecology Research**, 10, 1087-1109.
- De Nettancourt, D. 1977. **Incompatibility in angiosperms**. Berlin, Springer-Verlag, 230pp.
- Dornelas, M.C. & Dornelas, O. 2005. From leaf to flower: revisiting Goethe's concepts on the "metamorphosis" of plants. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, 17, 335-344.
- East E.M. 1940. The distribution of self-sterility in flowering plants. **Proceedings of American Philosophical Society**, 82, 449-518.
- East, E.M. & Mangelsdorf, A.J. 1925. A new interpretation of the hereditary behavior of self-sterile plants. **Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America**, 11, 166-171.
- Ferrero, V.; Arroyo, J.; Vargas, P.; Thompson, J.D. & Navarro, L. 2009. Evolutionary transitions of style polymorphisms in *Lithodora* (Boraginaceae). **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, 11, 111-125.
- Filzer, P. 1926. Die selbststerilität von *Veronica syriaca*. **Zeitschrift für Induktive Abstammungs- und Vererbungslehre**, 41, 137-197.
- Fisher R.A. 1930 **The genetical theory of natural selection**. Oxford, Clarendon Press, 272pp.
- Ford, C.S. & Wilkinson, M.J. 2012. Confocal observations of late-acting self-incompatibility in *Theobroma cacao* L. **Sexual Plant Reproduction**, 25, 169-183.
- Frohlich, M.W. & Chase, M.W. 2007. After a dozen years of progress the origin of angiosperms is still a great mystery. **Nature**, 450, 1184-1189.
- Ganders, F.R. 1979. The biology of heterostyly. **New Zealand Journal of Botany**, 17, 607-635.
- Gibbs, P.E. 1986. Do homomorphic and heteromorphic self-incompatibility systems have the same sporophytic mechanism? **Plant Systematics and Evolution**, 154, 285-323.
- Gibbs, P.E. 1990. Self-incompatibility in flowering plants: a Neotropical perspective. **Revista Brasileira de Botânica**, 13, 125-136.

- Gibbs, P.E. & Ferguson, I.K. 1987. Correlations between pollen exine sculpturing and angiosperm self-incompatibility systems -a reply. **Plant Systematics and Evolution**, 157, 143-159.
- Grosberg, R.K. & Strathmann, R.R. 2007. The evolution of multicellularity: a minor major transition? **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 38, 621-54.
- Hörandl, E. & Paun, O. 2007. Patterns and sources of genetic diversity in apomictic plants: implications for evolutionary potentials. p. 169-194. In: Hörandl, E.; Grossniklaus, U.; van Dijk, P.J.; Sharbel, T.F. (eds.) **Apomixis: Evolution, Mechanisms and Perspectives**. Liechtenstein. A.R.G. Rugell, Gantner Verlag, 424pp.
- Jain, S.K. 1976. The evolution of inbreeding in plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 7, 469-495.
- Janzen, D.H. 1977. A note on optimal mate selection by plants. **The American Naturalist**, 111, 365-371.
- Jensson, L.K. & Barrett, S.C.H. 2003. The comparative biology of mirror-image flowers. **International Journal of Plant Science**, 164, S237-S249.
- Jonhson, S.D. & Edwards, T.J. 2000. The structure and function of orchid pollinaria. **Plant Systematics and Evolution**, 222, 243-269.
- Justino, D.G.; Maruyama, P.K. & Oliveira, P.E. 2012. Floral resource availability and hummingbird territorial behaviour on a Neotropical savanna shrub. **Journal of Ornithology**, 153, 189-197.
- Koelreuter, D.J.G. 1763. **Vorläufige Nachricht von Einigen das Geschlecht der Pflanzen Betreffenden Versuchen und Beobachtungen**. Fortsetzung 1. Ostwalds klassiker der Exakten Wissenschaften Nr. 41, Leipzig. Engelmann, 266pp.
- Kubitzki, K. & Kurz, H. 1984. Synchronized dichogamy and dioecy in neotropical Lauraceae. **Plant Systematics and Evolution**, 147, 253-266.
- Lehmann, E. 1926. The heredity of self-sterility in *Veronica syriaca*. **Memoirs of the Horticultural Society of New York**, 3, 313-320.
- Lipow, S.R. & Wyatt, R. 1999. Floral morphology and late-acting self-incompatibility in *Apocynum cannabinum* (Apocynaceae). **Plant Systematics and Evolution**, 219, 99-109.
- Lipow, S.R. & Wyatt, R. 2000. Single gene control of postzygotic self-incompatibility in Poke Milkweed, *Asclepias sexaltata* L. **Genetics**, 154, 893-907.
- Lloyd, D.G. 1979. Parental strategies of angiosperms. **New Zealand Journal of Botany**, 17, 595-606.
- Lloyd, D.G. 1980. Sexual strategies in plants. I. An hypothesis of serial adjustment of maternal investment during one reproductive session. **New Phytologist**, 86, 69-79.
- Lloyd, D.G. & Schoen, D.J. 1992. Self- and cross-fertilization in plants. I. Functional dimensions. **International Journal of Plant Sciences**, 153, 358-369.
- Maloof, J.E. & Inouye, D.W. 2000. Are nectar robbers cheaters or mutualists? **Ecology**, 81, 2651-2661.
- Mariath, J.E.A.; Santos, R.P. & Bittencourt Júnior, N.S. 2006. Flor. p. 329-373. In: Appezzato-da-Glória, B. & Carmello-Guerreiro, S.M. (eds.) **Anatomia vegetal**. Viçosa, Editora UFV, 438pp.
- McDade, L.A. & Weeks, J.A. 2004a. Nectar in hummingbird-pollinated Neotropical plants I: patterns of production and variability in 12 species. **Biotropica**, 36, 196-215.
- McDade, L.A. & Weeks, J.A. 2004b. Nectar in hummingbird-pollinated Neotropical plants II: interactions with flower visitors. **Biotropica**, 36, 216-230.
- Meynard-Smith, J. 1978. **The Evolution of Sex**. Cambridge, Cambridge University Press, 222pp.
- Milet-Pinheiro, P.; Carvalho, A.T.; Kevan, P.G. & Schlindwein, C. 2009. Permanent stigma closure in Bignoniaceae: mechanism and implications for fruit set in self-incompatible species. **Flora**, 204, 82-88.
- Ming, R.; Bendahmane, A. & Renner, S. 2011. Sex chromosomes in land plants. **Annual Review of Plant Biology**, 62, 485-514.
- Mulcahy, D.L. & Mulcahy, G.B. 1975. The influence of gametophytic competition on sporophytic quality in *Dianthus chinensis*. **Theoretical and Applied Genetics**, 46, 277-280.
- Mulcahy, D.L.; Sari-Gorla, M. & Mulcahy, G.B. 1996. Pollen selection – past, present and future. **Sexual Plant Reproduction**, 9, 353-356.
- Neal, P.R. & Anderson, G.J. 2005. Are “mating systems” “breeding systems” of inconsistent and confusing terminology in plant reproductive biology? or is it the other way around? **Plant Systematics and Evolution**, 250, 173-185.
- Niklas, K.J. 1997. **The evolutionary biology of plants**. Chicago, University of Chicago Press, 470pp.
- Niklas, K.J. & Kutschera, U. 2010. The evolution of the land plant life cycle. **New Phytologist**, 185, 27-41.
- Oliveira, P.E. 1998a. Reproductive biology, evolution and taxonomy of the Vochysiaceae in Central Brazil. p. 381-393. In: Owens, S. & Rudall, P. (eds.). **Reproductive Biology: in systematics, conservation and economic botany**. Richmond, Royal Botanic Gardens at Kew, 513pp.
- Oliveira, P.E. 1998b. Sistemas de incompatibilidade: ideias a partir de plantas do Cerrado. **Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer**, 2, 89-102.
- Oliveira, P.E. & Gibbs, P.E. 1994. Pollination biology and breeding systems of six *Vochysia* species (Vochysiaceae) in Central Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, 10, 509-522.

- Oliveira, P.E. & Sazima, M. 1990. Pollination biology of two species of *Kielmeyera* (*Guttiferae*) from Brazilian cerrado vegetation. **Plant Systematics and Evolution**, 172, 35-49.
- Pannell, J.R. & Dorken, M.E. 2006. Colonisation as a common denominator in plant metapopulation and range expansions: effects on genetic diversity and sexual systems. **Landscape Ecology**, 21, 837-848.
- Prell, H. 1921. Das problem der unfruchtbarkeit. **Naturwissenschaftliche Wochenschrift**, 20, 440-446.
- Richards, A.J. 1986. **Plant breeding systems**. London, George Allen & Unwin, 529 pp.
- Scorza, L.C.T. & Dornelas, M.C. 2011. Plants on the move: toward common mechanisms governing mechanically-induced plant movements. **Plant Signaling & Behavior**, 6, 12: 1979-1986.
- Seavey, S.R. & Bawa, K.S. 1986. Late-acting self-incompatibility in angiosperms. **The Botanical Review**, 52, 195-219.
- Sedgley, M. 1985. Some effects of day length and flower manipulation on the floral cycle of two cultivars of avocado (*Persea americana* Mill., Lauraceae), a species showing protogynous dichogamy **Journal of Experimental Botany**, 36, 823-832.
- Shivanna, K.R. 2012. Reproductive assurance through unusual autogamy in the absence of pollinators in *Passiflora edulis* (passion fruit). **Current Science**, 103, 1091-1096.
- Silberbauer-Gottsberger, I. 1990. Pollination and evolution in palms. **Phyton**, 30, 213-233.
- Simmonds, N.W. 1962. **The Evolution of the Bananas**. London, Longmans, Green and Co. Ltd., 170pp.
- Southworth, D. & Cresti, M. 1997. Comparison of flagellated and non-flagellated sperm in plants. **American Journal of Botany**, 84, 1301-1311.
- Spielman, M. & Scott, R.J. 2008. Polyspermy barriers in plants: from preventing to promoting fertilization. **Sexual Plant Reproduction**, 21, 53-65.
- Stephenson, A.G. 1982. When does outcrossing occur in a mass-flowering plant? **Evolution**, 36, 762-767.
- Steeemans O.; Le Hérissé' A.; Melvin J.; Miller M.A.; Paris F.; Verniers J. & Wellman C.H. 2009. Origin and radiation of the earliest vascular land plants. **Science**, 324, 353.
- Stout, A.B. 1917. Fertility in *Cichorium intybus*: the sporadic occurrence of self-fertile plants among the progeny of self-sterile plants. **American Journal of Botany**, 4, 375-395.
- Takayama, S. & Isogai, A. 2005. Self-incompatibility in plants. **Annual Review of Plant Biology**, 56, 467-89.
- Talavera, S.; Gibbs, P.E.; Fernández-Piedra, M.P. & Ortiz-Herrera, M.A. 2001. Genetic control of self-incompatibility in *Anagallis monelli* (Primulaceae: Myrsinaceae). **Heredity**, 87, 589-597.
- Torices, R.; Méndez, M. & Gómez, J. M. 2011. Where do monomorphic sexual systems fit in the evolution of dioecy? Insights from the largest family of angiosperms. **New Phytologist**, 190, 234-248.
- Turner, D.W.; Fortescue, J.A. & Thomas, D.S. 2007. Environmental physiology of the bananas (*Musa* spp.). **Brazilian Journal of Plant Physiology**, 19, 463-484.
- Willemsse, M.T.M. & Van Went, J.L. 1984. The female gametophyte. Pp. 159-196. In: B.M. Johri, (ed). **Embryology of angiosperms**. Berlin, Springer-Verlag, 830pp.
- Williams, J.H. 2008. Novelty of the flowering plant pollen tube underlie diversification of a key life history stage. **Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America**, 105, 11259-11263.



Foto: Ana Paula Caetano

* Capítulo 4 *

Reprodução assexuada

Ana Paula de Souza Caetano¹ e Priscila Andressa Cortez²

¹ Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, Instituto de Biologia, Departamento de Biologia Vegetal, Universidade Estadual de Campinas (Unicamp) – Rua Monteiro Lobato, 970 – CEP: 13083-970 – Campinas-SP – Brasil. e-mail: apascaetano@yahoo.com.br

² Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC) – Rodovia Jorge Amado, km 16 – CEP: 45662-900 – Ilhéus-BA – Brasil.

Este capítulo trata da reprodução assexuada de plantas, na qual novos indivíduos são formados a partir de mitoses de células somáticas do parental. A reprodução assexuada pode ocorrer vegetativamente, a partir de raízes, caules, folhas e inflorescências, ou por meio da apomixia, a partir de sementes. A propagação vegetativa, além de comum em algumas espécies, é a base da multiplicação de plantas agrícolas como a mandioca e a cana-de-açúcar. Na apomixia há formação de embriões a partir de células do óvulo, levando ao desenvolvimento de sementes viáveis. A apomixia pode ser classificada, de maneira simples, em esporofítica e gametofítica; facultativa e obrigatória; autônoma e pseudogâmica. Frequentemente há relação entre apomixia gametofítica e aloploidia. As espécies apomíticas apresentam boa capacidade de colonização, sendo comumente espécies invasoras e de ampla distribuição. Isso porque as apomíticas autônomas independem de polinizadores e são capazes de se reproduzir e fundar populações a partir de um só indivíduo; e as pseudogâmicas autocompatíveis podem apresentar autopolinização espontânea ou necessitar de polinizadores menos eficientes. Assim, a apomixia pode ser considerada uma importante estratégia de segurança reprodutiva, além de interessante do ponto de vista econômico já que podem garantir a reprodução de inúmeras espécies agrícolas.

Reprodução em angiospermas: reprodução sexuada vs. reprodução assexuada

As angiospermas se reproduzem de forma sexuada e/ou assexuada. O processo de reprodução sexuada envolve a formação de um indivíduo a partir da fusão de células denominadas gametas (Mogie 1992), o que permite a geração de variabilidade genética por meio de recombinação, segregação e singamia (Richards 1997). Por outro lado, na reprodução assexuada, indivíduos geneticamente idênticos ou com menor variabilidade genética são formados por mitose de células somáticas, em um processo que não inclui meiose e singamia (Holsinger 2000; Karasawa *et al.* 2009).

Reprodução sexuada

A reprodução sexuada envolve eventos de meiose e singamia. Em angiospermas, estes processos ocorrem no interior da antera e do óvulo, estruturas que possuem um tecido fértil especializado denominado tecido esporogênico.

Durante o processo de microsporogênese, várias células diploides e férteis da antera jovem se diferenciam em células-mãe de micrósporos; cada célula-mãe de micrósporos passa por meiose e origina quatro micrósporos haploides. Em seguida tem início a microgametogênese, processo no qual cada micrósporo haploide se divide por mitose e origina o microgametófito, também chamado de grão de pólen. Na maioria das espécies estudadas, o grão de pólen é liberado da antera contendo duas células, denominadas célula vegetativa e célula generativa; nessas espécies, a divisão mitótica da célula generativa que origina as duas células espermáticas ocorre apenas após a polinização. Nas demais espécies, a

divisão da célula generativa que irá originar as duas células espermáticas ocorre antes de o grão de pólen ser liberado da antera.

Já no interior do óvulo, comumente uma única célula fértil diploide se diferencia, originando a célula-mãe de megásporos. A megasporogênese é marcada pela meiose da célula-mãe de megásporos que origina quatro megásporos haploides. Em grande parte das angiospermas, apenas um dos megásporos produzidos é funcional, e os outros três se degeneram. Durante a megagametogênese, o megásporo funcional passa por três ciclos mitóticos, originando o megagametófito ou saco embrionário, comumente constituído por sete células e oito núcleos: três antípodas, duas sinérgides e uma oosfera, todas com um único núcleo haploide; e uma célula central, com dois núcleos haploides denominados núcleos polares.

Após a liberação ou retirada dos grãos de pólen das anteras maduras, seu transporte e deposição na superfície estigmática do gineceu (polinização), ocorrem a emissão e o crescimento do tubo polínico, por meio do qual as duas células espermáticas são transportadas até o óvulo e descarregadas em uma das sinérgides. Neste momento ocorre o evento de dupla fecundação: enquanto o núcleo de uma célula espermática se funde ao núcleo da oosfera, originando o zigoto, que posteriormente desenvolve-se em um embrião, o núcleo da outra célula espermática se funde aos núcleos polares, originando o endosperma triploide, que será utilizado como fonte nutricional para o embrião em desenvolvimento.

Os processos de esporogênese, gametogênese e fecundação estão esquematizados na Fig. 4.1 e os detalhes de cada etapa podem ser obtidos em Maheshwari (1950), Johri (1984), Johri *et al.* (1992) e Lersten (2004).

Propagação vegetativa

Na propagação vegetativa, novos indivíduos são produzidos por brotamento ou ramificação a partir de raízes, caules, folhas e inflorescências (Silvertown 2008).

Algumas vantagens são frequentemente associadas a esse tipo de propagação. Os propágulos clonais têm maior probabilidade de sobrevivência em condições ambientais extremas quando comparados às plântulas, já que, nos estádios iniciais de crescimento, eles estão ligados à planta parental por meio do sistema vascular e, frequentemente, têm maior biomassa quando comparados às plântulas de idade similar (Abrahamson 1980; Harper 1985). Além disso, a formação de clones pode compensar eventuais falhas no recrutamento e sobrevivência de plântulas (Seligman & Henkin 2000; Arizaga & Ezcurra 2002). Outro benefício está relacionado à capacidade que plantas com propagação vegetativa têm de se “mover” a partir de rizomas ou estolões. Essas estruturas permitem que os clones permaneçam ligados à planta parental, explorem *habitats* diferentes (Crawley 1997) e se beneficiem em ambientes onde os recursos são escassos e/ou distribuídos ao longo do tempo e espaço (Pitelka & Ashmun 1985; Alpert & Mooney 1986). Assim, tais recursos podem ser redistribuídos entre os clones a partir de locais de aquisição para locais de escassez (Hutchings 1988; Hutchings & Wijesinghe 1997).

No Brasil, dois exemplos podem ilustrar a importância da propagação vegetativa na manutenção das populações de algumas espécies em determinados ambientes e condições. No cerrado, eventos de queimadas são relativamente constantes (Coutinho 1990) e podem destruir botões, flores, frutos, sementes e plântulas, exercendo um efeito negativo sobre a reprodução sexuada das espécies atingidas e favorecendo aquelas

capazes de se propagar vegetativamente (Hoffman 1998). Em numerosas espécies típicas deste ambiente, a rebrota ocorre por meio de estruturas subterrâneas como xilopódios, raízes gemíferas e rizomas, que possuem suas gemas protegidas abaixo do nível do solo, sendo, por isso, resistentes ao fogo (Rizzini 1965; Appezzato-da-Glória 2003). Algumas espécies do gênero *Leiothrix* (Eriocaulaceae) são endêmicas na Cadeia do Espinhaço, nos estados de Minas Gerais e Bahia, uma região de campos rupestres composta por solos oligotróficos e ácidos e exposta a oscilações de temperatura, vento e escassez hídrica (Giulietti *et al.* 1997). Nestas espécies, os rizomas desempenham um papel importante, acumulando recursos como água, minerais e carboidratos (Coelho *et al.* 2006; Coelho *et al.* 2007), fundamentais à sobrevivência destas espécies na região.

Apomixia

Conceito

A apomixia pode ser definida como a formação assexuada de sementes, com o desenvolvimento de um ou mais embriões a partir de tecidos do óvulo e omissão da meiose e da dupla fecundação (Koltunow & Grossniklaus 2003; Bicknell & Koltunow 2004). Este processo é considerado derivado da reprodução sexuada pela modificação ou omissão de etapas do desenvolvimento sexual (Koltunow & Grossniklaus 2003; Grimanelli *et al.* 2003). Assim, a ocorrência de desregulação, em tempo e espaço, leva a alterações no destino de células e na eliminação de determinadas etapas no processo sexual (Koltunow & Grossniklaus 2003; Carman 2007), culminando na ocorrência de apomixia.

A apomixia é muito menos frequente do que a propagação vegetativa (Holsinger 2000; Whitton

et al. 2008), ocorrendo em cerca de 90 famílias de angiospermas (Carman 2007), com um padrão de distribuição que indica sua origem independente em diferentes grupos (Asker & Jerling 1992; Tucker & Koltunow 2009). O número de espécies apomíticas é maior em determinadas famílias como Asteraceae, Poaceae, Rosaceae, Rutaceae (Richards 1997; Naumova 2008) e Melastomataceae (Goldenberg & Shepherd 1998; Goldenberg & Varassin 2001), refletindo uma possível predisposição destes grupos a ocorrência e manutenção da apomixia (Grimanelli *et al.* 2001), determinada por oportunidades genéticas apropriadas (Whitton *et al.* 2008).

Histórico

A descoberta da apomixia nas angiospermas ocorreu por volta de 1841, quando Smith (*apud* Asker & Jerling 1992; Naumova 1992) observou que indivíduos com flores pistiladas da espécie dioica *Alchornea ilicifolia* (Js. Sm.) Müll. Arg. (Euphorbiaceae), trazidos da Austrália e plantados no Jardim Botânico Real de Kew, na Inglaterra, formavam sementes viáveis mesmo na ausência de indivíduos com flores estaminadas. Entretanto o termo apomixia, que significa “sem mistura”, só foi introduzido em 1908, por Winkler (*apud* Asker & Jerling 1992), como sinônimo de reprodução assexuada, sendo utilizado para nomear qualquer processo de formação de um novo organismo sem a ocorrência de fecundação, incluindo a propagação vegetativa. Décadas depois, Gustafsson (1946; 1947a, b *apud* Naumova 1992) também se referiu à apomixia como sinônimo de reprodução assexuada, dividindo o processo em propagação vegetativa e agamospermia, ou seja, reprodução via sementes sem ocorrência de dupla fecundação. No entanto, a maior parte dos trabalhos tem utilizado o termo

apomixia como sinônimo de agamospermia, o que também recomendamos (Nogler 1984; Asker & Jerling 1992; Koltunow *et al.* 1995; Richards 1997; Koltunow & Grossniklaus 2003; Bicknell & Koltunow 2004; Naumova 2008; Whitton *et al.* 2008; Talent 2009, entre outros).

Classificações

De maneira geral, a apomixia pode ser classificada de acordo com:

A origem do embrião: a partir de células do esporófito, em apomixia esporofítica ou, a partir de um saco embrionário, em apomixia gametofítica (Fig. 4.2);

A necessidade ou não de fecundação dos núcleos polares para formação do endosperma, em pseudo-gâmica ou autônoma;

A possibilidade ou não de coocorrência com a reprodução sexuada, em facultativa ou obrigatória.

Apomixia esporofítica ou embrionia adventícia

Na apomixia esporofítica, também conhecida por embrionia adventícia, o embrião origina-se a partir de células do nucelo ou do tegumento do óvulo, geralmente após a maturação do mesmo (Fig. 4.2) (Koltunow 1993; Bicknell & Koltunow 2004).

A embrionia adventícia é descrita comumente em plantas arbóreas ou arbustivas, frequentemente de regiões tropicais, e que produzem frutos carnosos e dispersos por animais (Richards 1997) ou frutos secos com sementes dispersas pelo vento (Baker 1960; Costa *et al.* 2004; Mendes-Rodrigues *et al.* 2005; Bittencourt Júnior & Moraes 2010; Sampaio *et al.*

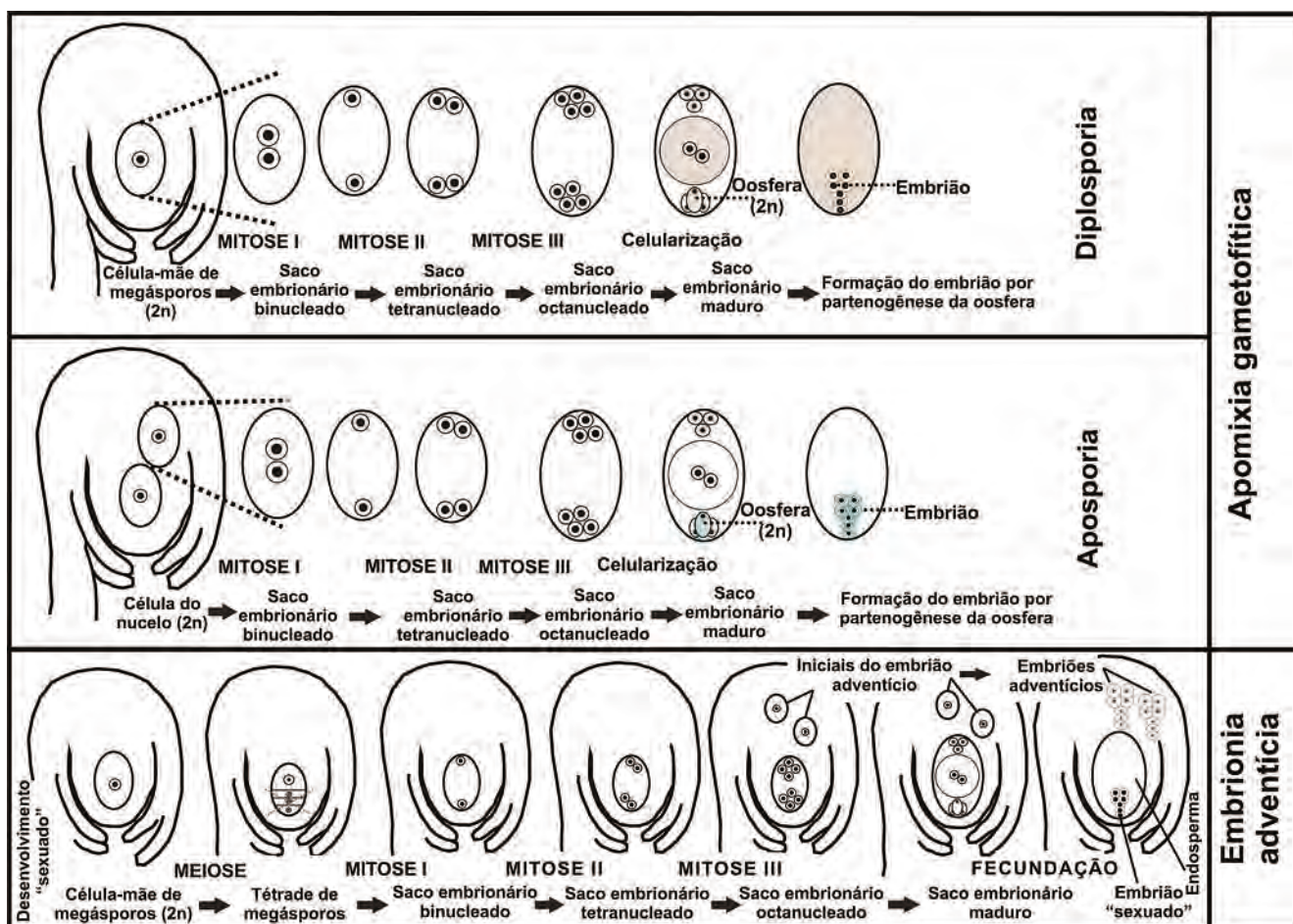


Figura 4.2 Tipos básicos de apomixia em angiospermas. Baseado em Nogler (1984); Naumova (1992); Richards (1997); Koltunow *et al.* (1995); Koltunow & Grossniklaus (2003).

2013a). É o tipo mais comum de apomixia, ocorrendo em 57 famílias de angiospermas (Naumova 2008), incluindo gêneros de importância econômica como *Citrus* (Rutaceae), *Mangifera* (Anacardiaceae), *Ribes* (Grossulariaceae), *Beta* (Amaranthaceae) e *Alnus* (Betulaceae) (Carman 1997; Naumova 2008). Entretanto este processo é particularmente comum em Rutaceae, Orchidaceae e Celastraceae (Naumova 1992).

Muito frequentemente, a embrionia adventícia ocorre associada à reprodução sexuada (Fig. 4.2) (Asker & Jerling 1992; Richards 1997; Koltunow & Grossniklaus 2003). Neste caso, a polinização seguida

pela dupla fecundação dá origem ao embrião e ao endosperma, eventos comumente necessários para estimular e/ou nutrir o desenvolvimento dos embriões adventícios (Asker & Jerling 1992; Koltunow 1993; Richards 1997; Koltunow & Grossniklaus 2003), como descrito em *Handroanthus ochraceus* (Cham.) Mattos (Costa *et al.* 2004), *Anemopaegma acutifolium* DC. (Sampaio *et al.* 2013b) (Bignoniaceae) e *Eriotheca pubescens* (Mart. & Zucc.) Schott & Endl. (Malvaceae) (Oliveira *et al.* 1992; Mendes-Rodrigues *et al.* 2005), espécies comuns no Cerrado brasileiro, e em *Handroanthus chrysotrichus* (Mart. ex DC.) Mattos (Bignoniaceae) (Bittencourt Júnior & Moraes 2010), espécie encontrada na Mata Atlântica.

Em espécies apomíticas com embrionia adventícia é frequente a ocorrência de sementes poliembriônicas, ou seja, que apresentam, cada uma, dois ou mais embriões (Asker & Jerling 1992; Naumova 1992; Batygina & Vinogradova 2007). Nestas espécies, a poliembrionia pode ocorrer devido ao desenvolvimento de múltiplos embriões adventícios em uma única semente, ou, ainda, a partir do desenvolvimento paralelo de embriões adventícios e zigóticos (Lakshmanan & Ambegaokar 1984; Asker & Jerling 1992; Costa *et al.* 2004; Batygina & Vinogradova 2007; Bittencourt Júnior & Moraes 2010; Sampaio *et al.* 2013a). É importante ressaltar que a poliembrionia nem sempre está relacionada à apomixia, podendo ocorrer devido à formação de múltiplos sacos embrionários e múltiplas fecundações em um único óvulo, originando mais de um embrião zigótico (Lakshmanan & Ambegaokar 1984; Batygina & Vinogradova 2007), como observado nos gêneros *Callisthene* e *Qualea* (Vochysiaceae) (Carmo-Oliveira 1998).

Em espécies que ocorrem no Brasil, a embrionia adventícia associada à poliembrionia é relatada em *Eriotheca pubescens* (Oliveira *et al.* 1992; Mendes-Rodrigues *et al.* 2005), *Handroanthus ochraceus* (Costa *et al.* 2004), *H. chrysotrichus* (Bittencourt Júnior & Moraes 2010), *Anemopaegma acutifolium*, *A. arvense* (Vell.) Stelfeld ex De Souza e *Anemopaegma glaucum* Mart. ex DC. (Sampaio *et al.* 2013a). Além disso, a ocorrência de poliembrionia em numerosas espécies, particularmente do Cerrado e da Caatinga (Salomão & Allem 2001; Mendes-Rodrigues 2010; Mendes-Rodrigues *et al.* 2012a,b; Firetti-Leggieri *et al.* 2013; Sampaio *et al.* 2013a), indica que a embrionia adventícia pode ser mais comum do que previamente sugerido para estes biomas, já que a formação de sementes poliembriônicas comumente está relacionada com este tipo de apomixia.

Apomixia gametofítica

Na apomixia gametofítica, modificações em etapas específicas do processo sexual levam à ausência de meiose reducional na formação do saco embrionário (apomeiose), ao desenvolvimento autônomo do embrião (partenogênese) e a adaptações na formação e desenvolvimento do endosperma (Asker & Jerling 1992; Koltunow & Grossniklaus 2003). O embrião é formado a partir do desenvolvimento autônomo da oosfera, localizada no interior de um saco embrionário não reduzido, ou seja, um saco embrionário cujas células apresentam número cromossômico somático (Fig. 4.2) (Nogler 1984; Asker & Jerling 1992; Koltunow & Grossniklaus 2003). Com base no tipo de célula que origina o saco embrionário, a apomixia gametofítica é subdividida em diplosporia e aposporia (Fig. 4.2).

Enquanto a embrionia adventícia parece ser mais comum em plantas arbóreas ou arbustivas de regiões tropicais ou subtropicais, a apomixia gametofítica é descrita principalmente em plantas herbáceas e perenes de regiões temperadas (Asker & Jerling 1992). Apesar disso, não existem estudos com dados atualizados que correlacionem o tipo de apomixia com o hábito da planta e/ou sua distribuição geográfica (Whitton *et al.* 2008).

Diplosporia

Na diplosporia, o saco embrionário não reduzido é originado a partir da célula-mãe de megásporos por supressão ou modificação da meiose (Asker & Jerling 1992; Koltunow & Grossniklaus 2003). Neste caso, como a célula-mãe de megásporos está envolvida na formação do saco embrionário não reduzido, há um comprometimento da reprodução sexuada, por isso indivíduos que apresentam diplosporia são mais suscetíveis a se reproduzirem apenas por apomixia (Whitton

et al. 2008), neste caso considerados apomíticos obrigatórios. A diplosporia foi relatada principalmente em representantes das famílias Asteraceae, Solanaceae, Rosaceae, Poaceae e Brassicaceae (Naumova 2008). No

Brasil, particularmente na família Melastomataceae, a diplosporia ocorre em espécies dos gêneros *Miconia*, *Leandra* (Fig. 4.3) e *Ossaea* (Caetano *et al.* 2013a; observação pessoal).

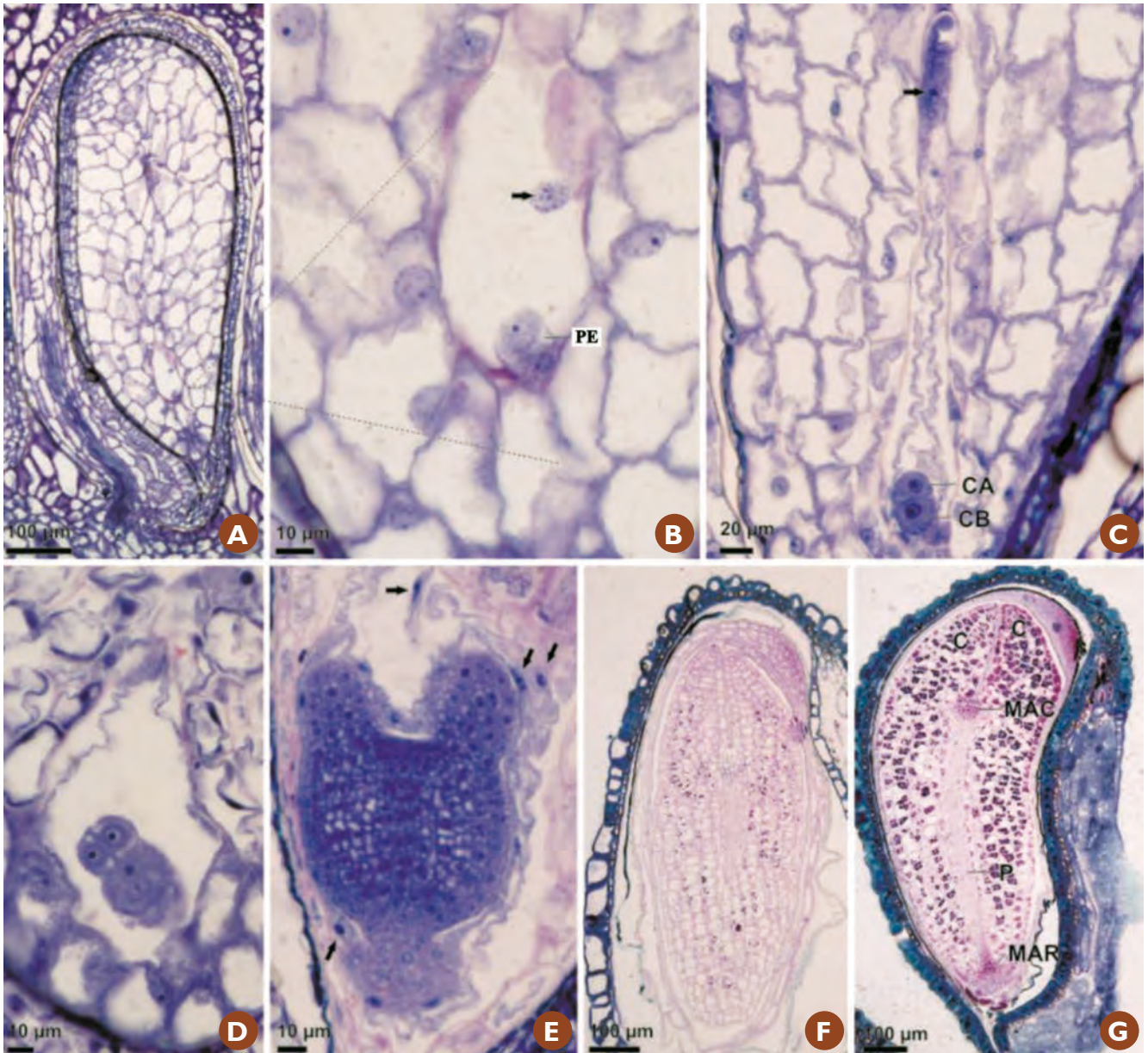


Figura 4.3 Desenvolvimento do embrião apomítico diplospórico em *Leandra aurea* (Melastomataceae). (A) Corte longitudinal de uma semente em início de desenvolvimento. (B) Detalhe de (A), evidenciando o proembrião e o núcleo primário do endosperma (seta). (C) Proembrião apomítico e núcleo primário do endosperma (seta). (D) Detalhe de um proembrião logo após divisão longitudinal da célula apical. (E) Embrião apomítico em estágio torpedo inicial e núcleos do endosperma autônomo em evidência (setas). (F) e (G) Sementes em sucessivos estágios de desenvolvimento: embrião apomítico com eixo hipocótilo-radicular e cotilédones visíveis. C: cotilédone; CA: célula apical; CB: célula basal; MAC: meristema apical caulinar; MAR: meristema apical radicular; P: procâmbio.

Aposporia

Na aposporia, o saco embrionário não reduzido é originado a partir de uma célula somática do óvulo, geralmente do nucelo (Nogler 1984; Bicknell & Koltunow 2004). Mais de uma célula nucelar pode se diferenciar e dar origem a múltiplos sacos embrionários apospóricos em um único óvulo (Koltunow & Grossniklaus 2003; Naumova 2008). Além disso, é possível que ocorra o desenvolvimento de um saco embrionário reduzido, a partir do megásporo funcional, ao lado de um ou mais sacos embrionários apospóricos, levando à coexistência dos processos apomítico e sexual, como observado na espécie *Brachiaria brizantha* (A.Rich.) Stapf (Araujo *et al.* 2000). O desenvolvimento de embriões originados de múltiplos sacos embrionários apospóricos ou de embriões originados da ocorrência paralela dos eventos sexuado e apomítico em um mesmo óvulo pode dar origem a sementes poliembrionárias (Koltunow & Grossniklaus 2003).

A aposporia foi relatada em diferentes grupos de angiospermas, sendo mais frequente em membros de Poaceae e Rosaceae (Whitton *et al.* 2008). Em representantes da flora brasileira, há relatos de aposporia em *Miconia fallax* DC. e *Clidemia hirta* (L.) D. Don (Melastomataceae) (Caetano *et al.* 2013a; observação pessoal). Duas gramíneas forrageiras amplamente cultivadas na América do Sul, *Brachiaria decumbens* Stapf e *Brachiaria brizantha*, também apresentam aposporia (Dusi & Willemse 1999; Araujo *et al.* 2000).

É importante ressaltar a existência de mais de um tipo de apomixia em algumas espécies. No gênero *Rubus* (Rosaceae), aposporia e diplosporia podem ocorrer na mesma espécie (Nybon 1988). Adicionalmente, em representantes de diversas famílias, aposporia e embrionia adventícia ocorrem em conjunto, como em

Allium (Alliaceae), *Citrus* e *Zanthoxylum* (Rutaceae), *Hieracium* (Asteraceae), *Malus* e *Pyrus* (Rosaceae), *Ochna* (Ochnaceae) e em gramíneas (Naumova 1992; Koltunow & Grossniklaus 2003; Naumova 2008).

Apomíticas autônomas vs. pseudogâmicas

Em espécies apomíticas autônomas o desenvolvimento do endosperma é autônomo, ou seja, independente da fecundação dos núcleos polares. Assim, o endosperma tem origem apenas materna. Estas espécies toleram bem o desequilíbrio na proporção de contribuição materna e paterna na formação do endosperma, já que, em espécies sexuadas, geralmente a contribuição é 2:1 materna:paterna, produzindo, ainda assim, sementes viáveis (Grimanelli *et al.* 1997; Koltunow & Grossniklaus 2003).

Espécies apomíticas autônomas tendem a produzir menos grãos de pólen viáveis, podendo até mesmo ser completamente estéreis (Meirmans *et al.* 2006; Thompson & Whitton 2006; Thompson *et al.* 2008). Este padrão vem sendo também observado em espécies apomíticas de Melastomataceae, que independem da polinização para formação de sementes viáveis e apresentam, em geral, viabilidade polínica baixa ou nula (Goldenberg & Shepherd 1998; Goldenberg & Varassin 2001; Cortez *et al.* 2012; Caetano *et al.* 2013b).

O desenvolvimento autônomo do endosperma ocorre principalmente em espécies apomíticas de Asteraceae (Ozias-Akins & van Dijk 2007), embora possa ocorrer esporadicamente em Rosaceae, Burmanniaceae e Poaceae (Nogler 1984). Atualmente tem sido observado também em espécies apomíticas de Melastomataceae (Caetano *et al.* 2013a) (Fig. 4.3).

Em contrapartida, em espécies apomíticas pseudogâmicas, apesar do desenvolvimento

partenogenético da oosfera, a formação do endosperma dependente da fecundação dos núcleos polares (Asker & Jerling 1992; Koltunow 1993). Em algumas espécies pseudogâmicas, a autopolinização pode permitir o desenvolvimento de sementes viáveis, garantindo a reprodução a partir de um único indivíduo, ou reprodução uniparental (Hörandl *et al.* 2008). Uma desvantagem da pseudogamia é que, para que ocorra a reprodução uniparental, é necessária a quebra do sistema de autoincompatibilidade, comumente presente em espécies sexuadas de grupos apomíticos, o que permite o crescimento do tubo polínico e a fecundação com grãos de pólen da própria planta (Hörandl *et al.* 2008). Outra desvantagem relacionada à pseudogamia é que a má qualidade dos grãos de pólen, característica comum em sistemas apomíticos devido a alterações durante a meiose, pode reduzir a formação de sementes viáveis (Hörandl 2008). Mas, de modo geral, em espécies pseudogâmicas há uma pressão seletiva para manutenção de alguma viabilidade polínica, já que a fecundação é necessária para o desenvolvimento do endosperma e, portanto, para a produção de sementes viáveis (Noirot *et al.* 1997; Whitton *et al.* 2008).

Espécies com embrionia adventícia quase sempre são pseudogâmicas. Entre as espécies que apresentam apomixia gametofítica, a pseudogamia ocorre frequentemente entre as apospóricas, como em muitos representantes apomíticos das famílias Poaceae e Rosaceae (Nogler 1984; Asker & Jerling 1992; Savidan 2000).

Apomíticas obrigatórias vs. facultativas

Espécies apomíticas obrigatórias são aquelas em que não há reprodução sexuada e todas as sementes produzidas têm o genótipo igual ou muito semelhante ao da planta-mãe (Koltunow *et al.* 1995). Testes utilizando

ferramentas moleculares específicas têm demonstrado que as espécies apomíticas obrigatórias são uma exceção, e não uma regra (Savidan 2007).

As espécies apomíticas facultativas são aquelas que mantêm a capacidade de se reproduzir sexuadamente (Koltunow & Grossniklaus 2003), sendo as mais comumente encontradas (Nogler 1984). Nestas espécies, o equilíbrio entre apomixia e sexualidade pode ser influenciado por fatores genéticos e condições ambientais, como mudanças de temperatura e de regime de luz (Nogler 1984; Asker & Jerling 1992; Koltunow & Grossniklaus 2003). A natureza facultativa da apomixia em determinadas espécies pode ser fonte de diversidade genética por permitir a criação de novos genótipos apomíticos, como observado em espécies do gênero *Erigeron* (Noyes & Soltis 1996).

Apomixia e poliploidia

A embrionia adventícia já foi comumente relacionada a espécies diploides (Asker and Jerling 1992; Koltunow 1993; Whitton *et al.* 2008), entretanto estudos com plantas tropicais têm demonstrado a ocorrência de poliploides com formação de embriões adventícios, como em espécies de *Anemopaegma* (Firetti-Leggieri *et al.* 2013; Sampaio *et al.* 2013a) e *Handroanthus* (Piazzano 1998; Costa *et al.* 2004; Sampaio 2010) (Bignoniaceae) e em *Eriotheca pubescens* (Malvaceae) (Oliveira *et al.* 1992; Mendes-Rodrigues *et al.* 2005).

Por outro lado, as espécies com apomixia gametofítica são reconhecidamente poliploides (Nogler 1984; Koltunow *et al.* 1995; Grimanelli *et al.* 2001; Carman 2007). A ocorrência de apomíticos gametofíticos diploides na natureza é rara, sendo relatada apenas em espécies de *Boechera*, *Arabis holboellii* Hornem.

(Brassicaceae) (Schranz *et al.* 2006) e em *Potentilla argentea* L. (Rosaceae) (Nogler 1984), embora estudos mais recentes apontem *P. argentea* como uma espécie autocompatível e não apomítica (Holm *et al.* 1997) e análises de sequenciamento genômico em *Arabidopsis thaliana* revelem um evento antigo de poliploidia em seu grupo (The Arabidopsis Initiative 2000).

Na natureza, os apomíticos gametofíticos ocorrem geralmente em grupos que são chamados “complexos apomíticos” ou “complexos agâmicos”. Esses são grupos taxonômicos que incluem populações constituídas por indivíduos sexuais e diploides e populações com indivíduos apomíticos e poliploides (Grant 1981), o que sugere que a poliploidia atua como um gatilho para a expressão da apomixia (Grimanelli *et al.* 2001).

Algumas hipóteses sugerem explicações para a relação entre apomixia gametofítica e poliploidia. Uma teoria propõe que a expressão da apomixia só é possível em genomas poliploides (Quarin *et al.* 2001). Aparentemente, a poliploidia por si só não assegura a ocorrência da apomixia, mas aumenta a possibilidade de expressão deste processo em muitos sistemas por meio de alterações que afetam a metilação e a expressão de alelos (Lee & Chen 2001; Bicknell & Koltunow 2004). Essa hipótese tem sido questionada principalmente pelo fato de a poliploidia ter sido induzida em um grande número de plantas, sendo a apomixia raramente descrita em seus produtos (Bicknell & Koltunow 2004).

Um modelo interessante e bem aceito sugere que a apomixia gametofítica pode ser originada pela expressão assíncrona de genes duplicados, o que leva a mudanças importantes em etapas do programa sexual: iniciação precoce do saco embrionário e embriogênese a partir de locais e momentos atípicos durante a reprodução (Carman 1997; 2007; Tucker & Koltunow

2009). De acordo com esta hipótese, a combinação entre hibridação e poliploidia seria responsável por estas alterações em processos importantes durante estágios da megasporogênese, megagametogênese e fecundação, levando à apomixia (Carman 1997; 2007; Bicknell & Koltunow 2004). De fato, muitos apomíticos poliploides são formados após eventos de hibridação (Darlington 1939; Nogler 1984). Além disso, é conhecida a ocorrência de mudanças em padrões de expressão de genes após eventos de cruzamento interespecífico seguido por poliploidização (Chen 2010; Chen *et al.* 2008; Carvalho *et al.* 2010; Gaeta *et al.* 2009).

Vantagens e desvantagens da apomixia

De acordo com Richards (1997), as vantagens da apomixia são:

Permitir a reprodução mesmo na ausência de polinizadores, o que é importante em ambientes ou regiões com condições climáticas extremas. Isso não é válido para as espécies pseudogâmicas, já que, nestas, a fecundação dos núcleos polares é necessária para a formação do endosperma, que vai nutrir o embrião apomítico em desenvolvimento;

Permitir a reprodução clonal por meio de sementes, ou seja, produzir indivíduos geneticamente iguais à planta parental, como ocorre na propagação vegetativa, mas mantendo as vantagens associadas às sementes, entre elas a proteção, a dispersão e a dormência do embrião;

Evitar os custos associados à meiose, nos casos em que ela é ausente. Sem meiose não há recombinação e segregação cromossômica, e a energia materna não é gasta no cuidado de zigotos inaptos, pois todos os zigotos são aptos como a mãe;

Evitar os custos associados à produção de grãos de pólen, nos casos de plantas com porcentagens baixas de grãos de pólen viáveis ou esterilidade masculina total;

Permitir a fixação e disseminação de genótipos extremamente adaptados a um determinado ambiente, principalmente em espécies apomíticas originadas de híbridos poliploides, consideradas altamente heterozigotas e muito vigorosas.

Também segundo Richards (1997), são consideradas desvantagens associadas à apomixia:

A incapacidade de escapar do acúmulo de mutações que são desvantajosas, mas não letais, já que as espécies apomíticas não têm recombinação e segregação;

A incapacidade de recombinar novas mutações que poderiam ser vantajosas em situações de mudanças ambientais.

Importância econômica da apomixia

O conhecimento dos mecanismos envolvidos na apomixia é importante por permitir o desenvolvimento de uma tecnologia com ótimo potencial de impacto na pesquisa e agricultura, especialmente no melhoramento de culturas importantes economicamente, pois permite a produção de grandes populações geneticamente uniformes constituídas por variedades de alto rendimento e a perpetuação desse vigor híbrido em gerações sucessivas por meio de sementes (Bicknell & Koltunow 2004).

Entre as vantagens agronômicas que podem ser apontadas estão as rápidas geração e multiplicação de formas superiores por meio de sementes, redução no custo e no tempo de produção, independência de polinizadores e não transferência de vírus, que

é geralmente observada em plantas com propagação vegetativa (Koltunow *et al.* 1995; Bicknell & Koltunow 2004). Na prática, para os agricultores, o grande benefício da introdução da apomixia em determinadas culturas seria a criação de variedades de alto rendimento, mas as pesquisas ainda não obtiveram resultados práticos na geração de plantas apomíticas com sementes agronomicamente aceitáveis e manipuláveis para uso nos sistemas agrícolas (Savidan 2001; Bicknell & Koltunow 2004).

Exemplos clássicos da apomixia em alguns grupos de angiospermas

Asteraceae

Dois tipos de apomixia ocorrem em Asteraceae: aposporia e diplosporia, sendo o último tipo muito mais comum (Noyes 2007). A ocorrência destes dois tipos de apomixia em um mesmo gênero é rara e parece ocorrer somente em *Hieracium* (Noyes 2007). Nesta família, os apomíticos são geralmente autônomos, uma situação contrastante com o encontrado na maioria das espécies apomíticas de outras famílias, que comumente são pseudogâmicas (Noyes 2007).

Em Asteraceae a apomixia está presente em vinte e três gêneros da família (Carman 1997; Noyes 2007; Hörandl *et al.* 2008): *Ageratina*, *Antennaria*, *Arnica*, *Blumea*, *Brachyscome*, *Calea*, *Campovassouria*, *Chondrilla*, *Chromolaena*, *Crepis*, *Erigeron*, *Eupatorium*, *Gyptis*, *Hieracium*, *Ixeris*, *Leontopodium*, *Minuria*, *Parthenium*, *Praxelis*, *Rudbeckia*, *Taraxacum* e *Townsendia* (Noyes 2007). Entre as Asteraceae que ocorrem no Brasil, é descrita a ocorrência de apomixia em espécies dos gêneros *Eupatorium* (Coleman & Coleman 1984, 1988; Coleman 1989; Bertasso-Borges & Coleman 1998a,b), *Calea* e *Taraxacum* (Werpachowski *et al.* 2004).

A distribuição filogenética indica que a apomixia ocorre principalmente na subfamília Asteroideae (Noyes 2007). Assim como em outros grupos, nesta família a apomixia está quase sempre restrita a citótipos poliploides (Noyes 2007).

Bignoniaceae

Em Bignoniaceae é descrita a ocorrência de embriônia adventícia. Na família, a apomixia é associada à poliembriônia e também à poliploidia (Costa *et al.* 2004; Bittencourt Júnior & Moraes 2010; Sampaio 2010; Firetti-Leggieri *et al.* 2013; Mendes-Rodrigues *et al.* 2012; Sampaio *et al.* 2013a,b). As espécies investigadas são pseudogâmicas, e a fecundação dos núcleos polares e formação do endosperma estimulam a formação dos embriões adventícios (Bittencourt Júnior & Moraes 2010; Sampaio *et al.* 2013b). Nos estudos realizados até o momento foram utilizados representantes do Brasil, pertencentes aos gêneros *Anemopaegma* e *Handroanthus* (Costa *et al.* 2004; Bittencourt Júnior & Moraes 2010; Firetti-Leggieri *et al.* 2013; Sampaio 2010; Sampaio *et al.* 2013a,b).

Malvaceae

Em Malvaceae, particularmente na subfamília Bombacoideae, também é reportada a ocorrência de apomixia, sempre do tipo embriônia adventícia, como descrito em: *Bombacopsis glabra* (Pasq.) Robyns (Duncan 1970), *Pachira oleaginea* Decne (Baker 1960) e *Eriotheca pubescens* (Mart. & Zucc.) Schott & Endl. (Oliveira *et al.* 1992; Mendes-Rodrigues *et al.* 2005), esta última, uma espécie comum em áreas de Cerrado do Brasil.

A formação de sementes poliembriônicas é relatada nas espécies apomíticas do grupo, assim como a ocorrência de poliploidia (Baker 1960;

Mendes-Rodrigues *et al.* 2005). Sabe-se também que, na família, a fecundação é necessária para estimular o desenvolvimento dos embriões adventícios (pseudogamia) (Mendes-Rodrigues *et al.* 2005).

Melastomataceae

Em Melastomataceae, grande parte das espécies apomíticas já descritas e estudadas ocorre no Brasil. São reconhecidamente apomíticas autônomas e frequentemente ocorrem dentro da tribo Miconieae, em gêneros como *Miconia*, *Leandra*, *Ossaea* e *Clidemia* (Goldenberg & Shepherd 1998; Goldenberg & Varassin 2001; Santos *et al.* 2012; Caetano *et al.* 2013a). Aparentemente, a apomixia na família está relacionada com a poliploidia (Goldenberg & Shepherd 1998; Caetano *et al.* 2013b). Entre as espécies apomíticas deste grupo é comum a elevada ou total inviabilidade polínica (Goldenberg & Shepherd 1998; Goldenberg & Varassin 2001; Cortez *et al.* 2012; Caetano *et al.* 2013b), o que torna menos provável a ocorrência de reprodução sexuada nestas espécies.

As espécies apomíticas de Melastomataceae muito comumente apresentam ampla distribuição geográfica (Goldenberg & Shepherd 1998; Santos *et al.* 2012) e formação de sementes poliembriônicas (Mendes-Rodrigues *et al.* 2012a), embora, em grande parte dos casos, a origem dos embriões seja ainda incerta.

Diferentes tipos de apomixia podem ocorrer em espécies deste grupo. Há relatos de embriônia adventícia em *Leandra australis* (Cham.) Cogn. (Borges 1991), *Melastoma malabathricum* L. (Subramanyam 1948), *Osbeckia hispidissima* Wight (Subramanyam 1942) e *Sonerila wallichii* Benn. (Subramanyam 1944). Apomixia do tipo diplosporia foi relatada em *L. australis* (Borges 1991) e *Miconia albicans* (Sw.)

Triana (Caetano *et al.* 2013a). Aposporia foi observada em *Clidemia hirta* (L.) D. Don (observação pessoal) e *Miconia fallax* DC. (Caetano 2010).

Poaceae

Em Poaceae a apomixia é frequentemente do tipo apospórica (Carman 1997; Naumova 1997), entretanto a diplosporia foi observada em alguns poucos gêneros (Carman 1997). Nesta família, a apomixia também é comumente relacionada à poliploidia, sendo particularmente comum em tetraploides (Naumova 1997). As espécies apomíticas são geralmente pseudogâmicas, embora existam exceções, como nos gêneros *Calamagrostis* e *Cortaderia*, em que ocorre formação autônoma do endosperma (Nogler 1984).

A apomixia foi descrita para trinta e seis gêneros, que representam cerca de 5,7% dos gêneros da família (Carman 1997; Hörandl *et al.* 2008). A ocorrência de apomixia em Poaceae é relatada, por exemplo, nos gêneros *Brahiaria*, *Panicum*, *Paspalum*, *Pennisetum*, *Poa* e *Tripsacum*. No Brasil, duas espécies apomíticas da família, *Brahiaria decumbens* e *Brahiaria brizantha*, apesar de não nativas, são amplamente cultivadas como forrageiras, assim como *Paspalum*, gênero com várias espécies nativas da América do Sul e com diversos representantes apomíticos (Bonilla & Quarín 1997).

Rosaceae

Em Rosaceae a apomixia é frequentemente do tipo apospórica, embora existam alguns relatos da ocorrência de diplosporia (Asker 1977; Gustafson 1946; Dickinson *et al.* 2007). Adicionalmente, há relatos da ocorrência de diplosporia e aposporia em uma mesma espécie (Koltunow & Grossniklaus 2003; Talent 2009). Na família, as espécies são

reconhecidamente pseudogâmicas, mas a formação autônoma do endosperma é relatada em espécies de *Alchemilla* (Rosaceae). Também em Rosaceae a apomixia está frequentemente relacionada à poliploidia (Dickinson *et al.* 2007).

Nesta família a apomixia foi descrita para doze gêneros, os quais representam 14,1% dos gêneros da família (Dickinson *et al.* 2007; Hörandl *et al.* 2008): *Alchemilla*, *Amelanchier*, *Cotoneaster*, *Crataegus*, *Malus*, *Photinia* (*Aronia*), *Potentilla*, *Pyrus*, *Rubus*, *Sanguisorba*, *Sorbopyrus* e *Sorbus* (Carman 1997; Dickinson *et al.* 2007). Não há descrições, na literatura, de espécies apomíticas de Rosaceae nativas do Brasil.

Rutaceae

Em Rutaceae é comum a ocorrência de embrionia adventícia, quase sempre associada à poliembrionia (Lakshmanan & Ambegaokar 1984). Nesta família o embrião tem origem em células nucleares e a fusão da célula espermática do grão de pólen com os núcleos polares do saco embrionário dá origem ao endosperma, que nutre os embriões adventícios em desenvolvimento (Lakshmanan & Ambegaokar 1984), caracterizando estas espécies como pseudogâmicas. No grupo, frequentemente há formação de embriões adventícios e zigótico nas sementes, por isso estas espécies são classificadas como apomíticas facultativas, já que a apomixia e a reprodução sexuada ocorrem concomitantemente (Naumova 1992).

A embrionia adventícia nesta família foi descrita em dez gêneros e trinta e cinco espécies, incluindo espécies de importância econômica, como, por exemplo *Aegle marmelos*, *Poncirus trifoliata*, *Ruta patavina* e várias espécies do gênero *Citrus* (Naumova 1992; Lakshmanan & Ambegaokar

1984). Entre os representantes nativos do Brasil, a apomixia é descrita em *Galipea jasminiflora* (Piedade & Ranga 1993).

Qual o significado ecológico da apomixia?

O processo apomítico é altamente dinâmico entre as angiospermas. Cada tipo de apomixia está associado a diferentes probabilidades de ocorrência da reprodução sexuada e distintas pressões seletivas para manutenção da produção de grãos de pólen viáveis, levando a distintos níveis de diversidade genética dentro das populações apomíticas (Whitton *et al.* 2008). Entretanto, de forma geral, os apomíticos apresentam populações com pouca diversidade genética entre os indivíduos.

Espécies apomíticas, particularmente as autônomas ou pseudogâmicas autocompatíveis, têm a capacidade de reprodução uniparental, ou seja, a partir de um único indivíduo, já que independem da ação de polinizadores (Hörandl 2010). Isso permite fundar uma população a partir de uma única semente, conferindo a estas espécies vantagens em cenários de colonização (Baker 1955; 1967). Não surpreendentemente, a ocorrência de apomíticos autônomos ou pseudogâmicos autocompatíveis é muito comum entre plantas invasoras (Carino & Daehler 1999; Rambuda & Johnson 2004).

Os apomíticos são plantas comuns em *habitats* perturbados, em regiões onde a estação de crescimento é curta, como no Ártico e em regiões alpinas, e em casos nos quais barreiras inibem o sucesso da autocompatibilidade (Asker & Jerling 1992; Bicknell & Koltunow 2004). Além disso, espécies apomíticas frequentemente possuem distribuição mais ampla que seus relativos sexuados, fenômeno conhecido como “partenogênese geográfica”, o que é explicado

pela melhor habilidade de colonização das espécies apomíticas devido à possibilidade de reprodução uniparental (Baker 1967; Hörandl 2006; 2009; Hörandl *et al.* 2008; Santos *et al.* 2012).

Assim, a apomixia é um modo de reprodução assexuada que pode funcionar como uma alternativa para assegurar a reprodução através de sementes em situações em que a reprodução sexuada foi totalmente ou parcialmente comprometida, podendo, ainda, atuar em paralelo a este processo. Além disso, a apomixia pode estar relacionada a poliembrião e poliploidia, que conferem às espécies apomíticas outras implicações ecológicas, inerentes a estes processos.

Referências bibliográficas

- Abrahamson, W.G. 1980. Demography and vegetative reproduction. Pp. 90-106. In: O.T. Solbrig (ed.). **Demography and evolution in plant population**. Los Angeles, University of California Press, 222pp.
- Alpert, P. & Mooney, H.A. 1986. Resource sharing among ramets in the clonal herb, *Fragaria chiloensis*. **Oecologia**, 70, 227-233.
- Appenzato-da-Glória, B. 2003. **Morfologia de sistemas subterrâneos: histórico e evolução do conhecimento no Brasil**. Ribeirão Preto, A.S. Pinto, 80pp.
- Araújo, A.C.G.; Mukhambetzhannov, S.; Pozzobon, M.T.; Santana, E.F. & Carneiro, V.T.C. 2000. Female gametophyte development in apomictic and sexual *Brachiaria brizantha* (Poaceae). **Revue Cytologie et de Biologie Vegetales - Le Botaniste**, 23, 13-28.
- Arizaga, S. & Ezcurra, E. 2002. Propagation mechanisms in *Agave macroacantha* (Agavaceae), a tropical arid-land succulent rosette. **American Journal of Botany**, 89, 632-641.
- Asker, S.E. & Jerling, L. 1992. **Apomixis in plants**. Boca Raton, CRC, 298pp.
- Asker, S.E. 1977. Pseudogamy, hybridization and evolution in *Potentilla*. **Hereditas**, 87, 179-184.
- Baker, H.G. 1955. Self compatibility and establishment after long distance dispersal. **Evolution**, 9, 347-349.
- Baker, H.G. 1960. Apomixis and polyembryony in *Pachira oleaginea* (Bombacaceae). **American Journal of Botany**, 47, 296-302.
- Baker, H.G. 1967. Support for Baker's law-as a rule. **Evolution**, 21, 853-856.

- Batygina, T.B. & Vinogradova, G.Y. 2007. Phenomenon of polyembryony. Genetic heterogeneity of seeds. **Russian Journal of Developmental Biology**, 38, 126-151.
- Bertasso-Borges, M.S. & Coleman, J.R. 1998a. Cytogenetics and Embryology of *Eupatorium laevigatum* (Compositae). **Genetics and Molecular Biology**, 28, 123-128.
- Bertasso-Borges, M.S. & Coleman, J.R. 1998b. Embryology and cytogenetics of *Eupatorium pauciflorum* and *E. intermedium* (Compositae). **Genetics and Molecular Biology**, 21, 507-514.
- Bicknell, R.A. & Koltunow, A.M. 2004. Understanding apomixis: recent advances and remaining conundrums. **The Plant Cell**, 16, S228-S245.
- Bittencourt Júnior, N.S. & Moraes, C.I.G. 2010. Self-fertility and polyembryony in South American yellow trumpet trees (*Handroanthus chrysotrichus* and *H. ochraceus*, Bignoniaceae): a histological study of postpollination events. **Plant Systematics and Evolution**, 288, 59-76.
- Bonilla, J.R. & Quarín, C.L. 1997. Diplosporous and aposporous apomixis in a pentaploid race of *Paspalum minus*. **Plant Science**, 127, 97-104.
- Borges, H.B.N. 1991. **Biologia reprodutiva de quatro espécies de Melastomataceae**. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas-SP.
- Caetano, A.P.S. 2010. **Apomixia e reprodução sexuada em espécies de Miconia Ruiz & Pavón, Melastomataceae**. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas-SP.
- Caetano, A.P.S.; Simão, D.G.; Carmo-Oliveira, R. & Oliveira, P.E. 2013a. Diplospory and obligate apomixis in *Miconia albicans* (Miconieae, Melastomataceae) and an embryological comparison with its sexual congener *M. chamissois*. **Plant Systematics and Evolution**, 299, 1253-1262.
- Caetano A.P.S.; Teixeira S.P.; Forni-Martins E.R. & Carmello-Guerreiro S.M. 2013b. Pollen insights into apomictic and sexual *Miconia* (Miconieae, Melastomataceae). **International Journal of Plant Sciences**, 174, 760-768.
- Carino, D.A.; Daehler, C.C. 1999. Genetic variation in an apomictic grass, *Heteropogon contortus*, in the Hawaiian Islands. **Molecular Ecology**, 8, 2127-2132.
- Carman, J.G. 1997. Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispory, tetraspory, and polyembryony. **Biological Journal of the Linnean Society**, 61, 51-94.
- Carman, J.G. 2007. Do duplicate genes cause apomixis? p. 63-91. In: Hörandl, E.; Grossniklaus, U.; van Dijk P.J. & Sharbel T.S. (eds.) **Apomixis: evolution, mechanisms and perspectives**. Ruggell, Liechtenstein, Gantner Verlag, 424pp.
- Carmo-Oliveira, R. 1998. **Estudos embriológicos e aspectos de morfologia floral de Vochysiaceae**. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Carvalho, A.; Delgado, M.; Barão, A.; Frescatada, M.; Ribeiro, E.; Pikaard, C.S.; Viegas, W. & Neves, N. 2010. Chromosome and DNA methylation dynamics during meiosis in the autotetraploid *Arabidopsis arenosa*. **Sexual Plant Reproduction**, 23, 29-37.
- Chen, Z.J. 2010. Molecular mechanisms of polyploidy and hybrid vigor. **Trends in Plant Science**, 15, 57-71.
- Chen, M.; Ha, M.; Lackey, E.; Wang, J. & Chen, Z.J. 2008. RNAi of met1 reduces DNA methylation and induces genome-specific changes in gene expression and centromeric small RNA accumulation in *Arabidopsis* allopolyploids. **Genetics**, 178, 1845-1858.
- Coelho, F.F.; Capelo, C.; Neves, A.C.O.; Martins, R.P. & Figueira, J.E.C. 2006. Seasonal timing of pseudoviviparous reproduction of *Leiothrix* (Eriocaulaceae) rupestrian species in Southeastern Brazil. **Annals of Botany**, 98, 1189-1195.
- Coelho, F.F.; Capelo, C.D.L.; Neves, A.C.O. & Figueira, J.E.C. 2007. Vegetative propagation strategies of four rupestrian species of *Leiothrix* (Eriocaulaceae). **Revista Brasileira de Botânica**, 30, 687-694.
- Coleman, J.R. & Coleman, M.A. 1984. Apomixis in two triploid Brazilian species of *Eupatorium*: *E. bupleurifolium* and *E. callilepis*. **Revista Brasileira de Genética**, 7, 549-567.
- Coleman, J.R. & Coleman, M.A. 1988. Embryology and cytogenetics of apomictic triploid *Eupatorium squalidum* DC (Compositae). **Revista Brasileira de Genética**, 11, 129-148.
- Coleman, J.R. 1989. Embryology and cytogenetics of apomictic hexaploid *Eupatorium odoratum* L. (Compositae). **Revista Brasileira de Genética**, 12, 803-817.
- Cortez, P.A.; Carmello-Guerreiro, S.M. & Teixeira, S.P. 2012. Understanding male sterility in *Miconia* species (Melastomataceae): a morphological approach. **Australian Journal of Botany**, 60, 506-516.
- Costa, M.E.; Sampaio, D.S.; Paoli, A.A.S. & Leite, S.C.A.L. 2004. Poliembrionia e aspectos da embriogênese em *Tabebuia ochracea* (Cham.) Standley (Bignoniaceae). **Revista Brasileira de Botânica**, 27, 395-406.
- Coutinho, L.M. 1990. Fire in the ecology of the Brazilian Cerrado. p. 82-105. In: J.G. Goldammer (ed.). **Fire in the Tropical Biota: Ecosystem Processes and Global Challenges**. Berlin, Springer-Verlag, 497pp.
- Crawley, M.J. 1997. Life history and environment. Pp. 73-131. In: Crawley M.J. (ed.) **Plant Ecology**. Oxford, Blackwell Science, 736pp.
- Darlington, C.D. 1939. **The evolution of genetic systems**. UK, Cambridge University Press, 149pp.

- Dickinson, T.A.; Lo, E. & Talent N. 2007. Polyploidy, reproductive biology, and Rosaceae: understanding evolution and making classifications. **Plant Systematics and Evolution**, 266, 59-78.
- Duncan, E.J. 1970. Ovule and embryo ontogenesis in *Bombacopsis glabra* (Pasq.) A. Robyns. **Annals of Botany**, 34, 671-676.
- Dusi, D.M.A. & Willemse, T.M. 1999. Apomixis in *Brachiaria decumbens* Stapf.: gametophytic development and reproductive calendar. **Acta Biologica Cracoviensis Series Botanica**, 41, 151-163.
- Firetti-Leggieri, F.; Lohmann, L.G.; Alcantara, S.; Costa, I.R. & Semir, J. 2013. Polyploidy and polyembryony in *Anemopaegma* (Bignoniaceae). **Plant Reproduction**, 26, 43-53.
- Gaeta, R.T.; Yoo, S.Y.; Pires, J.C.; Doerge, R.W.; Chen, Z.J. & Osborn, T.C. 2009. Analysis of gene expression in resynthesized *Brassica napus* allopolyploids using *Arabidopsis* 70mer oligo microarrays. **PLoS ONE**, 4, e4760.
- Giulietti, A.M.; Pirani J.R. & Harley, R.M. 1997. Espinhaço Range region, eastern Brazil. Pp. 397-404. In: Davis, S.D.; Heywood, V.H.; Herrera-MacBryde, O.; Villa-Lobos, J. & Hamilton, A.C. (eds.) **Centres of plant diversity: a guide and strategies for their conservation**, vol. 3. Oxford, Information Press, 578pp.
- Goldenberg, R. & Shepherd, G.J. 1998. Studies on the reproductive biology of Melastomataceae in "cerrado" vegetation. **Plant Systematics and Evolution**, 211, 13-29.
- Goldenberg, R. & Varassin, I.G. 2001. Sistemas reprodutivos de espécies de Melastomataceae da Serra do Japi, Jundiá, São Paulo, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, 24, 283-288.
- Grant, V. 1981. **Plant speciation**. 2nd ed. New York, Columbia University Press, 563pp.
- Grimanelli, D.; Garcia, M.; Kaszas, E.; Perotti, E. & Leblanc, O. 2003. Heterochronic expression of sexual reproductive programs during apomictic development in *Tripsacum*. **Genetics**, 165, 1521-1531.
- Grimanelli, D.; Hernández, M.; Perotti, E. & Savidan, Y. 1997. Dosage effects in the endosperm of diplosporous apomictic *Tripsacum*. **Sexual Plant Reproduction**, 10, 279-282.
- Grimanelli, D.; Leblanc, O.; Perotti, E. & Grossniklaus, U. 2001. Developmental genetics of gametophytic apomixis. **Trends in Genetics**, 17, 597-604.
- Gustafsson, A. 1946. Apomixis in higher plants. I. The mechanism of apomixis. **Lunds Universitets Arsskrift**, 42, 1-67.
- Gustafsson, A. 1947a. Apomixis in higher plants. II. The causal aspects of apomixis. **Lunds Universitets Arsskrift**, 43, 71-179.
- Gustafsson, A. 1947b. Apomixis in higher plants. III. Biotype and species formation. **Lunds Universitets Arsskrift**, 43, 181-370.
- Harper, J.L. 1985. Module, branches, and the capture of resources. Pp.1-34. In: Jackson, J.B.C.; Buss, L.W. & Cook, R.E. (eds.) **Population biology and evolution of clonal organisms**. New Haven, Yale University Press, 531pp.
- Hoffmann, W.A. 1998. Post-burn reproduction of woody plants in a neotropical savanna: the relative importance of sexual and vegetative reproduction. **Journal of Applied Ecology** 35: 422-433.
- Holm, S.; Ghatnekar, L. & Bengtsson, B.O. 1997. Selfing and outcrossing but no apomixis in two natural populations of diploid *Potentilla argentea*. **Journal of Evolutionary Biology**, 10, 343-352.
- Holsinger, K.E. 2000. Reproductive systems and evolution in vascular plants. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA**, 97, 7037-7042.
- Hörandl, E. 2006. The complex causality of geographical parthenogenesis. **New Phytologist**, 171, 525-538.
- Hörandl, E. 2008. Evolutionary implications of self-compatibility and reproductive fitness in the apomictic *Ranunculus auricomus* polyploid complex (Ranunculaceae). **International Journal of Plant Sciences**, 169, 1219-1228.
- Hörandl, E. 2009. Geographical parthenogenesis: opportunities for asexuality. p. 161-186. In: Schön, I.; Martens, K. & Van Dijk, P. (eds.) **Lost sex**. Heidelberg, Springer. 446pp.
- Hörandl, E. 2010. The evolution of self-fertility in apomictic plants. **Sexual Plant Reproduction**, 23, 73-86.
- Hörandl, E.; Cosendai, A. & Temsch, E.M. 2008. Understanding the geographic distributions of apomictic plants: a case for a pluralistic approach. **Plant Ecology & Diversity**, 1, 309-20.
- Hutchings, M.J. & Wijesinghe, D.K. 1997. Patchy habitats, division of labour and growth dividends in clonal plants. **Trends in Ecology & Evolution**, 12, 390-394.
- Hutchings, M.J. 1988. Differential foraging for resources and structural plasticity in plants. **Trends in Ecology and Evolution**, 3, 200-204.
- Johri, B.M. 1984. **Embryology of Angiosperms**. New York, Springer-Verlag.
- Johri, B.M.; Ambegaokar, K.B. & Srivastava, P.S. 1992. **Comparative embryology of angiosperms**. Berlin, Springer-Verlag, 1221pp.
- Karasawa, M.M.G.; Dornelas, M.C.; Araújo, A.C.G. & Oliveira, G.C.X. 2009. Biologia e genética dos sistemas reprodutivos. Pp. 26-52. In: Karasawa, M.M.G. (ed.) **Diversidade reprodutiva de plantas**. Ribeirão Preto. Sociedade Brasileira de Genética. 113pp.

- Koltunow, A.M. 1993. Apomixis: embryo sacs and embryos formed without meiosis or fertilization in ovules. **Plant Cell**, 5, 1425-1437.
- Koltunow, A.M.; Bicknell, R.A. & Chaudhury, A.M. 1995. Apomixis: molecular strategies for the generation of genetically identical seeds without fertilization. **Plant Physiology**, 108, 1345-1352.
- Koltunow, A.M. & Grossniklaus, U. 2003. Apomixis: a developmental perspective. **Annual Review of Plant Biology**, 54, 547-74.
- Lakshmanan, K.K. & Ambegaokar, K.B. 1984. Polyembryony. p. 445-474. In: Johri, B.M. (ed.) **Embryology of Angiosperms**. Berlin, Springer-Verlag, 830pp.
- Lee, H.S. & Chen, Z.L. 2001. Protein-coding genes are epigenetically regulated in *Arabidopsis* polyploids. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA**, 98, 6753-6758.
- Lersten, N.R. 2004. **Flowering plant embryology, with emphasis on economic species**. Iowa, Blackwell Publishing, 212pp.
- Maheshwari, P. 1950. **An introduction to the embryology of angiosperms**. New York, McGraw-Hill, 468pp.
- Meirmans, P.G.; Den Nijs, H.J.C.M. & Van Tienderen, P.H. 2006. Male sterility in triploid dandelions: asexual females vs. asexual hermaphrodites. **Heredity**, 96, 45-52.
- Mendes-Rodrigues, C. 2010. **Ecologia de espécies poliembrionicas com ênfase no bioma cerrado**. Tese de doutorado. Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, MG.
- Mendes-Rodrigues, C.; Carmo-Oliveira, R.; Talavera, S.; Arista, M.; Ortiz, P.L. & Oliveira, P.E. 2005. Polyembryony and apomixis in *Eriotheca pubescens* (Malvaceae - Bombacoideae). **Plant Biology**, 7, 533-540.
- Mendes-Rodrigues, C. & Oliveira, P.E. 2012a. Polyembryony in Melastomataceae from Brazilian Cerrado: multiple embryos in a small word. **Plant Biology**, 14, 845-853.
- Mendes-Rodrigues, C.; Sampaio, D.S.; Costa, M.E.; Caetano, A.P.S.; Ranal, M.A.; Bittencourt Júnior, N.S. & Oliveira, P.E. 2012b. Polyembryony increases embryo and seedling mortality but also enhances seed individual survival in *Handroanthus* species (Bignoniaceae). **Flora**, 207, 264-274.
- Mogie, M. 1992. **The evolution of asexual reproduction in plants**. London, Chapman & Hall, 292pp.
- Naumova, T.N. 1992. **Apomixis in angiosperms: nucellar and integumentary embryony**. Boca Raton, CRC Press, 160pp.
- Naumova, T.N. 1997. Apomixis in tropical fodder crops: cytological and functional aspects. **Euphytica**, 96, 93-99.
- Naumova, T.N. 2008. Apomixis and amphimixis in flowering plants. **Cytology and Genetics**, 42, 179-188.
- Nogler, G.A. 1984. Gametophytic apomixis. In Johri, B.M. (ed.) **Embryology of angiosperms**. New York. Springer-Verlag, p. 475-518.
- Noirot, M.; Couvet, D. & Hamon, S. 1997. Main role of self-pollination rate on reproductive allocations in pseudogamous apomicts. **Theoretical and Applied Genetics**, 95, 479-483.
- Noyes, R.D. 2007. Apomixis in the Asteraceae: Diamonds in the rough. **Functional Plant Science and Biotechnology**, 1, 207-222.
- Noyes, R.D. & Soltis, D.E. 1996. Genotypic variation in agamospermous *Erigeron compositus* (Asteraceae). **American Journal of Botany**, 83, 1292-1303.
- Nybon, H. 1988. Apomixis versus sexuality in blackberries (*Rubus* subgen. *Rubus*, Rosaceae). **Plant Systematics and Evolution**, 160, 207-218.
- Oliveira, P.E.; Gibbs, P.E.; Barbosa, A.A. & Talavera, S. 1992. Contrasting breeding systems in two *Eriotheca* (Bombacaceae) species of the Brazilian Cerrados. **Plant Systematics and Evolution** 179: 207-219.
- Ozias-Akins, P. & van Dijk, P.J. 2007. Mendelian genetics of apomixis in plants. **Annual Review of Genetics**, 41, 509-537.
- Piazzano, M. 1998. Números cromosômicos em Bignoniaceae de Argentina. **Kurtziana**, 26, 179-189.
- Piedade, L.H. & Ranga, N.T. 1993. Ecologia da polinização de *Galipea jasminiflora* Engler (Rutaceae). **Revista Brasileira de Botânica**, 16, 151-158.
- Pitelka, L.F. & Ashum, J.W. 1985. Physiology and integration of ramets in clonal plants. Pp.399-435. In: Jackson, J.B.C.; Buss, L.W. & Cook, R. (eds.) **Population biology and evolution of clonal organisms**. New Haven, Yale University Press, 531pp.
- Quarin, C.L.; Espinoza, F.; Martinez, E.J.; Pessino, S.C. & Bovo, O.A. 2001. A rise of ploidy level induces the expression of apomixis in *Paspalum notatum*. **Sexual Plant Reproduction**, 13, 243-249.
- Rambuda, T.D. & Johnson, S.D. 2004. Breeding systems of invasive alien plants in South Africa: does Baker's rule apply? **Diversity and Distributions**, 10, 409-416.
- Richards, A.J. 1997. **Plant breeding systems**. UK, Chapman & Hall, 529 pp.
- Rizzini, C.T. 1965. Estudos experimentais sobre o xilopódio e outros órgãos tuberosos de plantas do cerrado. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 37, 87-113.
- Salomão, A.N. & Allem, A.C. 2001. Polyembryony in angiospermous trees of the Brazilian cerrado and caatinga vegetation. **Acta Botanica Brasilica**, 15, 369-378.
- Sampaio, D.S. 2010. **Biologia reprodutiva de espécies de Bignoniaceae ocorrentes no cerrado e variações no sistema de autoincompatibilidade**. Tese de Doutorado. Universidade Federal de Uberlândia, MG.

- Sampaio, D.S.; Bittencourt Júnior, N.S. & Oliveira, P.E. 2013a. Sporophytic apomixis in polyploid *Anemopaegma* species (Bignoniaceae) from central Brazil. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 173, 77-91.
- Sampaio, D.S.; Bittencourt Júnior, N.S.; Oliveira, P.E. 2013b. Mating in the pseudogamic apomictic *Anemopaegma acutifolium* DC: another case of pseudo-self-compatibility in Bignoniaceae? **Plant Biology**, 15, 919-924.
- Santos, A.P.M.; Fracasso, C.M.; Santos, M.L.; Romero, R., Sazima, M. & Oliveira, P.E. 2012. Reproductive biology and species geographical distribution in the Melastomataceae: a survey based on New World taxa. **Annals of Botany**, 110, 667-679.
- Savidan, Y. 2000. Apomixis: genetics and breeding. **Plant Breeding Reviews**, 18, 13-86.
- Savidan, Y. 2001. Transfer of apomixis through wide crosses. Pp. 153-167. In: Y. Savidan; J.G. Carman & T. Dresselhaus (eds). **Flowering of apomixis: from mechanisms to genetic engineering**. Mexico, CIMMYT, 243pp.
- Savidan, Y. 2007. Apomixis in higher plants. p. 15-22. In: Hörandl, E. Grossniklaus, U. van Dijk, P.J. & Sharbel, T.S. (eds.) **Apomixis: evolution, mechanisms and perspectives**. Ruggell, Liechtenstein, Gantner Verlag, 424pp.
- Schranz, M. E.; Kantama, L. de Jong, H. & Mitchell-Olds, T. 2006. Asexual reproduction in a close relative of *Arabidopsis*: a genetic investigation of apomixis in *Boechera* (Brassicaceae). **New Phytologist**, 171, 425-438.
- Seligman, N.G. & Henkin, Z. 2000. Regeneration of a dominant mediterranean dwarf-shrub after fire. **Journal of Vegetation Science**, 11, 893-902.
- Silvertown, J. 2008. The evolutionary maintenance of sexual reproduction; evidence from ecological distribution of asexual reproduction in clonal plants. **International Journal of Plant Sciences**, 169, 157-168.
- Subramanyam, K. 1942. Gametogenesis and embryogeny in a few members of Melastomataceae. **Journal of the Indian Botanical Society**, 21, 69-85.
- Subramanyam, K. 1944. A contribution to the life-history of *Sonerila wallachii* Benn. **Proceedings of the Indian Academy Of Science**, 19, 115-120.
- Subramanyam, K. 1948. An embryological study of *Melastoma malabathricum* L. **Journal of the Indian Botanical Society**, 27, 11-19.
- Talent, N. 2009. Evolution of gametophytic apomixis in flowering plants: an alternative model from Maloid Rosaceae. **Theory in Biosciences**, 128, 121-138.
- The Arabidopsis Genome Initiative. 2000. Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana*. **Nature**, 408, 796-815.
- Thompson, S.L. & Whitton, J. 2006. Patterns of recurrent evolution and geographic parthenogenesis within apomictic polyploid Easter daisies (*Townsendia hookeri*). **Molecular Ecology**, 15, 3389-3400.
- Thompson, S.L.; Choe, G.; Ritland, K. & Whitton, J. 2008. Cryptic sex within male-sterile polyploid populations of the Easter daisy, *Townsendia hookeri*. **International Journal of Plant Sciences**, 169, 183-193.
- Tucker, M.R. & Koltunow, A.M.G. 2009. Sexual and asexual (apomictic) seed development in flowering plants: molecular, morphological and evolutionary relationships. **Functional Plant Biology**, 36, 490-504.
- Werpachowski, J.S.; Varassin, I.G. & Goldenberg, R. 2004. Ocorrência de apomixia e partenocarpia em algumas espécies subtropicais de Asteraceae. **Revista Brasileira de Botânica**, 27, 607-613.
- Whitton, J.; Sears, C.J.; Baack, E.J. & Sarah P.O. 2008. The dynamic nature of apomixis in the angiosperms. **International Journal of Plant Sciences**, 169, 169-182.



Foto: Maurício Fernández Otárola

* Capítulo 5 *

Flores no tempo: a floração como uma fase da fenologia reprodutiva

Mauricio Fernández Otárola¹ e Márcia Alexandra Rocca²

¹ Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica (UCR) – San Pedro de Montes de Oca, 11501-2060 – San José – Costa Rica. e-mail: maufero@gmail.com

² Laboratório de Ecologia Vegetal, Departamento de Ecologia, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de Sergipe (UFS) – Av. Marechal Rondon, s/n – Jardim Rosa Elze – CEP: 49100-000 – São Cristóvão-SE – Brasil. e-mail: roccamarcia@yahoo.com.br

*“Ando devagar porque já tive pressa e levo esse sorriso porque já chorei demais (...) É preciso amor pra poder pulsar, é preciso paz pra poder sorrir, é preciso a **CHUVA** para **FLORIR**.”*

(Tocando em frente – Almir Sater e Renato Teixeira)

Este capítulo revisa a relação entre a fenofase de floração e a ecologia da polinização em plantas tropicais, com ênfase no Brasil. A fenologia é geralmente estudada separadamente da biologia floral e da polinização, mas somente uma visão integrada desses enfoques metodológicos e teóricos da reprodução vegetal pode permitir o entendimento de estratégias reprodutivas das plantas e de interações destas com seus polinizadores. Pressões seletivas, produto de fatores ambientais e ecológicos, assim como relações filogenéticas e fatores intrínsecos, como são os sistemas sexuais das plantas, determinam os padrões de floração, as suas interações com outros organismos (visitantes florais e dispersores) e o seu sucesso reprodutivo. Esse capítulo visa combinar estes fatores e suas implicações ecológicas.

Introdução

A fenologia é o estudo de como os eventos recorrentes (sazonais) acontecem no tempo (Forrest & Miller-Rushing 2010). Embora o termo seja mais amplamente usado para se referir aos fenômenos relacionados a plantas, considera também animais, seu aparecimento ou desaparecimento. Neste capítulo, vamos considerar a fenologia vegetal, mas limitando o assunto àqueles aspectos que têm relação com a polinização, ou seja, dentro da fase de floração, de modo que as fases vegetativas e de frutificação da fenologia não serão consideradas. O tempo de floração é um aspecto fundamental da reprodução vegetal.

O momento em que uma planta apresenta suas estruturas reprodutivas pode determinar seu fracasso ou seu sucesso reprodutivo e o fluxo gênico dentro ou entre populações vegetais. Entretanto, a floração é muito mais do que o aparecimento de flores e suas características são de grande importância ecológica. Os padrões de floração vegetal podem ser estudados em vários níveis, dentro ou entre indivíduos, populações ou espécies. Podem ser estudados desde o ponto de vista da sua relação com o ambiente físico ou outros organismos, ou desde a perspectiva de como as características intrínsecas de uma planta influenciam o seu processo de floração. Por exemplo, a grande variabilidade dos sistemas sexuais em plantas tem implicações diretas em como os padrões fenológicos afetam suas características reprodutivas e a sincronia da floração entre os indivíduos. Estes temas têm grandes implicações em como o mecanismo de polinização acontece e nas repercussões ecológicas posteriores (p. ex., frutificação e dispersão). Este capítulo se aprofunda nesses tópicos com o objetivo de contextualizar as implicações dos padrões de floração com o processo de polinização, os quais, embora sejam diretamente relacionados, são geralmente considerados separadamente.

A fenofase de floração e os distintos níveis de análise

Como a floração é distribuída ao longo do tempo nos mais diversos lugares? A organização dessa etapa reprodutiva é muito importante para determinar o sucesso reprodutivo de indivíduos dentro de uma população, estando sob forte pressão seletiva (Munguía-Rosas *et al.* 2011). Somada à distribuição temporal está a forma na qual a floração acontece, tanto em um indivíduo quanto dentro de populações e de ecossistemas.

A maioria dos estudos sobre a biologia reprodutiva de uma espécie de planta apresenta um grande detalhamento sobre a biologia floral no nível do indivíduo ou parte da população. O momento de antese, liberação de pólen e receptividade estigmática são geralmente reportados e descrevem a distribuição dos processos reprodutivos no tempo. O termo fenologia é empregado para descrever eventos periódicos (as fases) no ciclo de vida dos organismos (Elzinga *et al.* 2007; Forrest & Miller-Rushing 2010) e não leva em consideração as análises características de sua biologia ou atividade floral. É considerado, em estudos fenológicos, o período de floração, desde o início da formação de botões florais até a senescência das flores de um indivíduo, de uma população ou no nível de comunidade. Muitos estudos fenológicos consideram também a intensidade da floração, quantificando ou estimando a disponibilidade de flores em antese durante o período de floração (Newstrom *et al.* 1994a), sendo geralmente reportados os picos de floração ou a falta destes. Tais observações são importantes para a identificação de padrões fenológicos de floração.

Os fatores que influenciam a floração são os mais variados. Tanto o tempo ecológico quanto o evolutivo influenciam a fenologia através de pressões

ambientais, como interações com herbívoros nas fenofases de flores ou de frutos, na disponibilidade de polinizadores, no período de desenvolvimento de sementes ou de dispersão das mesmas (Kudo 2006). Há ainda variações espaciais e temporais que podem também influenciar a seleção sobre a fenofase de floração. Sendo a fase reprodutiva um momento importante na história de vida de qualquer organismo, as condições bióticas e abióticas deste período influenciarão diretamente o sucesso reprodutivo (Fig. 5.1).

Vários níveis hierárquicos de análise podem ser considerados e cada um deles tem implicações importantes na forma como as plantas interagem com o ambiente onde se encontram e com outros indivíduos, interferindo diretamente no sucesso reprodutivo e no fluxo gênico dentro de populações (Newstrom *et al.* 1994b) – os polinizadores são parte desse ambiente e responsáveis por mediar as interações entre diferentes indivíduos.

Flores e frutos são as unidades fundamentais da fenologia reprodutiva. As flores podem ser solitárias ou estar organizadas em inflorescências, havendo

uma enorme diversidade de tamanhos e formas. As estruturas florais reprodutivas podem apresentar variações na forma em que suas diferentes partes são funcionais no tempo e isso permite que a fenofase reprodutiva possa ser estudada de forma hierárquica iniciando com a formação das flores, a inflorescência, o indivíduo completo, a população, a espécie, podendo-se chegar ao nível ecossistêmico e estudar biomas inteiros (Ollerton & Dafni 2005).

Cada nível de análise responde a perguntas diferentes sobre o processo reprodutivo das plantas. Ao se estudar uma comunidade, é possível analisar, ao longo do tempo, como as espécies distribuem sua floração, como os recursos florais são disponibilizados para a fauna e quais fatores podem influenciar esses padrões de floração (p. ex., pressões ecológicas ou relação filogenética próxima entre as espécies). São exemplos desse tipo de análise no nível de comunidade estudos com plantas quiropterófilas (Sazima *et al.* 1999) e com plantas ornitófilas (Buzato *et al.* 2000) na Mata Atlântica. Por outro lado, um exemplo que considera unicamente plantas relacionadas filogeneticamente é o estudo que mostra que tanto fatores ecológicos



Figura 5.1 Fatores que afetam a fenologia em diferentes estágios das plantas. Influências abióticas e bióticas representadas acima e abaixo de cada fase, respectivamente. Cada fenofase afeta o sucesso reprodutivo da planta e as pressões sobre uma delas afetam todas as outras, não somente a imediatamente posterior. Diagrama modificado de Kudo (2006) com permissão de Oxford University Press.

quanto filogenéticos podem influenciar a fenologia de espécies simpátricas de mirtáceas na Ilha do Cardoso, no litoral do estado de São Paulo (Staggemeier *et al.* 2010). Ao se estudar um ecossistema, pode-se investigar a influência de fatores ambientais, por exemplo precipitação e temperatura, atuando como catalisadores do processo reprodutivo. Exemplos são os estudos dos padrões fenológicos de árvores da Mata Atlântica e áreas de Cerrado no Brasil (Oliveira & Gibbs 2000; Morellato *et al.* 2000; Batalha & Martins 2004) ou relacionados à sazonalidade da Mata Seca da Costa Rica (Reich & Borchert 1984) ou do sul da Índia (Murali & Sukumar 1994).

Estratégias para a separação física e temporal dos elementos reprodutivos

A maioria das angiospermas apresenta flores perfeitas ou hermafroditas, com androceu e gineceu funcionais em todas as suas flores (Barrett 2002). Algumas espécies vegetais, porém, podem apresentar os elementos reprodutivos feminino e masculino em flores diferentes. Tais flores são chamadas de imperfeitas, unissexuais ou díclinas, no entanto são várias as combinações possíveis de flores femininas, masculinas e hermafroditas em níveis individual e populacional, caracterizando o sistema sexual da espécie. Em algumas espécies existe a separação dos sexos em flores diferentes dentro ou entre indivíduos, respectivamente, apresentando sistemas sexuais monoicos (androceu e gineceu em flores diferentes, mas no mesmo indivíduo) ou dioicos (indivíduos unissexuais). Pode ocorrer ainda uma grande variedade de combinações possíveis de tipos florais dentro e entre os indivíduos, originando outras possibilidades de polimorfismos sexuais além da monoiccia e da dioiccia, como a androdioiccia e a ginodioiccia (Barrett

2002). Nas plantas dioicas, a sincronia dos eventos fenológicos é particularmente importante para garantir o sucesso reprodutivo, uma vez que não existe a possibilidade de autopolinização e há necessidade da movimentação dos grãos de pólen entre os indivíduos.

A separação dos elementos reprodutivos também pode acontecer temporalmente, seja em diferentes momentos de antese das flores masculinas ou femininas, seja pelo amadurecimento sequencial do androceu ou do gineceu dentro da mesma flor, fenômenos chamados de dicogamia (Bertin & Newman 1993). Quando os elementos masculinos amadurecem antes que os femininos, ocorre a protandria, ou, mais raramente, quando os elementos femininos amadurecem antes, ocorre a protoginia, dentro da mesma flor ou entre flores de um mesmo indivíduo. No açaí-da-mata (*Euterpe precatoria* Mart., Arecaceae), que ocorre na Amazônia, as flores encontram-se organizadas em trios compostos por duas flores masculinas e uma flor feminina. A antese de cada flor dura três dias e o período de floração de cada inflorescência é de vinte seis dias. Essa espécie apresenta protandria: as flores masculinas encontram-se em antese pelos primeiros dezessete dias. Essa fase é seguida por seis dias sem flores e, finalmente, três dias nos quais somente flores femininas estão em antese (Küchmeister *et al.* 1997). Através desse padrão de abertura em diferentes dias, há uma menor probabilidade de polinização entre flores do mesmo indivíduo (alogamia) e a maior possibilidade de polinização cruzada (xenogamia).

Em alguns casos, flores unissexuadas podem variar nos recursos ofertados e ocorrer até mesmo a polinização por engano, ou seja, quando flores de um dos tipos não oferecem recursos, mas são atrativamente muito semelhantes às flores do tipo que os oferece (geralmente as masculinas; p. ex., Renner & Feil 1993). Casos de plantas monoicas comuns em florestas úmidas que apresentam esse tipo de polinização

são as espécies do gênero *Begonia* (Begoniaceae). Em 13 espécies de *Begonia*, cuja biologia reprodutiva foi estudada na Mata Atlântica no estado de São Paulo, as flores masculinas oferecem grãos de pólen como recurso, enquanto as flores femininas não oferecem tipo algum de recurso que seja utilizado pelos polinizadores, porém o estigma nas flores femininas é semelhante aos estames nas masculinas (Wyatt & Sazima 2011). Nessas espécies, as flores unissexuadas encontram-se distribuídas dentro da mesma inflorescência ou em inflorescências diferentes dentro da mesma planta e a maioria das espécies é protândrica. As flores femininas são visitadas pela sua semelhança com as flores masculinas e acabam sendo polinizadas, mesmo sem oferecer recurso algum para os polinizadores. A presença de flores masculinas e femininas no ambiente depende das diferentes fases fenológicas dos indivíduos na população.

No caso de espécies dioicas, outros fatores podem incrementar a complexidade dos padrões de floração, uma vez que os sexos também podem apresentar diferentes características reprodutivas. Nos indivíduos masculinos, o sucesso reprodutivo é relacionado à quantidade de grãos de pólen dispersados e os recursos disponíveis para reprodução são usados totalmente no momento da floração. Entretanto, nos indivíduos femininos, somada ao investimento em floração está a produção de frutos e o seu sucesso reprodutivo é principalmente dependente da quantidade de sementes produzidas e dispersas. Essa diferença no investimento dos recursos pode favorecer diferentes padrões ou periodicidade de floração entre os sexos (Barrett & Hough 2013), mas também a duração da floração pode diferir entre eles. Por exemplo, em *Jacaratia dolichaula* (Donn. Sm.) Woodson. (Caricaceae) na Costa Rica e *Virola bicuhyba* (Schott) Warb. (Myristicaceae) no Brasil, ambas espécies arbóreas e dioicas, o período de floração dos indivíduos masculinos é vários meses

maior do que o dos femininos (Bullock & Bawa 1981; Fernández Otárola *et al.* 2013). Em outros casos, os indivíduos masculinos iniciam e atingem o pico de floração antes que os femininos, como observado em *Citharexylum myrianthum* Cham. (Verbenaceae) na Mata Atlântica (Rocca & Sazima 2006). Em termos gerais, isso possibilita a imediata disponibilidade de grãos de pólen e poderia acostumar os polinizadores a visitarem essas plantas (Stanton 1994). Isto seria especialmente vantajoso no caso de espécies nas quais as flores femininas não oferecem recursos aos polinizadores e são polinizadas por engano. Deste modo, o início da floração masculina antes da feminina seria potencialmente favorecido. De forma semelhante, o tempo total de floração nos indivíduos masculinos estaria relacionado diretamente à quantidade de grãos de pólen dispersados, favorecendo seletivamente o seu incremento no período de floração (Willson 1994) devido à contribuição da função masculina ao valor adaptativo.

A duração da antese ou a longevidade floral também pode variar nas espécies dioicas, apresentando os indivíduos masculinos flores em antese por um tempo menor do que as flores dos indivíduos femininos (Primack 1985). Desta forma, os indivíduos masculinos apresentam flores com grãos de pólen disponível praticamente a cada visita, ao passo que as flores femininas, que são limitadas pela chegada de grãos de pólen para produzir seus frutos, podem ser mais longevas e receptivas por maior tempo, necessário para garantir a chegada dos grãos de pólen.

Sincronia e assincronia de floração

A atratividade de uma planta aos seus polinizadores é determinada, em parte, pelo período de antese e pelo número de flores disponíveis. Isso afeta tanto a atração de polinizadores quanto a eficiência dos mesmos,

influenciando o seu comportamento, as taxas de geitonogamia (polinização dentro da mesma planta) e as perdas de grãos de pólen por deposição em flores de outras espécies. As plantas podem alterar sua atratividade através de diferentes taxas de abertura de flores, influenciando o seu sucesso reprodutivo (Harder & Johnson 2005). As condições abióticas podem impor a sincronia de floração e sinais ambientais são utilizados por muitas espécies para iniciar seu processo reprodutivo (Reich & Borchert 1982; 1984; Marques *et al.* 2004; Borchert *et al.* 2005). Isto ocorre especialmente em ambientes cuja janela de condições favoráveis à reprodução seja breve, limitando não somente a floração (Fig. 5.1), mas também outras fases fenológicas, como a fase posterior de dispersão de diásporos.

A sincronia pode ser de grande importância e florescer em conjunto com os coespecíficos eleva a probabilidade de se reproduzir com sucesso. Isto pode ocorrer por pressões seletivas sobre a disponibilidade de parceiros reprodutivos, o que é muito forte em espécies com sistemas sexuais polimórficos, dioicos ou em espécies autoincompatíveis (Rocca & Sazima 2006). Especialmente em espécies dioicas, indivíduos florescendo isoladamente podem ter seu sucesso reprodutivo limitado pela obrigatoriedade do cruzamento entre flores de indivíduos diferentes. Por outro lado, no caso de plantas com flores hermafroditas e autocompatíveis, embora a polinização cruzada muitas vezes seja favorável geneticamente, os indivíduos podem ter a capacidade de se autopolinizar e de se reproduzir mesmo se florescerem isoladamente (Freitas & Sazima 2009).

A floração sincronizada facilita a atração de polinizadores e dispersores durante a frutificação e pode saciar os herbívoros ou predadores de flores e sementes (Mickeliunas *et al.* 2006). Entretanto a floração intensa e altamente sincrônica pode diminuir a probabilidade de visita de uma flor, caso

os polinizadores sejam um recurso limitante (Kudo 2006; Fig. 5.2). Quantificar o nível de sincronia do processo de floração dentro de uma população tem uma grande importância pelas suas implicações ecológicas. Vários índices têm sido propostos, sendo o mais amplamente utilizado o índice de sincronia de Augspurger (1983), mas outras opções também existem (p. ex., Freitas & Bolmgren 2008). No caso de sincronia de floração envolvendo espécies diferentes em uma comunidade ou em um ecossistema, a presença de polinizadores generalistas seria favorável, resultando em um aumento do sucesso reprodutivo de todas as espécies envolvidas, porém, o sucesso reprodutivo de cada espécie dependeria da resposta comportamental do polinizador. Havendo fidelidade ou constância do polinizador, ou seja, o quanto o polinizador restringe sua visita a uma espécie durante uma ronda de visita (ou por algumas rondas), haveria maior transferência de pólen coespecífico (Geber & Moeller 2006; Kudo 2006) – o que seria um exemplo de facilitação na escala da comunidade (Fig. 5.2; p. ex., Sakai *et al.* 1999).

Paralelamente, tem sido sugerido que uma espécie que não apresenta recursos, mas cujos atrativos florais convergem com os de outras espécies simpátricas com o mesmo período de floração, pode se beneficiar dessa semelhança pela polinização por engano. Este é um caso de mimetismo batesiano e essa interação, um parasitismo do polinizador como recurso (Dafni 1984; Kudo 2006) e ocorre em várias espécies (Johnson *et al.* 2003; Pansarin *et al.* 2008). Enquanto nesse mimetismo a razão entre o número de modelos (que apresentam recurso) e de mímicos no ambiente deve ser alta, no mimetismo mülleriano há duas ou mais espécies que apresentam convergência de atrativos e de recurso, aumentando a polinização de todos envolvidos através da partilha de polinizadores. Porém casos bem definidos de mimetismo,

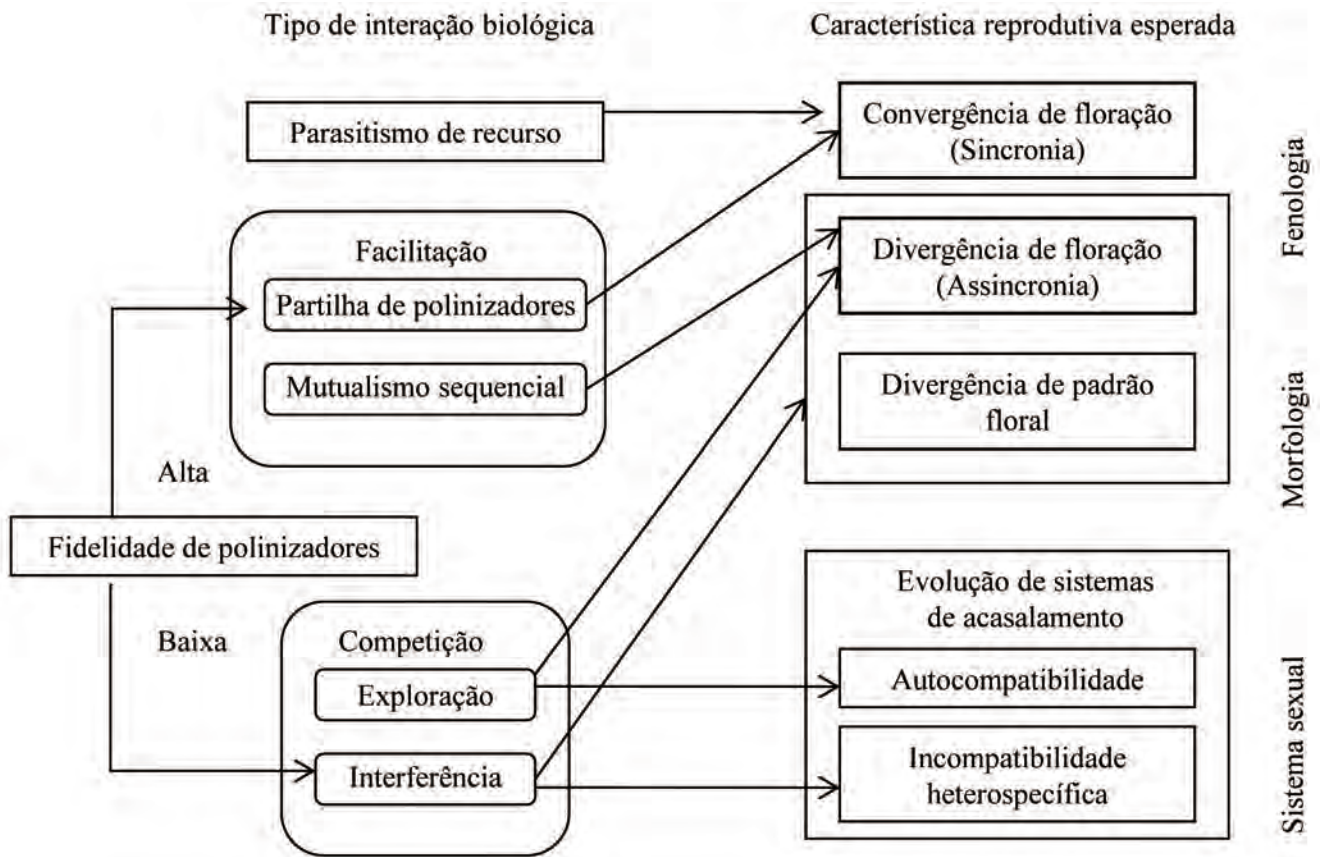


Figura 5.2 Interações entre plantas que partilham os mesmos polinizadores (facilitação e competição) e sua influência nas características reprodutivas (fenofase de floração e morfologia floral). Diagrama modificado de Kudo (2006) com permissão da Oxford University Press.

especialmente o mülleriano, são raros na literatura (Tadege *et al.* 1999). Um possível caso é reportado para *Turnera sinoides* L. (Passifloraceae) na Argentina (Benitez-Vieyra *et al.* 2007), sendo que esta espécie também está presente no sul do Brasil.

Por outro lado, a assincronia de floração pode estar ligada a diferentes fatores. Em uma escala populacional, um período maior de floração diminui as chances de exposição a períodos de baixa atividade de polinizadores, de dispersores ou de sobrevivência de sementes, uma vez que essas fenofases estão ligadas. Isto pode aumentar o movimento de polinizadores e de dispersores entre populações (Kudo 2006). Flutuações no cenário de polinizadores são observadas na floração anual de duração intermediária (*sensu*

Newstrom *et al.* 1994a) de *Psychotria nuda* (Cham. & Schltdl.) Wawra. (Rubiaceae), espécie com distília e que compete por polinizadores com outras espécies em uma comunidade de Mata Atlântica (Castro & Araujo 2004). Dentro de uma população, a assincronia pode diminuir a competição por polinizadores e aumentar a diferenciação genética entre indivíduos cuja floração está ligada a respostas relacionadas à heterogeneidade ambiental, podendo criar uma estruturação genética espacial (Kudo 2006). A assincronia também pode diminuir o dano por herbívoros, que é mais intenso no pico de floração. Por exemplo, caranguejos consomem flores de bromélias somente no pico de floração em área de restinga (Canela & Sazima 2003a).

Em uma comunidade, a assincronia de floração pode ocorrer devido a processos de facilitação (Fig. 5.2), como o mutualismo sequencial de espécies polinizadas, muitas vezes, por aves e morcegos. Essa floração sequencial ocorre entre três espécies de *Vriesea* (Bromeliaceae), polinizadas exclusivamente pela mesma espécie de beija-flor, *Ramphodon naevius* (Dumont, 1818), da subfamília Phaethornithinae. Enquanto a ave mantém, ao longo do ano, a mesma imagem de procura dessas espécies com flores semelhantes em termos de atrativos florais, formato e recurso oferecido, essas plantas especialistas herdaram umas das outras seu polinizador (Araujo *et al.* 1994). Casos semelhantes de floração sequencial têm sido encontrados entre outras espécies de bromélias simpátricas na Mata Atlântica (ver Machado & Semir 2006). A competição por polinizadores foi também sugerida como pressão seletiva para espécies polinizadas pelo beija-flor *Ramphodon naevius* na Mata Atlântica, gerando divergência no pico de floração de espécies ornitófilas (Sazima *et al.* 1995).

A assincronia de floração entre espécies pode ser devida à competição por exploração (*sensu* Begon *et al.* 2006) de polinizadores, através da baixa fidelidade do polinizador (Fig. 5.2), que é refletida na sua preferência pela qualidade ou quantidade do recurso oferecido ou por um baixo custo no forrageamento em detrimento do sucesso reprodutivo de espécies inferiores competitivamente (Kudo 2006). Como resultado, a competição por exploração pode influenciar tanto a divergência fenológica, ou seja, a assincronia em uma comunidade, quanto o aumento da autopolinização em espécies competitivamente inferiores (Kudo 2006). A baixa fidelidade do polinizador, por outro lado, pode levar à competição por interferência (*sensu* Begon *et al.* 2006) através da deposição de grãos de pólen heteroespecífico em estigmas, causando perdas de cargas polínicas

e saturação física de estigma, resultando em baixa formação de sementes e mesmo formação de híbridos. Esta interferência pode gerar assincronia de floração em uma comunidade, mas também pode se refletir no surgimento de mecanismos que reduzam a polinização interespecífica, como divergências morfológicas (Fig. 5.2), assim como sistemas de incompatibilidade (Kudo 2006).

Para a caracterização mais precisa de padrões de divergência ou de convergência (assincronia ou sincronia) de floração em comunidades, é necessária a comparação com modelos nulos, que aleatorizem a distribuição dos picos de floração e depois comparem o padrão produzido com o padrão observado na natureza (Kochmer & Handel 1986; Ollerton & Lack 1992; Fox & Kelly 1993).

A influência dos padrões fenológicos na ecologia da polinização

Nos estudos fenológicos tradicionais, o conjunto de indivíduos que se reproduzem em uma população é utilizado para descrever a fenologia de uma espécie em um determinado lugar, sendo possível definir os picos de floração, a duração e a distribuição do processo reprodutivo no tempo (Ollerton & Dafni 2005).

A primeira tentativa para classificar esses padrões reprodutivos foi proposta por Gentry (1974), ao descrever os tipos de floração de espécies da família Bignoniaceae da Costa Rica e do Panamá. Ele descreveu cinco estratégias baseadas na distribuição temporal e na intensidade de floração dos indivíduos. Sua classificação não quantifica cada tipo de floração em escalas temporais, nem de intensidade e não é aplicável a vários outros padrões de floração, além de não ter sido criada para descrever eventos cíclicos, mas, sim, eventos pontuais. No entanto, com essa

classificação, é possível relacionar o padrão de floração com a atividade dos polinizadores, permitindo interpretar os processos de polinização. Outra classificação mais ampla para os padrões fenológicos foi proposta por Newstrom *et al.* (1994a; mas veja também Newstrom *et al.* 1994b), aplicável a outros padrões fenológicos, não somente à floração, agregando ainda a previsibilidade de frequência e de regularidade das fases. Usaremos a seguir a classificação proposta por Gentry com as categorias equivalentes na classificação de Newstrom *et al.* para aprofundarmos e discutirmos as implicações que cada tipo de floração tem nos processos de polinização.

A primeira das categorias foi chamada de *steady state* e corresponde a florações por longos períodos, mas com a abertura de poucas flores por dia. Esse tipo de floração, segundo Newstrom *et al.*, poderia ser do tipo contínuo, subanual, ou anual, com duração intermediária ou estendida. Gentry associou esse tipo de floração a abelhas com comportamento em linhas de captura ou *trap-lines*, no qual são estabelecidas rotas de visitação a indivíduos ou grupos específicos de plantas espacialmente esparsas às quais são garantidas visitas constantes ao longo do período de floração. Esse tipo de polinização pode ser ainda mais eficiente se um mesmo indivíduo fizer parte da rota de vários polinizadores, dispersando de forma mais eficiente seu pólen, assim como recebendo distintas cargas polínicas. Isso pode ser observado em vários gêneros de bromélias (Bromeliaceae), mas também em famílias como Acanthaceae, Costaceae, Heliconiaceae, Gesneriaceae, entre outras. Morcegos (Sazima & Sazima 1978; Sazima *et al.* 1989; 1999) e beija-flores do grupo Phaetornithinae (Stiles 1975; Canela & Sazima 2003b) também apresentam esse padrão de forrageamento de *trap-lining* e podem estar relacionados a esse tipo de floração. Observa-se, desta forma, que há um reflexo direto desse padrão de

floração no fluxo gênico via grãos de pólen dentro de uma população. Uma baixa intensidade de floração incentiva o movimento dos polinizadores, uma vez que necessitam de várias plantas para satisfazerem seus requerimentos energéticos.

Gentry classificou a floração de alta intensidade em dois tipos. A primeira corresponde às plantas com produção de flores ao longo de algumas semanas e foi chamado de cornucópia, do latim, *cornu copiae*, o qual representa o corno mitológico do qual emergem alimentos inesgotáveis. A cornucópia é uma estratégia de floração que permite a polinização por diversos grupos de organismos com diferentes estratégias de forrageamento, combinando *trap-liners* com espécies territoriais, polinizadores especialistas e generalistas. A floração do tipo cornucópia é predominante em árvores tropicais polinizadas por uma grande diversidade de polinizadores. Um caso que exemplifica a diversidade de polinizadores que pode ocorrer nesse tipo de floração é o de *Inga sessilis* (Vell.) Mart. (Fabaceae), na Mata Atlântica, espécie visitada intensamente por uma grande diversidade de polinizadores tanto diurnos quanto noturnos (Amorim *et al.* 2013). Entretanto, esse tipo de floração também está presente em espécies com mecanismos de polinização mais especializados, como, por exemplo, a sumauma (*Ceiba pentandra* (L.) Gaertn., Malvaceae) e sua polinização por morcegos (Gribel *et al.* 1999; Rojas-Sandoval *et al.* 2008). Outros exemplos incluem algumas espécies de ipê-do-cerrado (*Tabebuia* spp., Bignoniaceae), nas quais cada espécie floresce por aproximadamente um mês ao ano de forma altamente sincrônica (Barros 2001).

O segundo tipo de floração corresponde ao padrão de plantas florescendo de forma explosiva, mas por poucos dias, sendo esse tipo de floração chamado de *big-bang*. A floração do tipo *big-bang* seria uma estratégia que atrai polinizadores oportunistas que

respondem a intensos sinais florais, como várias espécies de abelhas. Algumas espécies de *Tabebuia* apresentam floração do tipo *big-bang* (Gentry 1974), mas este tipo de floração tem sido raramente reportado (Mori & Pipoly 1984). Tanto cornucópia quanto *big-bang* correspondem, na maioria dos casos, com a classificação de floração breve ou intermediária (Newstrom *et al.* 1994a), anuais na maioria dos casos – podendo haver casos de supra-aneais.

Em espécies de árvores da família Myristicaceae, como as do gênero *Virola*, as inflorescências apresentam uma abertura gradual das flores. Desta forma, poucas flores são abertas a cada vez em todas as inflorescências, garantindo a presença do recurso ao longo do tempo, mas o grande número de inflorescências faz que a floração possa chegar a ser de grande intensidade. Por exemplo, *Virola gardneri* (A. DC.) Warb. e *V. bicuhyba*, ambas endêmicas da Mata Atlântica, apresentam a mesma morfologia floral e estrutural das inflorescências, mas a floração de *V. gardneri* é muito intensa e distribuída ao longo de dois meses no ano, enquanto *V. bicuhyba* floresce por vários meses de forma menos intensa, sendo uma estratégia intermediária entre cornucópia e *steady-state* (Fernández Otárola *et al.* 2013).

Por fim, Gentry denominou um pequeno grupo de espécies de *multiple bang*, produzindo flores abundantes em picos recorrentes de poucos dias ao longo do ano, o que corresponderia ao padrão subanual da classificação de Newstrom *et al.* Esse tipo de floração deve estar relacionado à polinização por engano e os picos muito curtos e altamente sincrônicos entre os indivíduos podem possibilitar a polinização, evitando, porém, o aprendizado dos polinizadores e garantindo, dessa forma, o engano. Esse argumento pode ser aplicado também para explicar a polinização por engano em alguns sistemas monoicos ou dioicos.

Coleta e análises de dados fenológicos

A descrição de processos fenológicos corresponde a um ponto muito importante da história natural das espécies e pode representar estudos complexos com implicações ecológicas e ecossistêmicas importantes. Ao registrar eventos de floração, análises quantitativas são necessárias, seja para descrever a intensidade do fenômeno reprodutivo ou para inferir parâmetros populacionais ou de comunidades. Um bom tamanho amostral é importante para observar a variabilidade dos processos e identificar os padrões periódicos. A definição do tamanho amostral depende do tamanho da planta, da sua forma de vida e da sua densidade populacional. De acordo com os objetivos do estudo, a natureza modular das plantas também deve ser considerada ao se diferenciar indivíduos (genetas) de seus possíveis clones (rametas), ou mesmo ao amostrar indivíduos arbóreos, pois partes diferentes da copa podem apresentar autorregulação e independência de eventos fenológicos (Ollerton & Dafni 2005).

O sistema sexual deve também ser considerado e os indivíduos, classificados de acordo com o sistema que apresentam. Populações formadas por indivíduos que apresentem exclusivamente flores perfeitas ou hermafroditas compõem a amostragem com apenas uma categoria de indivíduos por não haver polimorfismo sexual. Espécies morfológica ou funcionalmente dioicas (Mayer & Charlesworth 1991; Sage *et al.* 2005), ginomonoicas, andromonoicas ou nas quais haja algum tipo de hercogamia recíproca (como a heterostilia, a enantioestilia ou a flexistilia, esta na qual há morfotipos florais com diferenças na orientação e no padrão de crescimento do estilete; Barrett 2002) apresentam outras categorias para serem amostradas, por haver polimorfismo sexual.

Nesses casos, uma amostragem estratificada, ou seja, considerando a proporção das diferentes categorias dentro da população, pode ser mais representativa do que ocorre no ambiente. Para isso, um estudo detalhado da flor de cada indivíduo amostrado é importante, assim como possíveis observações sobre o sistema reprodutivo e mesmo a produção de frutos e sementes. Informações sobre indivíduos que frutificam sempre e outros que nunca produzem frutos podem ser dicas importantes sobre o sistema sexual da espécie. Por exemplo, uma espécie pode ser morfológicamente classificada como hermafrodita, porém o estudo da sua fenologia reprodutiva pode mostrar indivíduos que nunca produzem frutos, o que indica um sistema sexual funcionalmente dioico (Rocca & Sazima 2006).

A frequência da coleta de dados está diretamente relacionada ao tipo de pergunta fenológica. A amostragem pode ser feita em intervalos de horas ao envolver flores individuais, ou semanal, mensal, ao envolver populações ou comunidades, de modo que deve minimizar a perda de informações importantes sobre variação (Ollerton & Dafni 2005). Para possibilitar a repetição da amostragem ao longo do tempo, é importante que o acesso aos locais e indivíduos seja assegurado e minimizado o tempo para a coleta desses dados.

Os dados fenológicos de floração mais importantes são o momento da floração (início, duração e término), a sequência, a intensidade e a frequência, podendo haver uma inter-relação entre eles e o nível de organização, desde intrafloral a comunidades ou filogenético (Ollerton & Dafni 2005). Os registros podem ser de ocorrência de flores (presença ou ausência) ou do número de flores observadas, que pode ser

contado diretamente ou a partir de determinada parte da copa e extrapolado para o restante do indivíduo. Outra opção é o uso de métodos semiquantitativos que consideram a percentagem da copa que apresenta flores, como, por exemplo, o método de Fournier (1974) ou de Fernández Otárola *et al.* (2013).

As análises mais frequentes dos dados fenológicos envolvem comparações de datas precisas dos eventos ou sua média, duração e sobreposição de fenofases. Sua relação com fatores geográficos, como altitude, latitude ou gradientes ecológicos, ou com variáveis ambientais, como temperatura, pluviosidade ou duração do dia também são frequentemente analisadas. Como a variação ambiental pode ter efeito com certo retardo sobre a fenologia, a análise da relação desses fatores pode utilizar valores também com defasagem de algumas semanas, porém esse tempo de defasagem é um fator de difícil determinação. Correlações entre dados fenológicos e número de visitantes florais e polinizadores também são pertinentes (Gava 2012).

Representações gráficas e análises utilizando estatística circular são possíveis (p. ex., Batalha & Martins 2004), sendo que este método usa uma escala de tempo com intervalos iguais, não havendo um ponto inicial ou zero verdadeiro (Sfair 2006; Morellato *et al.* 2010; Zar 2010; veja também o tutorial de J. C. Sfair¹). Vários parâmetros possíveis de serem amostrados, métodos para a avaliação desses parâmetros e alguns protocolos de campo estão disponíveis (Ollerton & Dafni 2005) e o uso combinado desses parâmetros claramente apresenta informações complementares (p. ex., índices de atividade e de intensidade, como em Bencke & Morellato 2002).

¹ Contato: juliacaram@gmail.com; http://www.academia.edu/2897858/Tutorial_para_se_trabalhar_com_estadistica_circular_em_ecologia.

Conclusões

Como a floração é distribuída no tempo, é um processo que pode ser estudado em distintos níveis, desde dentro do indivíduo até biomas completos, o que tem grande relevância ecológica. A fenologia, em sua fenofase de floração, é muito mais do que presença e ausência de flores, sendo um processo do ciclo de vida das plantas que está sob fortes pressões seletivas e que está diretamente relacionado com o valor adaptativo dos indivíduos. A amostragem da variação entre os indivíduos dentro das populações deve ser considerada no desenho dos estudos fenológicos, podendo oferecer muita informação sobre a estratégia reprodutiva das espécies. Isto abre todo um leque de possibilidades de análises quase nunca consideradas nos estudos fenológicos convencionais. O sistema sexual tem uma grande importância na forma em que o processo de floração varia entre as espécies e está diretamente relacionado com o processo de polinização dentro da população ou entre populações. Ainda, a fenofase da floração tem grandes implicações na ecologia das espécies e afeta diretamente a frutificação posterior, como os frutos serão disponibilizados, o que tem relação com a dispersão das sementes. Só o entendimento da relação entre a distribuição da floração no tempo e o processo de polinização permite o entendimento desta fase da estratégia reprodutiva das plantas – compreensão essa cada vez mais urgente em um cenário de mudanças climáticas globais, afetando os componentes abióticos e bióticos do ambiente dessas plantas.

Agradecimentos

Agradecemos aos editores pelo convite para colaborar com este livro e pelos questionamentos inspiradores dos revisores. Ao Professor Gaku Kudo e à Oxford University Press pela permissão de utilizar os diagramas

brilhantes de seu estimulante capítulo publicado em 2006. Dedicamos esse capítulo às respectivas *flores* que existem no jardim de nossas vidas.

Referências bibliográficas

- Amorim, F.W., Galetto, L. & Sazima, M. 2013. Beyond the pollination syndrome: nectar ecology and the role of diurnal and nocturnal pollinators in the reproductive success of *Inga sessilis* (Fabaceae). **Plant Biology**, 15, 317-327.
- Araujo, A.C., Fischer, E.A. & Sazima, M. 1994. Floração sequencial e polinização de três espécies de *Vriesea* (Bromeliaceae) na região da Jureia, sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, 17, 113-118.
- Augsburger, C.K. 1983. Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. **Biotropica**, 15, 257-267.
- Barrett, S.C.H. 2002. The evolution of plant sexual diversity. **Nature Review Genetics**, 3, 274-284.
- Barrett, S.C.H. & Hough, J. 2013. Sexual dimorphism in flowering plants. **Journal of Experimental Botany**, 64, 67-82.
- Barros, M.G. 2001. Pollination ecology of *Tabebuia aurea* (Manso) Benth. & Hook. and *T. ochracea* (Cham.) Standl. (Bignoniaceae) in Central Brazil cerrado vegetation. **Brazilian Journal of Botany**, 24, 255-261.
- Batalha, M.A. & Martins, F.R. 2004. Reproductive phenology of the cerrado plant community in Emas National Park (central Brazil). **Australian Journal of Botany**, 52, 149-161.
- Begon, M., Townsend, C.R. & Harper, J.L. 2006. **Ecology: From Individuals to Ecosystems**. Blackwell Pub., Malden, MA.
- Bencke, C.S.C. & Morellato, L.P.C. 2002. Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. **Revista Brasileira de Botânica**, 25, 269-275.
- Benitez-Vieyra, S., de Ibarra, N.H., Wertlen, A.M. & Cocucci, A.A. 2007. How to look like a mallow: evidence of floral mimicry between Turneraceae and Malvaceae. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, 274, 2239-2248.
- Bertin, R.I. & Newman, C.M. 1993. Dichogamy in angiosperms. **The Botanical Review**, 59, 112-152.
- Borchert, R., Renner, S.S., Calle, Z., Navarrete, D., Tye, A., Gautier, L., Spichiger, R. & von Hildebrand, P. 2005. Photoperiodic induction of synchronous flowering near the Equator. **Nature**, 433, 627-629.
- Bullock, S.H. & Bawa, K.S. 1981. Sexual dimorphism and the annual flowering pattern in *Jacaratia dolichaula* (D. Smith) Woodson (Caricaceae) in a Costa Rican rain forest. **Ecology**, 62, 1494-1504.

- Buzato, S., Sazima, M. & Sazima, I. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. **Biotropica**, 32, 824-841.
- Canela, M.B.F. & Sazima, M. 2003a. Florivory by the Crab *Armases angustipes* (Grapsidae) influences hummingbird visits to *Aechmea pectinata* (Bromeliaceae). **Biotropica**, 35, 289-294.
- Canela, M.B.F. & Sazima, M. 2003b. *Aechmea pectinata*: a hummingbird-dependent bromeliad with inconspicuous flowers from the rainforest in South-eastern Brazil. **Annals of Botany**, 92, 731-737.
- Castro, C.C. de & Araujo, A.C. 2004. Distyly and sequential pollinators of *Psychotria nuda* (Rubiaceae) in the Atlantic rain forest, Brazil. **Plant Systematics and Evolution**, 244, 131-139.
- Dafni, A. 1984. Mimicry and deception in pollination. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 15, 259-278.
- Elzinga, J.A., Atlan, A., Biere, A., Gigord, L., Weis, A.E. & Bernasconi, G. 2007. Time after time: flowering phenology and biotic interactions. **Trends in Ecology & Evolution**, 22, 432-439.
- Fernández Otárola, M., Sazima, M. & Solferini, V.N. 2013. Tree size and its relationship with flowering phenology and reproductive output in Wild Nutmeg trees. **Ecology and Evolution**, 3, 3536-3544.
- Forrest, J. & Miller-Rushing, A.J. 2010. Toward a synthetic understanding of the role of phenology in ecology and evolution. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, 365, 3101-3112.
- Fournier, L.A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. **Turrialba**, 24, 422-423.
- Fox, G.A. & Kelly, C.K. 1993. Plant phenology: selection and neutrality. **Trends in Ecology & Evolution**, 8, 34-35.
- Freitas, L. & Bolmgren, K. 2008. Sincronia é mais que sobreposição: medindo sincronia fenológica considerando a duração e a intensidade. **Revista Brasileira de Botânica**, 31, 721-724.
- Freitas, L. & Sazima, M. 2009. Floral biology and mechanisms of spontaneous self-pollination in five neotropical species of Gentianaceae. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 160, 357-368.
- Gava, H.Z. 2012. **Flores ornitófilas e suas aves polinizadoras em uma área cacauieira na mata atlântica do sul da Bahia: uma análise para conservação da biodiversidade local**. Mestrado em Ecologia e Conservação, Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, Bahia, Brasil.
- Geber, M.A. & Moeller, D.A. 2006. Pollinator responses to plant communities and implications for reproductive character evolution. Pp. 102-119. In: Harder, L.D. & Barrett, S.C.H. (eds.) **Ecology and Evolution of Flowers**. Oxford University Press, New York, USA, 370 pp.
- Gentry, A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. **Biotropica**, 6, 64-68.
- Gribel, R., Gibbs, P.E., Queiroz, A.L. & others. 1999. Flowering phenology and pollination biology of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) in Central Amazonia. **Journal of Tropical Ecology**, 15, 247-263.
- Harder, L.D. & Johnson, S.D. 2005. Adaptive plasticity of floral display size in animal-pollinated plants. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, 272, 2651-2657.
- Johnson, S.D., Alexandersson, R. & Linder, H.P. 2003. Experimental and phylogenetic evidence for floral mimicry in a guild of fly-pollinated plants. **Biological Journal of the Linnean Society**, 80, 289-304.
- Kochmer, J.P. & Handel, S.N. 1986. Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. **Ecological Monographs**, 56, 303-325.
- Küchmeister, H., Silberbauer-Gottsberger, I. & Gottsberger, G. 1997. Flowering, pollination, nectar standing crop, and nectaries of *Euterpe precatoria* (Arecaceae), an Amazonian rain forest palm. **Plant Systematics and Evolution**, 206, 71-97.
- Kudo, G. 2006. Flowering phenologies of animal-pollinated plants: reproductive strategies and agents of selection. p. 139-158. In: L.D. Harder & S.C.H. Barrett (eds.) **Ecology and Evolution of Flowers**. Oxford University Press, New York, USA, 370 pp.
- Machado, C.G. & Semir, J. 2006. Fenologia da floração e biologia floral de bromeliáceas ornitófilas de uma área da Mata Atlântica do Sudeste brasileiro. **Revista Brasileira de Botânica**, 29, 163-174.
- Marques, M.C., Roper, J.J. & Salvalaggio, A.P.B. 2004. Phenological patterns among plant life-forms in a subtropical forest in southern Brazil. **Plant Ecology**, 173, 203-213.
- Mayer, S.S. & Charlesworth, D. 1991. Cryptic dioecy in flowering plants. **Trends in Ecology & Evolution**, 6, 320-325.
- Mickeliunas, L., Pansarin, E.R. & Sazima, M. 2006. Floral biology, melittophily and influence of curculionid beetles on the reproductive success of *Grobya amherstiae* Lindl. (Orchidaceae: Cyrtopodiinae). **Revista Brasileira de Botânica**, 29, 251-258.
- Morellato, L.P.C., Alberti, L.F. & Hudson, I.L. 2010. Applications of circular statistics in plant phenology: a case studies approach. p. 339-359. In: Hudson, I.L. & Keatley, M.R. (eds.) **Phenological Research**. Springer, Dordrecht, Netherlands, 521 pp.
- Morellato, L.P.C., Talora, D.C., Takahasi, A., Bencke, C.C., Romera, E.C. & Zipparro, V.B. 2000. Phenology of Atlantic rain forest trees: a comparative study. **Biotropica**, 32, 811-823.

- Mori, S.A. & Pipoly, J.J. 1984. Observations on the big bang flowering of *Miconia minutiflora* (Melastomataceae). **Brittonia**, 36, 337-341.
- Munguía-Rosas, M.A., Ollerton, J., Parra-Tabla, V. & De-Nova, J.A. 2011. Meta-analysis of phenotypic selection on flowering phenology suggests that early flowering plants are favoured. **Ecology Letters**, 14, 511-521.
- Murali, K.S. & Sukumar, R. 1994. Reproductive phenology of a tropical dry forest in Mudumalai, Southern India. **Journal of Ecology**, 82, 759-767.
- Newstrom, L.E., Frankie, G.W. & Baker, H.G. 1994a. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. **Biotropica**, 26, 141-159.
- Newstrom, L.E., Frankie, G.W., Baker, H.G. & Colwell, R.K. 1994b. Diversity of long-term flowering patterns. p. 142-160. In: McDade, L.A.; Bawa, K.S.; Hespeneide, H.A. & Hartshorn, G.S. (eds.) **La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest**. University of Chicago Press, Chicago, USA, 493 pp.
- Oliveira, P.E. & Gibbs, P.E. 2000. Reproductive biology of woody plants in a cerrado community of central Brazil. **Flora** 195: 311-329.
- Ollerton, J. & Dafni, A. 2005. Functional floral morphology and phenology. Pp. 1-26. In: Dafni, A.; Kevan, P.G. & Husband, B.C. (eds.) **Practical Pollination Biology**. Enviroquest Ltd., Ontario, Canada, 590 pp.
- Ollerton, J. & Lack, A.J. 1992. Flowering phenology: an example of relaxation of natural selection? **Trends in Ecology & Evolution**, 7, 274-276.
- Otárola, M.F., Sazima, M. & Solferini, V.N. 2013. Tree size and its relationship with flowering phenology and reproductive output in Wild Nutmeg trees. **Ecology and Evolution**, 3, 3536-3544.
- Pansarin, L.M., Pansarin, E.R. & Sazima, M. 2008. Reproductive biology of *Cyrtopodium polyphyllum* (Orchidaceae): a Cyrtopodiinae pollinated by deceit. **Plant Biology**, 10, 650-659.
- Primack, R.B. 1985. Longevity of individual flowers. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 16, 15-37.
- Reich, P.B. & Borchert, R. 1982. Phenology and ecophysiology of the tropical tree, *Tabebuia neochrysantha* (Bignoniaceae). **Ecology**, 63, 294-299.
- Reich, P.B. & Borchert, R. 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. **Journal of Ecology**, 72, 61-74.
- Renner, S.S. & Feil, J.P. 1993. Pollinators of tropical dioecious angiosperms. **American Journal of Botany**, 80, 1100-1107.
- Rocca, M.A. & Sazima, M. 2006. The dioecious, sphingophilous species *Citharexylum myrianthum* (Verbenaceae): pollination and visitor diversity. **Flora**, 201, 440-450.
- Rojas-Sandoval, J., Budde, K., Fernández, M., Chacón, E., Quesada, M. & Lobo, J.A. 2008. Phenology and pollination biology of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) in the wet forest of south-eastern Costa Rica. **Stapfia**, 88, 539-545.
- Sage, T.L., Husband, B.C. & Routley, M.B. 2005. Intrinsic attributes of the breeding system. Pp. 30-55. In: Dafni, A.; Kevan, P.G. & Husband, B.C. (eds.) **Practical pollination biology**. Enviroquest Ltd., Ontario, Canada, 590 pp.
- Sakai, S., Momose, K., Yumoto, T., Nagamitsu, T., Nagamasu, H., Hamid, A.A. & Nakashizuka, T. 1999. Plant reproductive phenology over four years including an episode of general flowering in a lowland Dipterocarp forest, Sarawak, Malaysia. **American Journal of Botany**, 86, 1414-1436.
- Sazima, I., Buzato, S. & Sazima, M. 1995. The Saw-billed Hermit *Ramphodon naevius* and its flowers in southeastern Brazil. **Journal für Ornithologie**, 136, 195-206.
- Sazima, M., Buzato, S. & Sazima, I. 1999. Bat-pollinated flower assemblages and bat visitors at two Atlantic forest sites in Brazil. **Annals of Botany**, 83, 705-712.
- Sazima, M. & Sazima, I. 1978. Bat pollination of the passion flower, *Passiflora mucronata*, in Southeastern Brazil. **Biotropica**, 10, 100-109.
- Sazima, I., Vogel, S. & Sazima, M. 1989. Bat pollination of *Encholirium glaziovii*, a terrestrial bromeliad. **Plant Systematics and Evolution**, 168, 167-179.
- Sfair, J.C. 2006. **Fenodinâmica de Lianas e Forófitos em um Fragmento de Cerrado em Itirapina (SP)**. Mestrado em Ecologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo, Brasil.
- Staggemeier, V.G., Diniz-Filho, J.A.F. & Morellato, L.P.C. 2010. The shared influence of phylogeny and ecology on the reproductive patterns of Myrteae (Myrtaceae). **Journal of Ecology**, 98, 1409-1421.
- Stanton, M.L. 1994. Male-male competition during pollination in plant populations. **The American Naturalist**, 144, S40-S68.
- Stiles, F.G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. **Ecology**, 56, 285-301.
- Tadege, M., Dupuis, I. & Kuhlemeier, C. 1999. Floral mimicry: a fascinating yet poorly understood phenomenon. **Trends in Plant Science**, 272, 1334-1336.
- Willson, M.F. 1994. Sexual selection in plants: perspective and overview. **The American Naturalist**, 144, S13-S39.
- Wyatt, G.E. & Sazima, M. 2011. Pollination and reproductive biology of thirteen species of *Begonia* in the Serra do Mar State Park, São Paulo, Brazil. **Journal of Pollination Ecology**, 6, 95-107.
- Zar, J.H. 2010. **Biostatistical Analysis**. Prentice-Hall/Pearson, 944 p.



SEÇÃO 2

Recursos e Atrativos



Foto: André Rodrigo Rech

* Capítulo 6 *

Recursos florais

Kayna Agostini¹, Ariadna Valentina Lopes² e Isabel Cristina Machado²

¹ Centro de Ciências Agrárias, Departamento de Ciências da Natureza, Matemática e Educação, Universidade Federal de São Carlos – Rodovia Anhanguera, km 174 – CEP: 13600-970 – Araras-SP – Brasil – Caixa Postal 153. e-mail: kaynaagostini@gmail.com

² Universidade Federal de Pernambuco, Departamento de Botânica – Av. Prof. Moraes Rego, 1.235 – Cidade Universitária – CEP: 50670-901 – Recife-PE – Brasil

“What escapes the eye, however, is a much more insidious kind of extinction: the extinction of ecological interactions.”

Janzen (1974)

A relação entre flor e visitante é estabelecida, na maioria das vezes, por meio de um recurso floral. Para ser efetivo, o recurso deve satisfazer pelo menos uma das três principais necessidades dos animais: alimentação, reprodução e construção de ninho. Neste capítulo pretendemos caracterizar e exemplificar os principais recursos florais, bem como entender a problemática energética do processo de polinização. Assim os recursos florais podem ser divididos em duas principais classes: nutritivos (pólen, néctar, lipídeos e tecidos florais) e não nutritivos (resinas e fragrâncias). De maneira geral, as plantas podem ajustar seus recursos para manter os visitantes florais o mais próximo do lucro líquido, assegurando que o animal irá se locomover entre o máximo de flores possível. Por outro lado, os visitantes florais querem o lucro máximo do forrageamento por um esforço mínimo. Portanto, embora a polinização seja definida como uma interação mutualística, sempre há conflito de interesses entre os participantes com relação aos custos energéticos da interação.

Introdução

A polinização é geralmente considerada uma interação mutualística, isto é, proporciona benefícios para os participantes, aumentando o valor adaptativo (*fitness*) de ambos. Os parceiros desta interação tentam maximizar sua sobrevivência e o seu sucesso reprodutivo, o que exige um equilíbrio entre os custos e os recursos. As forças seletivas e restrições que originaram os recursos florais atuais são pouco discutidas devido à dominância do néctar e do pólen como recursos para os polinizadores. Neste capítulo pretendemos caracterizar e exemplificar os principais recursos florais (Figs. 6.1 A-H), bem como entender a problemática energética do processo de polinização.

A relação entre flor e visitante é estabelecida, na maioria das vezes, por meio de um atrativo (recurso). Para ser efetivo, um recurso deve satisfazer uma necessidade. As três principais necessidades são alimentação, reprodução e construção de ninho. Pólen, néctar, óleo e água, entre outros, satisfazem a primeira necessidade, que é a alimentação.

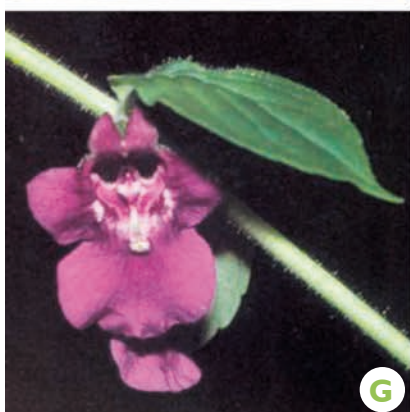
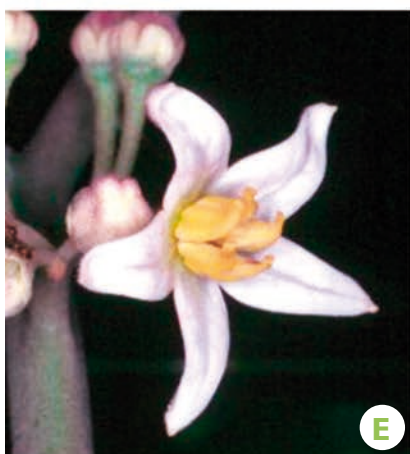
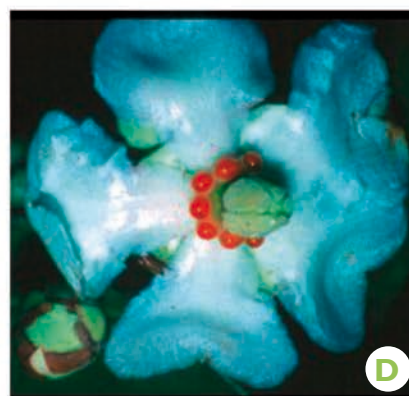
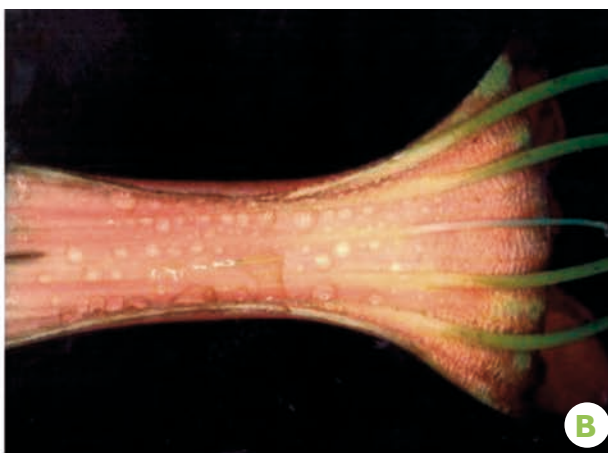
A necessidade alimentar é responsável pela maioria das visitas às flores. Diversos estudos relatam que polinizadores obtêm alimento das plantas que visitam, mas as relações energéticas do processo de alimentação são pouco exploradas, principalmente nos estudos realizados no Brasil.

Para se discutir a energia que o animal irá receber ao visitar uma flor, é necessário avaliar vários parâmetros, entre eles: (1) a energia contida no alimento e na sua disponibilidade metabólica, (2) o trabalho envolvido em extrair o alimento da flor e (3) a energia gasta para alcançar a flor e se deslocar de uma flor para outra.

Para entendermos o processo, é necessário avaliar independentemente os integrantes da interação. A planta necessita que a transferência intraespecífica de pólen seja eficaz e com o mínimo de gasto energético possível. Nessa perspectiva, a planta precisa do visitante correto, isto é, animais que tenham um ajuste físico ideal às flores e que sejam capazes de carregar os grãos de pólen. Este animal também deve forragear no período (sazonal ou diário) adequado e apresentar o comportamento correto. Essas características devem ser adquiridas visando um custo mínimo, ou seja, os serviços prestados pelos visitantes ideais devem ser baratos. De maneira geral, as plantas são selecionadas para alcançarem estes objetivos, isto é, devem ter flores com morfologia, atrativos (coloração e odor) e recursos adequados. As plantas podem ajustar as suas recompensas para que seus visitantes obtenham um lucro mínimo, garantindo assim que o animal visite o máximo de flores possível.

Em contrapartida, os visitantes florais desejam obter um lucro máximo por forrageamento e exercer o mínimo de esforço para extrair o recurso e se

Figura 6.1 Exemplos de flores com diferentes recursos. Néctar: *Souroubea guianensis* (Marcgraviaceae) evidenciando esporão onde se localiza o nectário (A) e interior da corola de *Lundia cordata* (Bignoniaceae), mostrando gotas de néctar provenientes de nectário substitutivo (B). Resina: *Dalechampia* (Euphorbiaceae) (C) e *Clusia* (Clusiaceae) (D), dois gêneros com exemplos de flores que produzem resina. Pólen: flor com anteras poricidas de *Solanum stramonifolium* (Solanaceae) (E). Óleo: elaióforos epiteliais calicinais em Malpighiaceae (F) e tricômicos em *Angelonia pubescens* (Plantaginaceae) (G e H). Em (H) a flor está em vista dorsal com parte do esporão retirado para evidenciar os tricomas produtores de óleo no seu interior. Fotos (A), (C), (D), (E), (G), (H), Isabel Machado. Foto (B), Isabel Machado e Ariadna Lopes. Foto (F), Marlies e Ivan Sazima. Fotos A e B publicadas, respectivamente, em Machado & Lopes (2000) e Lopes *et al.* (2002) foram reproduzidas com a gentil permissão da Oxford University Press.



locomover entre as plantas para obtê-lo. Assim, um visitante floral deve escolher as flores nas quais ele pode facilmente obter um lucro energético, isto é, a energia contida no néctar acessível irá exceder o custo energético da visita. Deste modo o visitante escolherá cuidadosamente a planta, o local e o período que ele focará para a busca do seu alimento. Um visitante floral bem adaptado essencialmente busca minimizar os custos (tempo gasto em encontrar a flor, voar entre uma flor e outra e manipular as flores) com a busca de alimento em relação à quantidade de energia extraída das flores. Visitantes florais grandes (aves, morcegos, algumas abelhas e mariposas) possuem custos energéticos altos e necessitam de muito néctar (ou pólen). O custo para mantê-los é muito elevado, mas mesmo assim esta interação, para algumas plantas, é vantajosa. Visitantes florais pequenos também não são vantajosos, uma vez que, apesar de ser mais “barato” alimentá-los, eles geralmente não dispersam pólen efetivamente.

Em relação ao recurso existem dois caminhos que podem ser “perigosos”, independentemente do tamanho do visitante floral, pois, se o recurso em uma única flor for muito grande, o visitante obterá um lucro energético alto e não precisará visitar outras flores em outros indivíduos, enquanto se for muito pequeno, o visitante poderá abandonar totalmente a espécie de planta. Em ambos os casos haverá pouca ou nenhuma transferência de pólen.

As principais ideias na literatura em relação aos custos e benefícios do processo de polinização especulam que a planta determina a recompensa e o animal, por esse motivo, persegue o recurso da melhor maneira possível. Isso faz todo sentido, pois a planta poderá se extinguir caso a polinização cruzada não ocorra, enquanto o visitante floral apenas procurará por outra fonte de alimento, caso a espécie de planta de que ele se alimentava desaparecer.

Tipos de recursos florais

Recursos florais nutritivos

Pólen

Além de atuar como veículo do gameta masculino e ser, portanto, responsável pelo transporte da informação genética masculina, o grão de pólen integra a dieta de vários grupos de insetos (*e.g.*, besouros, moscas, borboletas, entre outros), principalmente abelhas, além de aves e mamíferos. Apesar de as análises sobre a constituição química dos grãos de pólen serem ainda escassas e pouco sistematizadas devido a requerimentos metodológicos (*e.g.*, grandes quantidades de material), alguns estudos apontam que sua natureza é principalmente proteica (2,5%-61%), contendo ainda lipídeos (1%-18%), amido (0%-22%) e outros açúcares (16-28 J g⁻¹), além de fósforo, vitaminas, água e outros componentes essenciais de células vivas em geral (Willmer 2011). Esses estudos, revistos por Willmer (2011), não detectaram relação entre o conteúdo polínico e os sistemas de polinização e, provavelmente, a quantidade de proteínas encontrada no pólen, por exemplo, parece estar mais relacionada às necessidades de proteção do grão de pólen contra radiação ultravioleta e germinação/crescimento de tubo polínico. A camada de exina do grão de pólen não é digerida pela maioria dos animais, sendo então descartada nas fezes (McLellan 1977). A camada de intina, composta de celulose e pectina, também é de difícil digestão. Para a maioria dos consumidores de pólen, o grão de pólen entra intacto no aparelho digestivo, e no intestino ele pode germinar ou até mesmo se romper, permitindo a entrada de enzimas digestivas. Assim, o conteúdo citoplasmático do grão de pólen é utilizado como alimento e possui valor nutritivo (Willmer 2011).

Há dois tipos de coleta de pólen pelos animais: a coleta passiva e a coleta ativa (Willmer 2011). Na coleta

passiva os grãos de pólen aderem à superfície do corpo do visitante floral devido às propriedades adesivas inerentes à superfície do grão de pólen (*polenkitt* e fios de vicina) e os custos energéticos tendem a ser mais baixos tanto para o animal como para a planta. Na coleta ativa direcionada, os polinizadores coletam pólen diretamente das anteras utilizando o aparelho bucal ou outras partes corporais, consomem este pólen imediatamente e carregam o restante para o ninho. Neste caso, apenas os grãos de pólen que não são consumidos serão utilizados no processo de polinização.

Quando o pólen é oferecido como recurso floral exclusivo, sem que haja néctar ou qualquer outro recurso, essas flores são chamadas de “flores de pólen” (*sensu* Vogel 1978). Nestes casos o pólen atua como elemento de atração aos polinizadores, sendo um recurso primário, e não sendo apenas transportado passivamente no corpo dos agentes polinizadores, com função na polinização, mas, sim, coletados ativamente e utilizados como alimento. “Flores de pólen” ocorrem em várias famílias de angiospermas de ordens filogeneticamente distantes (Vogel 1978; Buchmann 1983). Com base na origem dos grupos, no número de estames, na forma de apresentação do pólen e nos principais polinizadores, são reconhecidas três categorias ou tipos de “flores de pólen” de acordo com Vogel (1978): 1) *Magnolia* (tipo mais basal e que precede as flores de néctar), 2) *Papaver* e 3) *Solanum* (tipo mais derivado na evolução das angiospermas). As flores dos tipos *Magnolia* e *Papaver* apresentam androceu polistêmone e são polinizadas principalmente por besouros e abelhas, respectivamente. Já as do tipo *Solanum* são oligostêmones e exclusivamente melitófilas (Vogel 1978).

As “flores de pólen” são geralmente de fácil identificação pelo elevado número de estames (tipos *Magnolia* e *Papaver*) ou grande tamanho das anteras, muitas vezes com deiscência poricida, geralmente

com coloridos contrastantes com as pétalas. Estima-se que cerca de 20.000 espécies de angiospermas, distribuídas em mais de 70 famílias (entre as 413 famílias deste grupo *sensu* APG III) (Haston *et al.* 2009) apresentem flores com anteras poricidas, a maioria, 90%-95%, sendo polinizada por vibração (Buchmann 1983) (ver também Capítulo 9 deste livro para polinização por vibração). Apesar de a maioria das “flores de pólen” apresentar anteras poricidas, há espécies que exibem anteras rimosas (Vogel 1978; Lopes & Machado 1996). Do mesmo modo, a polinização por vibração não é exclusiva de flores com anteras poricidas, havendo flores com anteras rimosas que são polinizadas deste modo (Buchmann 1985).

Essas duas funções dos grãos de pólen – reprodução e alimento para os polinizadores – são mutuamente exclusivas, uma vez que um grão usado para alimentação de abelhas, por exemplo, não mais terá função para reprodução da planta. Esse conflito entre a função reprodutiva e a de recurso ficou conhecido como “dilema do pólen” (ver a introdução da Seção 3 desse livro). Portanto as flores de pólen, em geral, produzem grãos em grandes quantidades (Cruden 2000) para garantir as duas funções. Em alguns casos há, inclusive, uma separação espacial e morfológica dos estames, chamada de heteranteria, ocorrendo, na mesma flor, estames diferentes para cada função, como é o caso da espécie *Senna multijuga* (Wolowski & Freitas 2010).

Dado que muitas espécies de plantas apresentam padrões diferenciados de ornamentação da exina, é possível se relacionar, observando-se ao microscópio, o tipo polínico com a espécie de plantas que o produziu. Essa característica dos grãos de pólen permite que os mesmos sejam utilizados como indicadores indiretos de visitaçaõ floral ou de origem para o mel. Em algumas plantas, devido à grande similaridade morfológica entre diferentes espécies de um mesmo

gênero, a distinção taxonômica fina fica prejudicada. No entanto, ainda assim, estudos palinológicos podem contribuir como uma abordagem inicial para reconhecimento do sistema com o qual se está trabalhando. Em abelhas, cujas larvas alimentam-se majoritariamente, quando não exclusivamente, de pólen, muitos estudos já foram desenvolvidos com a flora apícola (Rech & Absy 2011). No entanto as possibilidades não param por aí. Nos demais polinizadores que não se alimentam de pólen, é possível se retirar a carga polínica aderida ao corpo do animal e analisá-la para se identificar em que plantas o animal esteve. Para o sucesso da análise polínica em estudos de polinização ou de mel, um quesito chave é a construção de uma boa palinoteca de referência, a qual deve ser, de preferência, organizada fenologicamente e todos os tipos polínicos presentes na região de estudo devem ter uma lâmina de referência para comparações e identificações ao microscópio. Comparando-se as lâminas com pólen retirado dos animais com as que contenham o pólen retirado das plantas, as chances de se obter boa resolução taxonômica vai depender em grande parte do treinamento do observador e da qualidade da palinoteca.

Néctar

Nectários e néctar são assuntos que resultaram em livros com muita complexidade e com extenso conteúdo teórico, como o de Bentley & Elias (1983) e Nicolson *et al.* (2007). Néctar é um meio bioquimicamente complexo que possui muito mais do que açúcares e geralmente é produzido para ser oferecido como recurso para os polinizadores. Seu consumo é essencial para a manutenção de dois tipos de interações planta-animal que contribuem para a biodiversidade global: herbivoria e polinização. No caso da polinização, o néctar realiza a mediação de um

mutualismo, no qual o animal consome o néctar e é involuntariamente responsável pelo transporte de pólen, o que pode propiciar a reprodução da planta que forneceu o néctar.

O néctar é alimento para uma grande variedade de insetos, para muitas espécies de aves e para alguns mamíferos. Deste modo, a biologia do néctar é uma área multidisciplinar que pode ser estudada pela botânica, química, zoologia e ecologia. Os estudos dos nectários e do néctar possuem importância econômica e ecológica, pois geralmente estão envolvidos na polinização de muitas plantas comestíveis e raras. Além do mais, o néctar é a matéria-prima para a fabricação do mel.

Origem evolutiva do néctar

A origem evolutiva dos nectários e do néctar ainda é relativamente obscura (Nicolson *et al.* 2007), mas vários pesquisadores que estudam a evolução das famílias de angiospermas forneceram informações sobre a incidência, diversidade, origem e função dos nectários.

Endress (1994) afirma que os nectários tiveram várias origens evolutivas e se desenvolveram em várias posições e tecidos das flores. Outros estudos relatam que os nectários surgiram como órgãos secretores para eliminar os líquidos em excesso das flores (Lorch 1978; de la Barrera & Nobel 2004).

A filogenia das plantas com sementes mostra três origens diferentes para a polinização por animais: nas Cycadales, nas Gnetales e nas angiospermas (Pellmyr 2002). Nas gimnospermas, secreções semelhantes ao néctar ocorrem em Gnetales e estão envolvidas na polinização (Bino *et al.* 1984; Wetschnig & Depisch 1999). Nectários são mais comuns nas angiospermas e provavelmente se originaram no cretáceo.

Dinâmica da produção de néctar

O néctar pode ser secretado por todos os órgãos vegetais, com exceção das raízes. Frequentemente o local de produção do néctar coincide com a sua função, embora nectários que são funcionalmente extraflorais (isto é, não estão envolvidos com a polinização) possam estar localizados nas inflorescências (Heil 2011).

Dois principais tipos de secreção podem ser reconhecidos nas plantas: secreção do tipo holócrina, a qual envolve morte celular no momento da secreção, e do tipo merócrina (mais comum), na qual as células secretoras sobrevivem e a atividade secretora continua (Elias *et al.* 1975; Vesprini *et al.* 1999; Horner *et al.* 2003; Nepi 2007).

Embora os estudos devam ser interpretados cuidadosamente, plantas, sem dúvida, controlam a produção de néctar. Um ajuste na produção de néctar em relação às taxas de consumo tem sido demonstrado para várias espécies (Corbet & Delfosse 1984; Pyke 1991). Néctar é secretado em ritmos diferenciados e pode ser reabsorvido ao longo da vida da flor (Agostini *et al.* 2011). O padrão temporal de secreção, interrupção e reabsorção define a dinâmica de produção de néctar. Este parâmetro geralmente está relacionado com o comportamento dos visitantes florais cuja atividade, juntamente com os parâmetros ambientais, é responsável pela quantidade de néctar encontrada em determinados momentos (Galletto & Bernardello 2005). Para entendermos a dinâmica de produção de néctar é necessário: 1) relacionar a produção de néctar com os consumidores de néctar, definindo o néctar *standing crop* (ou o néctar disponível); 2) relacionar o néctar não consumido com a possível reabsorção desta solução; e 3) entender como parâmetros ambientais afetam fortemente a dinâmica de produção de néctar.

Néctar *standing crop* (néctar disponível)

O néctar *standing crop* (disponível) é definido por Kearns & Inouye (1993) como a quantidade e distribuição do néctar, em um determinado momento, de flores aleatórias que não foram protegidas dos polinizadores. Do ponto de vista ecológico há uma relação de dependência recíproca entre o néctar *standing crop* e as visitas dos animais às flores. A distribuição do néctar *standing crop* dentro de um mesmo indivíduo ou dentro de uma população pode apresentar um padrão espacial, influenciando o movimento de forrageamento dos polinizadores entre as flores de um mesmo indivíduo ou entre indivíduos de uma mesma população (Kearns & Inouye 1993; Corbet 2003). Por exemplo, se o néctar for distribuído de modo agrupado entre as plantas, os visitantes que encontrarem flores com maior quantidade de néctar irão se mover apenas entre as flores vizinhas, enquanto os visitantes que encontrarem flores com pouca quantidade de néctar irão evitar visitar flores vizinhas (Hanoteaux *et al.* 2013; Weber & Kolb 2013).

Reabsorção de néctar

A reabsorção do néctar que não é consumido parece ser um fenômeno comum, especialmente quando o nectário é grande e produz considerável quantidade de néctar. A produção de néctar requer um apreciável gasto de energia e duas principais funções da reabsorção de néctar podem ser reconhecidas: recuperação dos recursos investidos na produção de néctar e um mecanismo homeostático durante a secreção e apresentação do néctar.

Pyke (1991) relatou que a remoção do néctar de flores de *Blandfordia nobilis* (Blandfordiaceae) aumenta a produção dessa substância, mas reduz

a capacidade de produção de sementes, o que pode resultar na redução do crescimento e da reprodução na estação seguinte. A recuperação dos recursos é, portanto, uma razão importante para as plantas tentarem reutilizar esta fonte de carboidratos que não é consumida pelos polinizadores. Esta estratégia de recuperação do recurso foi recentemente demonstrada em várias espécies (Búrquez & Corbet 1991; Koopowitz & Marchant 1998; Luyt & Johnson 2002; Stpiczyńska 2003a,b), mas há poucos estudos no Brasil confirmando que a reabsorção pode ocorrer (Agostini *et al.* 2011; Amorim *et al.* 2012).

A reabsorção do açúcar do néctar também possui uma função ecológica muito importante, pois envolve os mecanismos homeostáticos do néctar (Galletto *et al.* 1994; Nicolson 1995; Veiga Blanco *et al.* 2013). Este mecanismo permite a regulação do volume, concentração e até da viscosidade do néctar, reduzindo o efeito da perda de água devida à evaporação. Uma vez que a composição e a concentração do néctar são adaptadas ao tipo de polinizador (Baker & Baker 1983), o mecanismo homeostático do néctar é importante para assegurar que as visitas sejam realizadas pelo polinizador mais eficiente. É presumido que este mecanismo é mais evidenciado em plantas com longos períodos de apresentação do néctar, pois as flores estão mais expostas às variações das condições climáticas e às visitas dos polinizadores que podem afetar as características do néctar.

De acordo com Búrquez & Corbet (1991), a reabsorção parece ocorrer principalmente em flores que mantêm o nectário mesmo depois da queda da corola, ou quando a queda é atrasada por algum motivo. Alguns autores afirmam que a reabsorção do néctar que não foi consumido está relacionada com a morte celular programada nos tecidos do nectário

em combinação com um floema que permanece ativo e mudanças resultantes da relação fonte-dreno (Kuo & Pate 1985; Gaffal *et al.* 2007).

Parâmetros ambientais que afetam a dinâmica de produção de néctar

Muitos estudos que tentam medir a secreção de néctar utilizam métodos inadequados, como, por exemplo, quantificar apenas o volume ou a sua concentração, mas não quantificar ambos. Estes parâmetros são modificados com a temperatura e com a umidade do ar, portanto ambos devem ser considerados em conjunto para calcular a quantidade real de sólidos que são secretados (Baker & Baker 1975; Corbet *et al.* 1979; Galletto & Bernardello 2005).

Parâmetros ambientais podem afetar as propriedades do néctar. O néctar, especialmente de nectários que ficam expostos, tende a alcançar uma concentração em equilíbrio com a umidade relativa do ar, isto é, baixa umidade relativa proporciona maior evaporação de água e o néctar fica mais concentrado, enquanto alta umidade relativa do ar tende a diluir mais o néctar (Corbet 2003).

A temperatura é uma variável ambiental frequentemente relacionada com a taxa de secreção de néctar, afetando a taxa fotossintética e influenciando direta ou indiretamente a produção de néctar (Burquéz & Corbet 1991; 1998). A temperatura ótima para a secreção de néctar é conhecida apenas para algumas espécies (Jakobsen & Kristjansson 1994; Nicolson 1995; Petanidou & Smets 1996).

Em condições naturais, nos anos que ocorre maior precipitação, há maior produção de néctar (Petanidou & Smets 1996). A disponibilidade de água é um dos principais fatores que regula a taxa de secreção de néctar (Wyatt *et al.* 1992; O'Brien *et al.* 1996).

Outros parâmetros que podem afetar a dinâmica de produção de néctar

A variabilidade intraespecífica do néctar pode ser mostrada em diferentes níveis: em flores individuais, entre flores de uma mesma planta, entre plantas de uma mesma população e entre populações (Nicolson *et al.* 2007; Agostini *et al.* 2011; Amorim *et al.* 2012).

A variabilidade do néctar entre flores de uma mesma planta pode ser explicada por ocuparem diferentes posições na inflorescência; por apresentarem diferentes tamanhos de inflorescência; por haver diferentes microambientes ao redor da flor; pela diferença na idade floral e pela diferença das visitas realizadas pelos polinizadores.

Galetto & Bernardello (1995) registraram diferenças na composição dos açúcares do néctar em duas populações de *Lycium cestroides* (Solanaceae). Diferenças no *habitat* podem contribuir para a variabilidade do néctar entre populações. Os primeiros estudos de Andrejeff (1932), Hocking (1968) e Heinrich & Raven (1972) mostraram que indivíduos de plantas de altas elevações e latitudes, cujas flores são visitadas por abelhas, produzem néctar com maior valor energético do que os indivíduos que estão presentes em elevações e latitudes mais baixas. Por outro lado, tanto flores polinizadas por mariposas ou beija-flores em elevada altitude possuem menor concentração de açúcar do que as flores que estão em menor altitude (Cruden *et al.* 1983).

Composição química do néctar

A composição do néctar varia muito mais quantitativamente do que qualitativamente, provavelmente porque esta substância é utilizada como recurso por diferentes tipos de animais (Faegri & Van der Pijl 1980; Cruden *et al.* 1983), mas existem espécies nas

quais a composição química do néctar varia quantitativamente ao longo da antese e qualitativamente entre indivíduos e dentro do próprio indivíduo (Agostini *et al.* 2011; Amorim *et al.* 2012).

Pouco se sabe sobre os componentes do néctar que não são os açúcares ou aminoácidos (Nicolson *et al.* 2007; González-Teuber & Heil 2009), e novas classes de substâncias continuam a ser detectadas no néctar. Ainda menos se sabe sobre a síntese dos componentes do néctar e da regulação da secreção.

Os principais componentes do néctar são os seguintes, segundo Faegri & Van der Pijl (1980), Nicolson *et al.* (2007) e Willmer (2011):

Água: dependendo da estrutura do nectário, a água pode derivar tanto do xilema como do floema. O teor de água no néctar depende do microclima floral e pode ser afetado pela evaporação nas flores mais expostas. A concentração do néctar determina a viscosidade e consequentemente pode influenciar o comportamento alimentar dos animais. A água no néctar também é importante como recurso para polinizadores em regiões com clima seco.

Carboidratos: os principais solutos presentes no néctar são os açúcares sacarose, glicose e frutose, e a concentração destes açúcares alcança de 7% a 70% w/w. A atividade da enzima invertase no nectário determina a proporção entre sacarose e hexoses (glicose e frutose). Atualmente os estudos questionam se as proporções relativas destes três tipos de açúcares são o resultado da uma adaptação para polinizadores (Baker & Baker 1983; 1990) ou da história filogenética das espécies (Nicolson & van Wyk 1998; Galetto & Bernardello 2003). Outros açúcares são encontrados em menor quantidade, como é o caso de alguns polissacarídeos responsáveis pela consistência de geleia do néctar (Sazima *et al.* 2001). A fonte de carboidratos do néctar pode ser a seiva do floema;

o parênquima fotossintético do nectário; o amido armazenado no parênquima; a fotossíntese que ocorre em outras partes florais ou a degeneração de certas partes do nectário (Pacini *et al.* 2003). O açúcar do néctar é geralmente a fonte de energia primária para os consumidores e os estudos das interações planta-polinizador há muito tempo são baseados na energética, que relaciona o açúcar do néctar com a energia necessária para os animais efetuarem a polinização (Heinrich 1975; Willmer 2011).

Aminoácidos e proteínas: depois do açúcar, os aminoácidos são os solutos mais abundantes no néctar, incluindo uma vasta gama de aminoácidos essenciais e não essenciais (Petanidou *et al.* 2006). Proteínas ocorrem no néctar, incluindo enzimas e preservativas (Carter & Thornburg 2004). Estes compostos nitrogenados são derivados de várias fontes, como seiva do floema, corpos proteicos no parênquima nectarífero, atividades citológicas ou degradação de certas partes do nectário. Proteínas aparentemente possuem funções homeostáticas e regulatórias.

Íons: estes são derivados da seiva do xilema e/ou do floema, embora informações sobre a concentração de íons no néctar floral seja escassa. Um estudo envolvendo a concentração de íons no néctar foi realizado com a flor da cebola, e foi verificado que a alta concentração de K⁺ no néctar impede a visitação de algumas espécies de abelhas (Waller *et al.* 1972).

Antioxidantes: estão envolvidos na homeostase do néctar (Carter & Thornburg 2004).

Lípidios: são uma alta fonte energética, mas frequentemente ocorre em quantidades vestigiais.

Terpenoides: terpenoides voláteis são importantes componentes dos odores florais (Raguso 2004) e podem ser acumulados no néctar.

Compostos secundários: geralmente estão associados com a resistência à herbivoria, sendo também encontrados no néctar floral (Adler 2000). Compostos tóxicos como os fenóis e alcaloides apresentam um efeito seletivo nos polinizadores, inibindo alguns e atraindo outros.

Principais funções da química do néctar

Alimentação

A química do néctar deve preencher pelo menos duas funções: alimentação e proteção contra ladrões de néctar e micro-organismos que infectam o mesmo. Carboidratos e aminoácidos são mais importantes para a alimentação dos visitantes florais. A composição do néctar determina o espectro de consumidores desta solução, pois os animais diferem nas preferências nutritivas. Por exemplo, beija-flores, borboletas, mariposas e abelhas de probóscide longa frequentemente preferem néctar rico em sacarose, enquanto abelhas de probóscide curta e moscas preferem néctar rico em hexoses (Nepi & Stpiczynska 2008; Nepi *et al.* 2009). Mas estudos atuais demonstram que existe uma variabilidade intraespecífica e intraindividual que não respeita as preferências dos visitantes florais (Canto *et al.* 2007; Herrera *et al.* 2006; Agostini *et al.* 2011; Amorim *et al.* 2012). Entretanto alguns pássaros nectarívoros não possuem a sacarose-invertase (enzima de clivagem da sacarose) e, assim, não são capazes de assimilar a sacarose, portanto preferem néctar sem sacarose (Martínez del Rio 1990; Heil *et al.* 2005). Embora, no néctar, os açúcares sejam muito mais concentrados do que os aminoácidos, estes podem afetar significativamente a atratividade do néctar. Aves e morcegos podem obter nitrogênio de outras fontes, enquanto muitos insetos adultos se alimentam apenas de soluções líquidas. Assim, flores polinizadas

por insetos possuem mais aminoácidos no néctar do que flores que são polinizadas por vertebrados. Alta concentração de aminoácidos foi de fato relatada para nectários florais de flores que são adaptadas a receberem visitas de borboletas (Baker & Baker 1982), moscas (Potter & Bertin 1988) e abelhas (Petanidou *et al.* 2006).

Proteção

Carboidratos, aminoácidos e voláteis servem principalmente para atração e nutrição dos visitantes legítimos, mas, como já foi mencionado, o néctar também pode possuir outros compostos, como, por exemplo, proteínas e algumas classes de metabólitos secundários. Um exemplo são as nectarinas, que, além de suprir os consumidores de néctar com nitrogênio orgânico, podem fornecer proteção às plantas. As nectarinas nos nectários florais de *Nicotiana langsdorffii* foram caracterizadas bioquimicamente e fornecem proteção contra infestação microbiológica. Embora ladrões de néctar não necessariamente reduzam o valor adaptativo (Maloof & Inouye 2000; Lara & Ornelas 2002), é geralmente suposto que o consumo de néctar por visitantes não mutualísticos representa uma perda significativa no recurso disponível. Assim, nectários florais de inúmeras famílias de plantas produzem néctar tóxico devido à quantidade de proteínas, compostos fenólicos e alcaloides (Baker 1977; Adler 2000).

Lipídeos

Embora néctar e pólen continuem como os principais e mais frequentes recursos das angiospermas, esse cenário mudou a partir da descoberta e dos subsequentes trabalhos de Vogel (1969; 1971; 1973; 1974; 1976a,b; 1990a,b) apresentando à comunidade

científica peculiaridades de algumas flores, de diferentes famílias de angiospermas, que possuem glândulas secretoras de óleos.

Origem, evolução e composição química dos óleos florais

Na sua primeira publicação com detalhes do sistema envolvendo as flores de óleo, Vogel (1974) incluiu apenas cinco famílias de angiospermas: Malpighiaceae, Krameriaceae, Scrophulariaceae, Iridaceae e Orchidaceae (atualmente a abrangência é maior, como veremos adiante). Neste extenso trabalho, Vogel (1974) descreve que o óleo é produzido e armazenado em glândulas especiais denominadas elaióforos, as quais tinham sido até então confundidas com nectários, dada a semelhança estrutural entre essas duas glândulas. Os elaióforos podem ser de dois tipos: epiteliais e tricomáticos. Os epiteliais são áreas de células epidérmicas secretoras nas quais os lipídeos aí secretados são acumulados em grande quantidade e geralmente protegidos por uma cutícula. São comuns em flores de Malpighiaceae, Krameriaceae, em alguns gêneros de Orchidaceae (*Oncidium*, *Grobya* e *Pterigodium*) e em *Tritoniopsis* (Iridaceae) (Vogel 1974; Simpson & Neff 1981; Buchmann 1987; Machado *et al.* 2002; Manning & Goldblat 2002; Mickeliunas *et al.* 2006; Pauw 2006).

Por sua vez, os elaióforos tricomáticos consistem em áreas recobertas por centenas ou milhares de tricomas glandulares, uni ou pluricelulares. São comuns nas famílias Iridaceae, Cucurbitaceae, Primulaceae, Plantaginaceae (representantes antes colocados em Scrophulariaceae), Solanaceae e alguns gêneros de Orchidaceae (*Disperis*, *Oncidium*, *Ornithocephalus* e *Zygostates*) (Vogel 1974; Simpson & Neff 1981; Buchmann 1987; Machado *et al.* 2002).

No citoplasma das células que compõem os elaióforos observa-se um aumento no número de leucoplastos, de mitocôndrias e do retículo endoplasmático (Vogel 1974). O óleo produzido nessas glândulas é excretado livremente entre os tricomas (elaióforos tricomáticos) ou permanece sob a cutícula até seu rompimento (elaióforos epiteliais). Geralmente os elaióforos tricomáticos ocorrem em diferentes regiões da corola, mas também podem se localizar no androceu, como em *Lysimachia* (Vogel 1976 A e B, 1986), ou em partes do ovário (Simpson & Neff 1981). Os epiteliais também se localizam principalmente na corola, mas há casos de ocorrência nas sépalas, como nas Malpighiaceae (Vogel 1974; 1990b).

Os elaióforos, segundo Vogel (1974), devem ter se originado a partir de glândulas vegetativas homólogas, que gradativamente foram adquirindo função no sistema de polinização e posteriormente se especializaram com relação a densidade e composição química. Para Malpighiaceae, provavelmente essa mudança de função ocorreu em nectários extranupciais e de maneira semelhante também nos nectários tricomáticos de Iridaceae e Scrophulariaceae. Segundo o mesmo autor, a coevolução envolvendo o sistema de flores de óleo e abelhas especializadas para a coleta de óleo deve ter sido iniciada com as Malpighiaceae, e não antes do Terciário inferior.

De acordo com um recente estudo usando filogenia e dados moleculares envolvendo vários grupos de famílias, as flores que produzem óleos tiveram origem independente pelo menos 28 vezes (Renner & Schaefer 2010). Com exceção de Iridaceae e Orchidaceae, famílias nas quais o aparecimento de glândulas de óleo nas flores ocorreu em vários momentos, na maioria das outras famílias os elaióforos surgiram uma única vez (Goldblatt *et al.* 2008; Chase *et al.* 2009; Renner & Schaefer 2010). Em Iridaceae, uma das famílias nas quais a aquisição

de glândulas de óleo aconteceu múltiplas vezes (pelo menos três origens independentes), um estudo recente feito por Chauveau *et al.* (2011) demonstrou o relevante papel dessas glândulas na diversificação do grupo nos Neotrópicos e sustenta a classificação atual das tribos ocorrentes no continente americano. As Iridaceae apresentam elaióforos tricomáticos e 15% das espécies estudadas por Chauveau *et al.* (2011) apresentam nectários florais. Segundo os autores, os dados sugerem que nesta família as estruturas glandulares devem ter tido um desenvolvimento e história evolutiva comuns.

Para Malpighiaceae, Vogel (1974) já havia predito que esta família estava entre os clados mais antigos a adquirir glândulas de óleo nas flores e que seu aparecimento e rápida diversificação devem ter tido papel fundamental na evolução do comportamento das abelhas coletoras de óleo do Paleoceno e Eoceno. Posteriormente, Vogel (1990b) concluiu que os gêneros de Malpighiaceae do Novo Mundo parecem ter derivado de um ancestral não especializado com flores de pólen e adquirido elaióforos como uma apomorfia depois da separação dos continentes americano e africano. No Velho Mundo, o sistema envolvendo *Lysimachia* (Primulaceae) e abelhas *Macropis* (Vogel 1986) é provavelmente tão antigo quanto o sistema Malpighiaceae/abelhas do gênero *Centris*. Ambos os sistemas são resultado da coevolução, e para *Lysimachia* isso pode ser inferido a partir de fósseis de abelhas *Paleomacropis eocenicus* na França (Michez *et al.* 2009), que coincide com as análises de provável idade de representantes de *Lysimachia* (Renner & Schaefer 2010). Para Vogel (1986), os elaióforos tricomáticos de *Lysimachia* já mostravam um estágio basal. Eles são derivados de um tipo de tricoma glandular mais comum nas partes vegetativas, mas que ocorre também dentro das flores, os quais atuam parcialmente na manutenção

de umidade das gemas e botões. Por sua vez, enquanto os elaióforos em *Lysimachia* são apomorfias, as glândulas que secretam exsudados hidrofílicos são ancestrais em Primulales (Vogel 1986). Outra densa monografia sobre o assunto foi publicada também por Vogel (1990a,b) envolvendo um grupo confinado ao Paleotrópico e à China, representado, respectivamente, pelos gêneros *Momordica* e *Thladiantha* (Cucurbitaceae) e abelhas solitárias do gênero *Ctenoplectra*.

Ainda na revisão de Renner & Shaefer (2010), os autores mostram que, ao longo do tempo, nas diferentes famílias, as glândulas de óleo desapareceram mais frequentemente do que foram adquiridas, inferindo 36-40 perdas. Segundo Vogel (1990a,b), duas espécies de *Momordica* perderam seus elaióforos e, conseqüentemente, sua dependência em relação às abelhas coletoras de óleo, passando a um sistema de polinização generalista. Possivelmente a dependência de abelhas especializadas na coleta de óleo floral seja um dos fatores responsáveis por essa grande perda. Alguns gêneros Neotropicais de Malpighiaceae apresentam redução no número de glândulas, e a presença/ausência de glândulas de óleo pode acontecer inclusive entre indivíduos de uma mesma espécie (Vogel 1990a,b), sendo considerado por Vogel (1990b) uma estratégia de mimetismo, levando a uma economia de recurso e polinização por engano, como observado por Sazima & Sazima (1989) e Teixeira & Machado (2000).

Com relação a outras famílias com flores de óleo, como Krameriaceae, algumas Orchidaceae, Iridaceae, Scrophulariaceae e Stilbaceae, a origem das flores de óleo é relativamente recente (Renner & Schaefer 2010). Segundo esses autores, provavelmente a expansão do sistema ocorreu de maneira ocasional, devido à interação de várias espécies de abelhas (e não apenas uma) com as espécies de plantas com flores

de óleo (Vogel 1974; Machado *et al.* 2002; Alves *et al.* 2007). Por outro lado, a resposta ao fato de esse sistema de polinização ainda permanecer relativamente limitado está longe de ser respondida e deve envolver questões relacionadas ao custo e benefício da coleta de óleos pelas abelhas especializadas neste comportamento (Renner & Schaefer 2010).

Amplitude de ocorrência de lipídeos como recurso floral

Desde sua descoberta, o número de famílias apresentando flores que oferecem óleos não voláteis aos seus visitantes, exclusivamente ou em adição a pólen e/ou néctar, tem variado (entre cinco a quinze) ao longo desses mais de quarenta anos, dependendo do autor e do foco dado pelo mesmo. Publicações recentes oscilam entre oito e onze famílias, envolvendo tanto monocotiledôneas como eudicotiledôneas, com cerca de 1.500 espécies localizadas principalmente nas regiões tropicais e subtropicais (Buchmann 1987; Vogel 1988; 1989; Vogel & Cocucci 1995; Sérsic & Cocucci 1996; Renner & Shaefer 2010; Chauveau *et al.* 2011). Após mudanças propostas pela APG (2003), atualmente onze famílias são consideradas como tendo representantes com flores de óleo: Calceolariaceae, Cucurbitaceae, Iridaceae, Krameriaceae, Malpighiaceae, Myrsinaceae, Orchidaceae, Plantaginaceae, Scrophulariaceae, Solanaceae e Stilbaceae (Renner & Schaefer 2010). As famílias Melastomataceae e Gesneriaceae já foram anteriormente incluídas nesta listagem, uma vez que há referências de secreção de óleos em partes florais, respectivamente em *Mouriri* (Buchmann & Buchmann 1981) e em *Drymonia* (Steiner 1985). Porém o papel do óleo floral produzido em tricommas glandulares na corola de *Drymonia serrulata* (Gesneriaceae) continua sem função ecológica

definida, embora pareça funcionar como um adesivo (*pollenkitt* acessório), que facilitaria a aderência dos grãos de pólen ao tórax de abelhas *Epicharis* (Steiner 1985). De modo semelhante, em *Mouriri*, o óleo produzido nos conectivos e coletado por espécies de *Trigona* também parece estar mais associado a uma função adesiva para o pólen. Dessa maneira, em ambos os casos esse óleo não seria enquadrado como um recurso floral.

Composição química e utilização das glândulas de óleo

Independente do grupo taxonômico, de uma maneira geral, o material lipídico secretado pelas flores é geralmente incolor, inodoro e consiste principalmente em ácidos graxos hidroxílicos, mono ou diglicerídeos, podendo haver também ácidos graxos livres (Vogel 1974; Simpson *et al.* 1977; 1979; Cane *et al.* 1983; Seigler *et al.* 1978). Triglicerídeos geralmente são ausentes (Vogel 1974).

O metabolismo dos óleos florais proporciona muito mais energia quando comparado à mesma quantidade de carboidratos (Buchmann 1987). Segundo Vogel (1989), o óleo floral é cerca de oito vezes mais rico em calorias quando comparado com a mesma quantidade de néctar. Apesar de indicações de que o óleo floral pode, possivelmente, servir para nutrição de adultos (Buchmann 1987), não há evidências de que abelhas adultas o consumam. Os lipídeos florais, misturados com pólen, parecem ser utilizados basicamente como constituintes do alimento larval (Simpson & Neff 1981). Observações em ninhos de abelhas *Centris* indicam o uso do óleo floral, em adição aos grãos de pólen, para alimentação de larvas e impermeabilização de células de cria (Vogel 1974; 1990a,b; Simpson *et al.* 1977; Alves dos Santos *et al.* 2007).

Interações com abelhas coletoras de óleo

A coleta do óleo produzido nos elaióforos é mediada exclusivamente por um grupo de abelhas (geralmente apenas as fêmeas realizam esta coleta) que apresentam adaptações estruturais nas suas pernas e excepcionalmente no seu abdômen ou tórax. As abelhas relacionadas na literatura como coletoras de óleo floral são solitárias, distribuídas principalmente em duas famílias (*sensu* Michener 2000): Melittidae e Apidae (Vogel 1974; Buchmann 1987; Alves dos Santos *et al.* 2007).

Melittidae é encontrada principalmente na África e em regiões holárticas e apenas dois gêneros *Macropis* e *Rediviva* são conhecidos como coletores de óleos florais. A grande família Apidae contém a maioria dos gêneros e espécies com observações de coleta de óleos florais. Quatro tribos (nomenclatura seguindo Michener 2000) são mencionadas nesta relação mutualística: Centridini, Ctenoplectrini, Tapinotaspidini e Tetrapediini. Nestas quatro tribos, o comportamento de coleta de óleo é bem documentado, sendo descrito para diversas espécies de *Centris* e de *Epicharis* (Centridini), assim como também para algumas espécies de *Paratetrapedia*, *Arhysosceble*, *Chalepogenus*, *Lanthanomelissa*, *Tapinotaspis* e *Monoeca* (Tapinotaspidini) (Vogel 1974; Simpson *et al.* 1977; 1990; Cocucci 1991; Sérsic 1991; Vogel & Machado 1991; Vogel & Cocucci 1995; Machado *et al.* 2002; Alves dos Santos *et al.* 2007). A estrutura dos órgãos coletores das abelhas está correlacionada com os diferentes tipos de elaióforos. Segundo Vogel (1974) e Neff & Simpson (1981), geralmente existe nas Centridini pentes basitarsais formados por fileiras de cerdas especializadas. A maioria das espécies de *Centris* e *Epicharis* exibe essa estrutura, com algumas variações, nos dois pares de pernas, anteriores e medianos, sendo este padrão considerado primitivamente associado à coleta de óleo em elaióforos epiteliais,

como no caso das Malpighiaceae, nas quais as quatro pernas são utilizadas na exploração das glândulas calicinais (Vogel 1974; Neff & Simpson 1981; Sazima & Sazima 1989; Teixeira & Machado 2000).

Nem sempre o uso das quatro pernas na coleta de óleo por Centridini acontece. Por exemplo, nas visitas às flores de *Angelonia* (Plantaginaceae) todas as espécies de *Centris* utilizam apenas as duas pernas anteriores (Vogel & Machado 1991; Machado *et al.* 2002), embora quase todas apresentem os pentes basitarsais tanto nas pernas anteriores como nas medianas. Isso se deve aos esporões ou depressões contendo os elaióforos, que em *Angelonia* e *Diascia* (Scrophulariaceae) existem aos pares, lado a lado, em cada flor (Vogel 1974; Vogel & Machado 1991; Machado *et al.* 2002).

Recentemente, estudos de redes feitos com espécies de Malpighiaceae têm mostrado que as interações entre flores que oferecem óleos e as abelhas que coletam esse recurso floral formam sistemas coesos com propriedades peculiares ao nível da comunidade (Bezerra *et al.* 2009). Mello *et al.* (2012), analisando dados de quarenta artigos sobre interações de flores de óleo na família Malpighiaceae, em diferentes formações vegetacionais no Brasil, avaliaram o papel funcional de cada espécie através da métrica conhecida como “papel funcional de rede”, chegando à conclusão de que espécies de abelhas e de plantas com ampla distribuição podem ocupar papéis funcionais distintos em biomas diferentes, já que espécies são na verdade mosaicos de populações locais com diferentes conjuntos de interações. Além disso, os papéis funcionais parecem ser influenciados também pelas condições locais, já que algumas espécies que foram centrais em um dado bioma mostraram-se periféricas em outro. Esses estudos podem servir de modelo para outras análises envolvendo grupos distintos de flores de óleo.

Tecidos florais

Em algumas poucas situações, particularmente em espécies de plantas mais basais, partes florais são modificadas e servem de alimento para os visitantes florais. Estas partes florais geralmente possuem grande quantidade de carboidratos, lipídeos e/ou proteínas e os visitantes florais podem morder ou raspar estes tecidos para se alimentarem. Geralmente estas partes florais modificadas são a base das pétalas ou a ponta dos estames e derivam de células epidérmicas e parenquimáticas (Willmer 2011).

O consumo destes tecidos requer partes bucais que são capazes de mastigar, e isto pode ser encontrado em besouros, algumas aves e em poucas espécies de morcegos. Flores que apresentam tecidos florais comestíveis geralmente são robustas e com duração longa. Também é necessário que o visitante seja atraído para longe dos óvulos, para que estas estruturas não sejam consumidas juntamente com outras partes florais. Bons exemplos de espécies de planta que apresentam partes florais como recurso para polinizadores são *Acca sellowiana* (Myrtaceae) (Sazima & Sazima 2007), *Calceolaria uniflora* (Scrophulariaceae) (Sérsic e Cocucci 1996), *Myrrhinium atropurpureum* (Myrtaceae) (Roitman *et al.* 1997) e várias espécies de Annonaceae (Saunders 2012).

Recursos florais não nutritivos

Para construção de ninhos (resinas, ceras ou gomas)

Resinas florais são recompensas não nutritivas derivadas de misturas de triterpenos (Armbruster 1981) e, assim como os óleos florais, são coletadas apenas por abelhas fêmeas que, neste caso, utilizam esta recompensa na construção da parede dos seus ninhos. Além da função de impermeabilização, há evidências

de que essas resinas tenham ação antibacteriana. São poucas as espécies que oferecem resina como recompensa floral, sendo esta característica amplamente ocorrente em, principalmente, três gêneros de angiospermas, *Clusia*, *Clusiella* (Clusiaceae) e *Dalechampia* (Euphorbiaceae) (Armbruster 1981). Resinas florais são também reportadas em espécies de *Mouriri* (Melastomataceae) (Buchmann & Buchmann 1981). As abelhas coletoras de resinas florais pertencem principalmente às famílias Megachilidae e Apidae (tribos Euglossini, Trigonini e Meliponini).

Para funções reprodutivas (fragrâncias)

Os óleos voláteis produzidos por algumas flores ou inflorescências são um dos principais meios de atração e de orientação, mas em algumas situações estes óleos são utilizados como recursos, geralmente relacionados com a reprodução sexuada de grupos específicos de animais polinizadores, podendo inclusive interferir no comportamento desses animais (Williams 1983). Embora maior atenção tenha sido dada para fragrâncias relacionadas a flores que têm insetos como polinizadores, principalmente naquelas que envolvem abelhas e, em menor grau, moscas, besouros e esfingídeos (Williams 1983; Knudsen & Tollsten 1993), alguns trabalhos descrevendo a composição de odores funcionando como atrativos para mamíferos, especialmente morcegos, também são encontrados (Knudsen & Tollsten 1995). Detalhes sobre a função primária dos óleos florais para atração de polinizadores podem ser encontrados no Capítulo 7.

Local de produção dos odores florais

Os osmóforos foram primeiramente descritos por Vogel (1962) e podem ser definidos como glândulas

localizadas de odor e ser encontrados em diversos locais como inflorescências, brácteas, pedicelos ou em partes florais como, cálice, corola e anteras (Effmert *et al.* 2006). Em flores de *Cyphomandra* (Solanaceae), a presença de osmóforos e a liberação de fragrâncias florais nos conectivos das anteras foram descritas em detalhe, pela primeira vez, por Sazima *et al.* (1993).

Na maioria dos casos, a liberação dos voláteis das células epidérmicas dos osmóforos geralmente se dá através da membrana plasmática ou cutícula, e não por poros ou estômatos (Jetter 2006). Descrições anatômicas originais e localização de osmóforos, especialmente em Apocynaceae – Asclepiadoideae, Araceae, e Orchidaceae, bem como as diferenças com relação às glândulas de óleo produzidas em partes vegetativas das plantas, podem ser encontradas em detalhe em Vogel (1990c). Os osmóforos são mais facilmente distinguíveis em flores que emitem odores fétidos e em algumas orquídeas, nas quais o odor pode assumir uma forma líquida ou cristalina em vez de ser difundido como gás (Willmer 2011). Devido à dificuldade de distinguir estruturalmente os osmóforos de outras zonas epidérmicas que exalam odor, o termo tem sido frequentemente usado por qualquer célula produtora de fragrância (Effmert *et al.* 2006). Pólen ou mesmo néctar também podem exalar odores, algumas vezes diferentes, das outras partes florais (Willmer 2011).

Odores florais e feromônios

A composição química dos odores florais é explicada com maiores detalhes no Capítulo 7. O enfoque deste capítulo é sobre os odores florais que são recursos para os polinizadores. Assim, os exemplos a seguir são evidências da utilização das fragrâncias como recursos.

Os feromônios são voláteis orgânicos liberados por alguns insetos e que afetam a vida de outros insetos em atividades variadas como alimentação, sexo, oviposição, defesa (Harborne 1993). Devido à dependência dos insetos a esses voláteis para sua comunicação, estes animais são muito sensíveis aos compostos similares existentes nas fragrâncias florais. Por este motivo, são conhecidos vários casos de mimetismo envolvendo os odores florais, sendo um dos mais extraordinários aqueles denominados de pseudocopulação, envolvendo espécies do gênero *Ophrys* (Orchidaceae) e machos de vespas e de abelhas solitárias do gênero *Andrena* (Harborne 1993). Ainda envolvendo orquídeas, encontramos o caso de várias espécies que apresentam flores que exalam odores que atraem machos de diferentes espécies de abelhas Euglossini, nas Américas Central e do Sul. Mais de sessenta compostos químicos têm sido encontrados nessas espécies de orquídeas dos neotrópicos, incluindo eugenol, vanilina, cineol, acetato de benzila e metil cinamato (Harborne 1993). Para machos de abelhas Euglossini os constituintes dos odores florais são considerados atrativos primários (*sensu* Faegri & van der Pijl 1980).

Em plantas polinizadas por besouros escarabeídeos, a produção de forte odor acontece no crepúsculo ou durante a noite, associada com o comportamento desses insetos (Ervik & Knudsen 2003; Gottsberger 1990; Maia *et al.* 2012; 2013). Os voláteis florais podem ter função similar à dos feromônios também no caso dos besouros, atraindo e produzindo dependência mútua entre machos e fêmeas desses insetos e suas plantas (Knudsen & Gershenzon 2006). Descrições de relações entre plantas de diferentes famílias que ofertam locais para acasalamento de seus polinizadores, atraindo através de odores indivíduos florais de ambos os sexos de grupos de insetos, como besouros

escarabeídeos e vespas do figo, são bastante conhecidas na literatura (Faegri & van der Pijl 1980; Willmer 2011).

Recursos e custos – Economia ambiental da polinização

Embora a polinização seja definida como uma interação mutualística, sempre há conflito de interesses entre os participantes, para os quais a análise custo-benefício pode funcionar de diferentes maneiras.

As plantas geralmente necessitam que o transporte intraespecífico do grão de pólen seja eficiente e com menor custo energético possível. Assim, as plantas precusam de animais com tamanho corpóreo ou comprimento de probóscide ou língua ideal. Também é necessário que o animal faça o forrageamento em busca de flores no período e estação adequados, portanto o visitante floral ideal é aquele que consegue ter todas as essas características e não tenha um custo muito alto para manter seus serviços.

De maneira geral, as plantas precisam ajustar seus recursos para manter os visitantes florais o mais próximo do lucro líquido, assegurando que o animal irá se locomover entre o máximo de flores possível.

Por outro lado, os visitantes florais querem o lucro máximo do forrageamento por um esforço mínimo. Um visitante floral bem adaptado pretende minimizar os custos de forrageamento, que é essencialmente medido como tempo gasto com o deslocamento entre uma flor e outra e com o tempo gasto na manipulação da flor.

Visitantes florais grandes possuem custos energéticos altos e, às vezes, não é vantajoso para a planta fornecê-los. A manutenção dos visitantes florais

pequenos é barata, mas estes não se locomovem o suficiente para garantir um deslocamento efetivo do grão de pólen. Além disso, em qualquer classe de tamanho, se uma flor oferecer grande quantidade de recurso, o visitante floral ficará satisfeito e não irá se locomover para buscar recursos em outras flores. Se o recurso for oferecido em pequena quantidade, o visitante floral também poderá não ser eficiente, pois irá desistir completamente da espécie de planta.

O ganho e a perda de calorías parece ser o controle desta interação (polinização) entre planta e visitante floral; assim, estudos sobre ecologia da polinização podem ser considerados uma análise clássica de custo-benefício (Willmer 2011).

Referências bibliográficas

- Adler, L.S. 2000. The ecological significance of toxic nectar. **Oikos**, 91, 409-420.
- Agostini, K.; Sazima, M. & Galetto, L. 2011. Nectar production dynamics and sugar composition in two *Mucuna* species (Leguminosae, Faboideae) with different specialized pollinators. **Naturwissenschaften**, 98, 933-942.
- Alves dos Santos, I.; Machado, I.C. & Gaglianone, M.C. 2007. História natural das abelhas coletoras de óleo. **Oecologia Brasiliensis**, 11, 242-255.
- Amorim, F.W.; Galetto, L. & Sazima, M. 2012. Beyond the pollination syndrome: nectar ecology and the role of diurnal and nocturnal pollinators in the reproductive success of *Inga sessilis* (Fabaceae). **Plant Biology**, 15, 317-327.
- Andrejeff, W. 1932. Über Nektarien und über die Menge des Nektars einiger Gehölzarten. **Mitteilung Deutschland Dendrologie Gesellschaft**, 44, 99-105.
- Armbruster, W.S. 1981. The role of resin in Angiosperm pollination: ecological and chemical considerations. **American Journal of Botany**, 71, 1149-1160.
- Baker, H.G. 1977. Non-sugar chemical constituents of nectar. **Apidologie**, 8, 349-356.
- Baker, H.G. & Baker, I. 1975. Studies of nectar-constitution and pollinator-plant coevolution. Pp. 100-140. In: Gilbert, F. & Raven, P.H. (eds.). **Coevolution of Animals and Plants**. Texas. University of Texas Press.
- Baker, H.G. & Baker, I. 1982. Chemical constituents of nectar in relation to pollination mechanisms and phylogeny. p. 131-171. In: Nitecki, M. (ed.) **Biochemical Aspects of Evolutionary Biology**. Chicago, University of Chicago Press.
- Baker, H.G. & Baker, I. 1983. Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type. p. 117-141. In: Jones, C.E. & Little R.J. (eds.) **Handbook of pollination biology**. New York, Scientific and Academic Editions.
- Baker, H.G. & Baker, I. 1990. The predictive value of nectar chemistry to the recognition of pollinator types. **Israel Journal of Botany**, 39, 157-166.
- Bentley, B. & Elias, T. 1983. **The biology of nectaries**. New York, Columbia University Press.
- Bezerra, E.S., Lopes, A.V. & Machado, I.C. 2009. Biologia reprodutiva de *Byrsonima gardneriana* A. Juss. (Malpighiaceae) e interações com abelhas *Centris* (Centridini) no Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, 32, 95-108.
- Bino, R.J., Devante, N. & Meeuse, A.D.J. 1984. Entomophily in the dioecious gymnosperm *Ephedra aphylla* Forsk. (= *E. alte* C.A. Mey), with some notes on *E. campylopoda* C. A. Mey. II Pollination droplets, nectaries, and nectarial secretion in *Ephedra*. **Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Ser. C.**, 87, 15-24.
- Buchmann, S.L. & Buchmann, M.D. 1981. Anthecology of *Mouriri myrtilloides* (Melastomataceae: Memecyleae), an oil flower in Panama. **Biotropica**, 13, 7-24.
- Buchmann, S.L. 1983. Buzz pollination in angiosperms. p. 73-113. In: Jones, C.E. & Litter, R.J. (eds.) **Handbook of experimental pollination biology**. New York, Van Nostrand & Reinhold.
- Buchmann, S.L. 1985. Bees use vibration to aid pollen collection from non-porocidal flowers. **Journal of the Kansas Entomological Society** 58: 517-525.
- Buchmann, S.L. 1987. The ecology of oil flowers and their bees. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 18, 343-369.
- Búrquez, A. & Corbet, S.A. 1991. Do flowers reabsorb nectar? **Functional Ecology**, 5, 369-379.
- Búrquez, A. & Corbet, S.A. 1998. Dynamics of production and exploitation of nectar: lessons from *Impatiens glandulifera* Royle. p.130-152. In: Bahadur, B. (ed.) **Nectary biology**. Nagpur, Dattsons.
- Cane, J.H.; Eickwort, G.C; Wesley, F.R. & Spielholz, J. 1983. Foraging, grooming and mating behaviours of *Macropis nuda* (Hymenoptera, Melittidae) and use of *Lysimachia ciliata* (Primulaceae) oils in larval provisions and cell linings. **American Naturalist**, 110, 257-264.

- Canto, A.; Pérez, R.; Medrano, M.; Castellanos, M.C. & Herrera, C.M. 2007. Intra-plant variation in nectar sugar composition in two *Aguilegia* species (Ranunculaceae): contrasting patterns under field and glasshouse conditions. **Annals of Botany**, 99, 653-660.
- Carter, C. & Thornburg, R.W. 2004. Is the nectar redox cycle a floral defense against microbial attack? **Trends in Plant Science**, 9, 320-324.
- Chase, M.W.; Williams, N.H.; de Faria, A.D.; Neubig, K.M.; Amaral, M.C. E. & Whitten, W.M. 2009. Floral convergence in Oncidiinae (Cymbidieae; Orchidaceae): an expanded concept of *Gomesa* and a new genus *Nohawilliamsia*. **Annals of Botany**, 104, 387-402.
- Chauveau, O.; Eggers, L.; Raquin, C.; Silvério, A.; Brown, S.; Couloux, A.; Cruaud, C.; Kaltchuk-Santos, E.; Yockteng, R.; & Souza-Chies, T.T. 2011. Evolution of oil-producing trichomes in *Sisyrinchium* (Iridaceae): Insights from the first comprehensive phylogenetic analysis of the genus. **Annals of Botany**, 107, 1287-1312.
- Cocucci, A.A. 1991. Pollination biology of *Nierembergia* (Solanaceae). **Plant Systematics and Evolution**, 174, 17-35.
- Corbet, S.A. 2003. Nectar sugar content: estimating standing crop and secretion rate in the field. **Apidologie**, 34, 1-10.
- Corbet, S.A. & Delfosse, E.S. 1984. Honey bees and the nectar of *Echium plantagineum* L. in south-eastern Australia. **Australian Journal of Ecology**, 9, 125-139.
- Corbet, S.A.; Willmer, P.G.; Beament, J.W.L.; Unwin, D.M. & Prýs-Jones, O.E. 1979. Post-secretory determinants of sugar concentration in nectar. **Plant Cell and Environment**, 2, 293-308.
- Cruden, R.W. 2000. Pollen grains: why so many? **Plant Systematics and Evolution**, 222, 143-165.
- Cruden, R.W., Hermann, S.M., & Peterson, S. 1983. Patterns of nectar production and plant-pollinator coevolution. Pp. 80-125. In: Bentley, B. & Elias, T. (eds.) **The biology of nectaries**. New York, Columbia University Press.
- de la Barrera, E., & Nobel, P.S. 2004. Nectar: properties, floral aspects, and speculations on origin. **Trends in Plant Science**, 9, 65-69.
- Effmert, U.; Buss, D.; Rohrberk, D. & Piechulla, B. 2006. Localization of the synthesis and emission of scent compounds within the flower. p 105-124. In: Dudareva, N. & Pichersky, E. (eds.) **Biology of floral scent**. Florida, CRC Press.
- Elias, T.S., Rozich, W.R., & Newcombe, L. 1975. The foliar and floral nectaries of *Turnera ulmifolia* L. **American Journal of Botany**, 62, 570-576.
- Endress, P.K. 1994. Floral structure and evolution of primitive angiosperms: recent advances. **Plant Systematic and Evolution**, 192, 79-97.
- Ervik, F. & Knudsen J.T. 2003. Scarabs and water lilies: faithful partners for the past 100 million years? **Biological Journal of the Linnean Society**, 80, 539.
- Faegri, K. & van der Pijl, L. 1980. **The principles of pollination ecology**. Oxford, Pergamon Press.
- Gaffal, K.P.; Friedrichs, G.J. & El-Gammal, S. 2007. Ultrastructural evidence for a dual function of the phloem and programmed cell death in the floral nectar of *Digitalis purpurea*. **Annals of Botany**, 99, 593-607.
- Galetto, L. & Bernardello, G. 1995. Characteristics of nectar secretion by *Lycium cestroides*, *L. ciliatum* (Solanaceae), and their hybrid. **Plant Species Biology**, 11, 157-163.
- Galetto, L. & Bernardello, G. 2003. Nectar sugar composition in angiosperms from Chaco and Patagonia (Argentina): an animal visitor's matter? **Plant Systematics and Evolution**, 238, 69-86.
- Galetto, L. & Bernardello, G. 2005. Rewards in flowers: nectar. Pp. 261-313. In: Dafni, A.; Kevan, P.G. & B.C. Husband (eds.) **Practical pollination biology**. Cambridge, Ontario, Enviroquest.
- Galetto, L., Bernardello, L.M., & Juliani, H.R. 1994. Characteristics of secretion of nectar in *Pyrostegia venusta* (Ker-Gawl.) Miers (Bignoniaceae). **New Phytologist**, 127, 465-471.
- Goldblatt, P.; Rodriguez, A. & Powell, M.P. 2008. Iridaceae "Out of Australasia"? Phylogeny, biogeography, and divergence time based on plastid DNA sequences. **Systematic Botany**, 33, 495-508.
- González-Teuber, M. & Heil, M. 2009. Nectar chemistry is tailored for both attraction of mutualists and protection from exploiters. **Plant Signaling and Behavior**, 4, 809-813.
- Gottsberger, G. 1990. Flowers and beetles in the South American tropics. **Botanica Acta**, 103, 360.
- Hanoteaux, S.; Tielbörger, K. & Merav, S. 2013. Effect of spatial patterns on the pollination success of a less attractive species. **Oikos**, 122, 867-880.
- Harborne, J.B. 1993. Biochemistry of plant pollination. p. 36-70. In: **Introduction to ecological biochemistry**. London, Academic Press.
- Haston, E.; Richardson, J.E.; Stevens, P.F.; Chase, M.W. & Harris, D.J. 2009. The Linear Angiosperm Phylogeny Group (LAPG) III: a linear sequence of the families in APG III. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 161, 128-131.
- Heil, M. 2011. Nectar: generation, regulation and ecological functions. **Trends in Plant Science**, 16, 191-200.
- Heil, M.; Rattke, J. & Boland, W. 2005. Post-secretory hydrolysis of néctar sucrose and specialization in ant/plant mutualism. **Science**, 308, 560-563.

- Heinrich, B. & Raven, P.A. 1972. Energetics and pollination ecology. **Science**, 176, 597-602.
- Heinrich, G. 1975. Glucose metabolism in the nectaries of two *Aloe* species and mechanism of prenectar secretion. **Protoplasma**, 85, 351-371.
- Herrera, C.M.; Pérez, R. & Alonso, C. 2006. Extreme intra-plant variation in nectar sugar composition in an insect-pollinated perennial herb. **American Journal of Botany**, 93, 575-581.
- Hocking, B. 1968. Insect-flower association in the high Arctic with special reference to nectar. **Oikos** 19: 359-388.
- Horner, H.T.; Healy, R.A.; Cervantes-Martinez, T. & Palmer, R.G. 2003. Floral nectary fine structure and development in *Glycine max* L. (Fabaceae). **International Journal of Plant Sciences**, 164, 675-690.
- Jakobsen, H.B. & Kristjansson, K. 1994. Influence of temperature and floret age on nectar secretion in *Trifolium repens* L. **Annals of Botany**, 74, 327-334.
- Jetter, R. 2006. Examination of the process involved in the emission of scent volatiles from flowers. In: Dudareva, N. & Pichersky, E. (eds.) **Biology of floral scent**. Boca Raton, Florida, Taylor e Francis.
- Kearns, C.A. & Inouye, D.W. 1993. **Techniques for pollination biologists**. Niwot, Colorado, University Press of Colorado.
- Knudsen, J.T. & Gershenzon, J. 2006. The chemical diversity of floral scent. In: Dudareva, N. & Pichersky, E. (eds.) **Biology of floral scent**. Boca Raton, Florida, Taylor e Francis.
- Knudsen, J.T. & Tollsten, L. 1993. Trends in floral scent chemistry in pollination syndromes: floral scent composition in moth-pollinated taxa. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 113, 263-284.
- Knudsen, J.T. & Tollsten, L. 1995. Floral scent in bat-pollinated plants: a case of convergent evolution. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 119, 45-57.
- Knudsen, J.T.; Tollsten, L.; Groth, I.; Bergstrom, G. & Raguso, R.A. 2004. Trends in floral scent chemistry in pollination syndromes: floral scent composition in hummingbird-pollinated taxa. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 146, 191-199.
- Koopowitz, H. & Marchant, T.A. 1998. Postpollination nectar reabsorption in the African epiphyte *Aerangis verdickii* (Orchidaceae). **American Journal of Botany**, 85, 508-512.
- Kuo, J. & Pate, J.S. 1985. The extrafloral nectaries of cowpea (*Vicia unguiculata* (L.) Wapp). 1. Morphology, anatomy and fine-structure. **Planta**, 166, 15-27.
- Lara, C. & Ornelas, J.F. 2002. Effects of nectar theft by flower mites on hummingbird behavior and the reproductive success of their host plant, *Moussonia deppeana* (Gesneriaceae). **Oikos**, 96, 470-480.
- Lopes, A.V.F.E. & Machado, I.C.S. 1996. Biologia floral de *Swartzia pickelli* (Leguminosae-Papilionoideae) e sua polinização por *Eulaema* spp. (Apidae-Euglossinae). **Revista Brasileira de Botânica**, 19, 17-24.
- Lorch, J. 1978. The discovery of nectar and nectaries and its relation to views on flowers and insects. **Isis**, 69, 514-533.
- Luyt, R. & Johnson, S.D. 2002. Postpollination nectar reabsorption and its implications for fruit quality in an epiphytic orchid. **Biotropica**, 34, 442-446.
- Machado, I.C., Vogel, S. & Lopes, A.V. 2002. Pollination of *Angelonia cornigera* Hook. (Scrophulariaceae) by long-legged oil-collecting bees in NE Brazil. **Plant Biology**, 4, 352-359.
- Maia, A.C.D.; Dötterl, S.; Kaiser, R.; Silberbauer-Gottsberger, I.; Teichert, H.; Gibernau M.; Navarro, D.M.A.F.; Schlindwein, C. & Gottsberger G. 2012. The key role of 4-methyl-5-vinylthiazole in the attraction of scarab beetle pollinators: a unique olfactory floral signal shared by Annonaceae and Araceae. **Journal of Chemical Ecology**, 38, 1072-1080.
- Maia, A.C.D.; Gibernau, M.; Dötterl, S.; Navarro, D.M.A.F.; Seifert, K.; Müller, T. & Schlindwein, C. 2013. The floral scent of *Taccarum ulei* (Araceae): attraction of scarab beetle pollinators to an unusual aliphatic acyloin. **Phytochemistry**, 93, 71-78.
- Maloof, J.E. & Inouye, D.W. 2000. Are nectar robbers cheaters or mutualists? **Ecology**, 81, 2651-2661.
- Manning, J.C. & Goldblatt, P. 2002. The pollination of *Tritoniopsis parviflora* (Iridaceae) by the oil-collecting bee *Rediviva gigas* (Hymenoptera: Melittidae): the first record of oil-secretion in African Iridaceae. **South African Journal of Botany**, 68, 171-176.
- Martínez del Rio, C. 1990. Dietary, phylogenetic, and ecological correlates of intestinal sucrase and maltase activity in birds. **Physiological and Biochemical Zoology**, 63, 987-1011.
- McLellan, A.R. 1977: Minerals, carbohydrates and aminoacids of pollen from some woody and herbaceous plants. **Annals of Botany**, 41, 1225-1232.
- Mello, M.A.R., Bezerra, E.L. & Machado, I.C. 2012. Functional roles of Centridini oil bees and Malpighiaceae oil flowers in biome-wide pollination networks. **Biotropica**, 45, 45-53.
- Michener, C.D. 2000. **The bees of the world**. Baltimore/ London, Johns Hopkins Univ. Press.
- Michez, D.; de Meulemeester, T.; Rasmont, P.; Nel, A. & Patiny, S. 2009. New fossil evidence of the early diversification of bees: *Paleohabropoda oudardi* from the French Paleocene (Hymenoptera, Apidae, Anthophorini). **Zoologica Scripta**, 38, 171-181.

- Mickeliunas, L.; Pansarin, E. & Sazima, M. 2006. Biologia floral, melitofilia e influência de besouros Curculionidae no sucesso reprodutivo de *Grobya amherstiae* Lindl. (Orchidaceae: Cyrtopodiinae). **Revista Brasileira de Botânica**, 29, 251-258.
- Neff, J.L. & Simpson, B.B. 1981. Oil-collecting structures in the Anthophoridae (Hymenoptera): Morphology, function and use in systematics. J. Kans. **Journal of the Kansas Entomological Society**, 54, 95-123.
- Nepi, M. 2007. Nectary structure and ultrastructure. Pp. 129-168. In: S.W. Nicolson, M. Nepi, & E. Pacini (eds.). **Nectaries and nectar**. Dordrecht, Springer.
- Nepi, M. & Stpiczynska, M. 2008. The complexity of nectar: secretion and resorption dynamically regulate nectar features. **Naturwissenschaften**, 95, 177-184.
- Nepi, M.; Von Aderkas, P.; Wagner, R.; Mugnaini, S.; Coulter, A. & Pacini, E. 2009. Nectar and pollination drops: how different are they? **Annals of Botany**, 104, 205-219.
- Nicolson, S.W. & van Wyk, B.E. 1998. Nectar sugars in Proteaceae: patterns and processes. **Australian Journal of Botany** 46: 489-504.
- Nicolson, S.W. 1995. Direct demonstration of nectar reabsorption in the flowers of *Grevillea nrobusta*. **Functional Ecology**, 9, 584-588.
- Nicolson, S.W.; Nepi, M. & Pacini, E. 2007. **Nectaries and Nectar**. The Netherlands, Springer.
- O'Brien, S.P.; Loveys, B.R. & Grant, W.J.R. 1996. Ultrastructure and function of floral nectararies of *Chamelaucium uncinatum* (Myrtaceae). **Annals of Botany**, 78, 189-196.
- Pacini, E.; Nepi, M. & Vesprini, J.L. 2003. Nectar biodiversity: a short review. **Plant Systematics and Evolution**, 238, 7-21.
- Pauw, A. 2006. Floral syndromes accurately predict pollination by a specialized oil-collecting bee (*Rediviva peringueyi*, Melittidae) in a guild of South African orchids (Coryciinae). **American Journal of Botany**, 93, 917-926.
- Pellmyr, O. 2002. Pollination by animals. Pp. 157-184. In: Herrera, C.M. & Pellmyr O. (eds.). **Plant-animal interactions: an evolutionary approach**. Oxford, Blackwell Science.
- Petanidou, T. & Smets, E. 1996. Does temperature stress induce nectar secretion in Mediterranean plants? **New Phytologist**, 133, 513-518.
- Petanidou, T.; van Laere, A.; Ellis, W.N. & Smets, E. 2006. What shapes amino acid and sugar composition in Mediterranean floral nectars? **Oikos**, 115, 155-169.
- Potter, C.F. & Bertin, R.I. 1988. Aminoacids in artificial nectar: feeding preferences of the fleshfly *Sarcophaga bullata*. **The American Midland Naturalist**, 120, 156-162.
- Pyke, G.H. 1991. What does it cost a plant to produce floral nectar? **Nature**, 350, 58-59.
- Raguso, R.A. 2004. Why are some floral nectars scented? **Ecology**, 85, 1486-1494.
- Rech, A.R. & Absy, M.L. 2011. Pollen sources used by species of Meliponini (Hymenoptera: Apidae) along the Rio Negro channel in Amazonas, Brazil. **Grana**, 50: 150-161.
- Renner, S.S. & Schaefer, H. 2010. The evolution and loss of oil-offering flowers: new insights from dated phylogenies for angiosperms and bees. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, 265, 423-435.
- Roitman, G.G.; Montaldo, N.H. & Medan, D. 1997. Pollination biology of *Myrrhinium atropurpureum* (Myrtaceae): sweet, fleshy petals attract frugivorous birds. **Biotropica**, 29, 162-168.
- Saunders, R.M.K. 2012. The diversity and evolution of pollination systems in the basal grade and "long-branch clade" of the Annonaceae. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 169, 222-244.
- Sazima, I. & Sazima, M. 2007. Petiscos florais: pétalas de *Acca sellowiana* (Myrtaceae) como fonte alimentar para aves em área urbana no Sul do Brasil. **Biota Neotropica**, 7, 1-5.
- Sazima, M. & Sazima, I. 1989. Oil-gathering bees visit flowers of eglandular morphs of the oil-producing Malpighiaceae. **Botanica Acta**, 102, 106-111.
- Sazima, M. Vogel, S., Cocucci, A. & Hausner, G. 1993. The perfume flowers of *Cyphomandra* (Solanaceae): pollination by euglossine bees, bellows mechanism, osmophores, and volatiles. **Plant Systematics and Evolution**, 187, 51-88.
- Sazima, M., Vogel, S., do Prado, A.L., de Oliveira, D.M., Franz, G. & Sazima, I. 2001. The sweet jelly of *Combretum lanceolatum* flowers (Combretaceae): a cornucopia resource for bird pollinators in the Pantanal, western Brazil. **Plant Systematics and Evolution**, 227, 195-208.
- Seigler, D.; Simpson, B.B.; Martin, C. & Neff, J.L. 1978. Free 3-acetoxylfatty acids in floral glands of *Krameria* species. **Phytochemistry**, 17, 995-996.
- Sérsic, A.N. 1991. Observaciones sobre el mecanismo floral de *Calceolaria* (Scrophulariaceae). **Kurtziana**, 21, 153-164.
- Sérsic, A.N. & Cocucci, A.A. 1996. A remarkable case of ornithophily in *Calceolaria*: food bodies as rewards for a non-nectarivorous bird. **Botanica Acta**, 109, 172-176.
- Simpson, B.B. & Neff, J. 1981. Floral rewards: alternatives to pollen and nectar. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, 68, 301-322.
- Simpson, B.B.; Neff, J.L. & Dieringer, G. 1990. The production of floral oils by *Monttea* (Scrophulariaceae) and the function of tarsal pads in *Centris* bees. **Plant Systematics and Evolution**, 173, 209-222.
- Simpson, B.B.; Neff, J.L. & Seigler, D. 1977. *Krameria*, free fatty acids and oil-collecting bees. **Nature**, 267, 150-151.

- Simpson, B.B.; Seigler, D.S. & Neff, J.L. 1979. Lipids from the floral glands of *Krameria*. **Biochemical Systematics and Ecology**, 7, 193-194.
- Steiner, K.E. 1985. The role of nectar and oil in the pollination of *Drymonia serrulata* (Gesneriaceae) by *Epicharis* bees (Anthophoridae) in Panama. **Biotropica**, 17, 217-229.
- Stpiczyńska, M. 2003a. Nectar resorption in the spur of *Platanthera chlorantha* Custer (Rchb.) Orchidaceae – structural and microautoradiographic study. **Plant Systematics and Evolution**, 238, 119-126.
- Stpiczyńska, M. 2003b. Incorporation of [³H]sucrose after the resorption of nectar from the spur of *Platanthera chlorantha* (Custer) Rchb. **Canadian Journal of Botany**, 81, 927-932.
- Teixeira, L.A.G. & Machado, I.C. 2000. Sistema de polinização e reprodução de *Byrsonima sericea* DC (Malpighiaceae). **Acta Botanica Brasileira**, 15, 1-12.
- Veiga Blanco, T.; Galetto, L. & Machado, I. 2013. Nectar regulation in *Euphorbia tithymaloides* L., a hummingbird-pollinated Euphorbiaceae. **Plant Biology**, 15, 910-918.
- Vesprini, J.L.; Nepi, M. & Pacini, E. 1999. Nectary structure, nectar secretion patterns and nectar composition in two *Helleborus* species. **Plant Biology**, 1, 560-568.
- Vogel, S. 1962. **Duftdrüsen im Dienste der Bestäubung über Bau und Funktion der Osmophoren**. Akademie der Wissenschaften und der Literatur. **Abhandlungen der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Klasse**.
- Vogel, S. 1969. Flowers offering fatty oil instead of nectar. **Abstracts XI International Botanical Congress Seattle**, p. 229.
- Vogel, S. 1971. Ölproduzierende Blumen, die durch ölsammelnde Bienen bestäubt werden. **Naturwissenschaften**, 58, 1-58.
- Vogel, S. 1973. Öl statt Nektar: die "Ölblume". **Umschau**, 73, 701-702.
- Vogel, S. 1974. Ölblumen und ölsammelnde Bienen. **Tropische und Subtropische Pflanzenwelt**, 7, 285-547.
- Vogel, S. 1976a. *Lysimachia*: Ölblumen der Holarktis. **Naturwissenschaften** 63: 44-45.
- Vogel, S. 1976b. Oil collecting bees of the old world and their flowers. Abstr. Int. Entomol. Congress Washington: 76.
- Vogel, S. 1978. Evolutionary shifts from reward to deception in pollen flowers. In: Richards, A. (ed.) **The pollination of flowers by insects**. Linn. Soc. Symposium Series 6. London, Academic Press.
- Vogel, S. 1981. Abdominal oil-mopping- a new type of foraging in bees. **Naturwissenschaften**, 67, 627-628.
- Vogel, S. 1986. Ölblumen und ölsammelnde Bienen. Zweite Folge: *Lysimachia* und *Macropis*. **Tropische und subtropische Pflanzenwelt**, 54, 149-312.
- Vogel, S. 1988. Die Ölblumensymbiosenparallelismus und andere Aspekt ihrer Entwicklung in Raum und Zeit. **Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung**, 26, 341-362.
- Vogel, S. 1989. Fettes Öl als Lockmittel. Erforschung der Ölbietenden Blumen und ihrer Bestäuber. Akademie der Wissenschaften und der Literatur Mainz – 1949-1989. Franz Steiner Verlag, pp. 113-130.
- Vogel, S. 1990a. Ölblumen und ölsammelnde Bienen. Dritte Folge: *Momordica*, *Thladiantha* und die Ctenoplectridae. **Tropische und subtropische Pflanzenwelt**, 73, 1-186.
- Vogel, S. 1990b. History of the Malpighiaceae in the light of pollination ecology. **Memoirs of the New York Botanical Garden**, 55, 130-142.
- Vogel, S. 1990c. **The role of scent glands in pollination**. Washington, Smithsonian Institution Libraries.
- Vogel, S. & Cocucci, A. 1995. Pollination of *Basistemon* (Scrophulariaceae) by oil-collecting bees in Argentina. **Flora**, 190, 353-363.
- Vogel, S. & Machado, I.C.S. 1991. Pollination of four sympatric species of *Angelonia* (Scrophulariaceae) by oil-collecting bees in NE Brazil. **Plant Systematics and Evolution**, 178, 153-178.
- Waller, G.D., Carpenter, E.W. & Ziehl, O.A. 1972. Potassium in onion nectar and its probable effect on attractiveness of onion flowers to honey bees. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, 97, 535-539.
- Weber, A. & Kolb, A. 2013. Local plant density, pollination and trait-fitness relationships in a perennial herb. **Plant Biology**, 335-343.
- Wetschnig, W. & Depisch, B. 1999. Pollination biology of *Welwitschia mirabilis* Hook.f. (Welwitschiaceae, Gnetales). **Phyton**, 39, 167-183.
- Williams, N.H. 1983. Floral fragrances as cues in animal behavior. Pp50-72. In: Jones, C.E. & Little, R.J (eds). **Handbook of experimental pollination biology**. New York, Van Nostrand Reinhold Company Inc.
- Willmer, P. 2011. **Pollination and Floral Ecology**. New Jersey, Princeton University Press.
- Wolowski, M. & Freitas, L. 2010. Sistema reprodutivo e polinização de *Senna multijuga* (Fabaceae) em Mata Atlântica Montana. **Rodriguesia**, 61, 167-179.
- Wyatt, R.; Broyles, S.B. & Derda, G.S. 1992. Environmental influences on nectar production in milkweeds (*Asclepias syriaca* and *A. exaltata*). **American Journal of Botany**, 79, 6363-642.



Foto: Günter Gerlach

* Capítulo 7 *

Atrativos

Isabela Galarda Varassin¹ e Láercio Peixoto do Amaral-Neto²

¹ Departamento de Botânica, Centro Politécnico, Universidade Federal do Paraná – CEP: 81531-980 – Curitiba-PR – Brasil – Caixa Postal 19031. e-mail: isagalarda@gmail.com

² Programa de Pós-Graduação em Entomologia, Universidade Federal do Paraná – CEP: 81531-980 – Curitiba-PR – Brasil – Caixa Postal 19020.

A maioria das plantas com flores depende de animais para a polinização. No entanto, para que a transferência de pólen entre diferentes flores da mesma espécie ocorra, é necessário, antes, que os visitantes encontrem as flores e se aproximem delas. Essa é a principal função dos atrativos florais: sinalizar aos visitantes a presença de recursos e instigar os animais a realizarem visitas. Diferentemente dos recursos florais, os atrativos geralmente não são utilizados pelos visitantes, embora existam casos que se situem muito próximos ao limiar entre recurso e atrativo, como o que ocorre com as abelhas Euglossini. A atração de visitantes precede a visita e pode determinar se uma flor será ou não polinizada (uma vez que o visitante precisa encontrar e chegar até a flor para que isso aconteça) ou se uma espécie de planta atrai mais visitantes que outra. Nesse contexto, podem existir espécies que sinalizam honestamente a existência de recursos enquanto outras se valem de mecanismos de atração que atuam sobre o visitante até mesmo por mecanismos inatos sem, dessa forma, oferecer recursos. Entre os principais sinais utilizados pelas plantas estão as cores e perfumes das flores, que podem ter evoluído em resposta a pressões evolutivas relacionadas com os polinizadores e seus diferentes sistemas de percepção. O presente capítulo tem como objetivo mostrar a natureza dos atrativos florais, sua interação com os visitantes, como estes atuam nos sistemas de polinização e trazer algumas hipóteses de como estes teriam evoluído a partir de outras funções prévias (pré-adaptação). O foco das discussões serão as cores e os perfumes florais por serem os atrativos mais importantes, embora outros também sejam discutidos.

Como as flores atraem os visitantes

A busca por recursos

A interação entre a flor e os animais que a visitam é estabelecida quando o visitante procura algum recurso, o que geralmente consiste em busca por alimento para o próprio indivíduo ou para a sua prole (Westerkamp 1996). Para isso as flores precisam atrair os visitantes sinalizando a presença de algum tipo de recurso e, dessa forma, poderem ser polinizadas. Os sinais enviados pelas plantas devem ser reconhecidos pelos animais para que a interação ocorra. Neste ponto, o reconhecimento dos sinais florais é fundamental nas interações entre plantas e polinizadores (Chittka & Raine 2006; Farré-Armengol *et al.* 2013).

O pólen é a mais importante fonte de proteínas para os visitantes florais (Westerkamp 2004) e provavelmente foi o primeiro recurso disponível nas flores e utilizado pelos visitantes, atraídos por meio de sinais visuais e olfativos (Lunau 2006). Acredita-se que as primeiras flores apresentavam o pólen exposto, tornando fácil o acesso e a visualização deste recurso por parte dos visitantes (Endress 2001; Endress & Doyle 2009; Thien *et al.* 2009). Apesar de a maioria das angiospermas basais (Amborellaceae, Nymphaeaceae, Austrobaileyaceae, Trimenaceae) apresentar pólen como recurso, a maior parte das flores polinizadas por animais utiliza o néctar como principal recurso para o visitante (Westerkamp 1996). Diferente do pólen, a apresentação do néctar ao visitante é mais restrita e sua produção mais barata em termos energéticos para a planta (Westerkamp 2004). Mesmo nas angiospermas basais, a secreção de néctar ocorre em estruturas mais internas da flor, na base das pétalas e tépalas (Endress 2001; Thien *et al.* 2009). Dessa forma, a presença de néctar geralmente só pode ser detectada pela sinalização externa aos visitantes.

O desenvolvimento do perianto (pétalas e sépalas) durante a evolução das flores apresentou uma vantagem em relação à proteção dos órgãos reprodutivos (e assim do pólen) e do néctar contra dessecação. Em contrapartida o perianto restringe o acesso e a visualização dos recursos florais que servem como atrativos aos visitantes florais, especialmente em flores com quilha, com corolas labiadas e tubulares. Dessa forma, as flores lidam com um dilema: proteger os órgãos florais e ao mesmo tempo manter as flores atrativas aos visitantes.

Atrativos vs. recursos

As flores utilizam uma série de sinais envolvidos na atração dos visitantes. Estes sinais se relacionam principalmente com a maneira como os visitantes percebem as flores e podem estar associados às características da flor, que incluem, por exemplo, tamanho, simetria, cores e perfumes (Goulson 1999, 2000; Gegear & Laverty 2001; Andersson *et al.* 2002; Grindeland *et al.* 2005). Independente do tipo de sinal, eles indicam que as flores possuem um recurso. Esse recurso pode estar realmente presente ou não (nesse último caso, as flores são conhecidas como flores de engodo – Capítulo 15) ou a flor pode indicar muito mais recurso que o realmente disponível, utilizando estruturas que simulam os sinais da presença de pólen, sem produzi-lo ou o fazendo com baixa qualidade para a nutrição do visitante (Lunau 2000).

De maneira geral, esses sinais florais que indicam um recurso (verdadeiro ou não) e atraem os visitantes são chamados de **atrativos florais** ou **chamarizes**. O atrativo geralmente não é usado pelo visitante (uma exceção é o perfume – Capítulo 6), por isso não se deve confundir atrativos ou chamarizes com **recursos florais**. Enquanto os recursos são consumidos ou coletados durante a visita às flores, a função dos atrativos precede a visita e pode determinar se uma

flor será ou não polinizada, se uma espécie de planta atrai mais visitantes que outra ou se apenas guiam os visitantes até o recurso.

Os dois termos sempre foram sobrepostos em biologia da polinização. No entanto, para uma boa compreensão dos sistemas de polinização, a distinção entre atrativos e recursos é importante, pois estes atuam de maneira diferente nas escolhas efetuadas pelos visitantes florais. Faegri & Pijl (1971) dividem os atrativos em: *primários*, aqueles que satisfazem uma demanda fisiológica dos visitantes por comida (onde estariam incluídos o pólen e o néctar), calor entre outros; e *secundários*, que emitem sinais detectados pelos sentidos dos visitantes (cor e perfume). Embora a distinção seja a mesma adotada neste livro, preferimos o uso dos termos recurso (no lugar de atrativos primários) e atrativos (em vez de atrativos secundários) para uma mais clara distinção entre estes.

Os atrativos podem garantir a constância floral por meio da identificação de flores com características semelhantes de cor ou de flores com um conjunto distinto de características morfológicas, tornando certas espécies mais facilmente distinguíveis em uma matriz (Goulson 2000; Gegear & Lavery 2001). Também possuem um papel definitivo nos sistemas de polinização por engodo: 1) quando o atrativo está presente em uma flor na qual o recurso não existe (Capítulo 15); 2) nos casos de mimetismo de pólen, quando há sinais associados à presença de pólen mesmo que o recurso não esteja presente ou o acesso a este seja restrito (Lunau 2006); 3) atuando como filtros, atraindo apenas visitantes específicos. Os recursos florais, por outro lado, garantem a subsistência dos visitantes e, em alguns casos, de sua prole.

Nem sempre a distinção entre recurso e atrativo é tão clara. Em *Amborella* e, possivelmente, na flor ancestral das angiospermas (Endress 2001; Thien *et*

al. 2009), o pólen é utilizado ao mesmo tempo como atrativo (emitindo sinal visual) e como recurso (os visitantes consomem o pólen). O perfume nas interações com abelhas coletoras de perfumes (Euglossini) também atua da mesma forma. O mais importante é lembrar que os termos *atrativos* e *recursos* não são excludentes, mas a compreensão do papel empregado de um determinado fator (pólen, néctar, perfume, cor) na interação é fundamental para o entendimento do sistema em estudo.

Para ser efetivo, um atrativo precisa iniciar de maneira direta ou indireta uma cadeia de reações no aparato sensorial do visitante: uma cor ou perfume específico captado pelos sentidos dos visitantes inicia uma reação que indica que em um determinado local pode ser encontrado alimento. Antes mesmo das experiências individuais dos visitantes com as flores naturais, os visitantes florais ingênuos (que nunca visitaram flores antes) precisam distinguir fontes potenciais de alimento de outros objetos (Giurfa *et al.* 1995). O reconhecimento floral é principalmente mediado pela visão de cores e pelo olfato, portanto estes traços florais possuem os papéis mais importantes na atração dos polinizadores (Kunze & Gumbert 2001; Chittka & Raine 2006). Mesmo depois que o visitante encontra a flor, esta ainda apresenta sinais que o guiam em direção ao recurso, sejam estes guias mecânicos, visuais ou mesmo táteis (Lunau & Maier 1995; Westerkamp & Classen-Bockhoff 2007). Devido à importância das cores e perfumes florais como atrativos, nas próximas seções focaremos estes dois aspectos das flores.

Cores

Entre os atrativos visuais das flores estão a cor e a forma (inclusive o tamanho). Uma vez que a maioria dos visitantes depende, em maior ou menor grau, da visão para encontrar as flores (Capítulo 19), a aquisição de

sinais visuais nas flores foi evolutivamente fundamental para o estabelecimento das interações. No entanto as cores nas flores não apresentam apenas a função de atração. Elas contribuem para a constância floral dos visitantes por facilitar a distinção entre espécies diferentes (Chitka *et al.* 2001), permitem que flores com menos ou nenhum recurso recebam visitas por mimetizar flores mais atrativas (Heinrich 1975) (Capítulo 15), atraem grupos de visitantes específicos que seriam polinizadores mais prováveis (Faegri & Pijl 1971), entre outras funções.

Composição e evolução

Os flavonoides formam a classe mais comum de pigmentos que conferem cor às flores e compreendem um amplo espectro que vai do amarelo ao vermelho, violeta e azul. Estes pigmentos são quase exclusivamente localizados nas células da epiderme (Tanaka & Brugliera 2006). O segundo grupo mais importante é o dos carotenoides, que conferem principalmente a cor amarela, mas também laranja e vermelho, e se localizam em grande parte nos plastídios (Harborne 1988; Tanaka & Brugliera 2006). O terceiro grupo, o menos abundante dos três, corresponde às betalainas, que contribuem para as tonalidades esbranquiçadas, amareladas, alaranjadas, avermelhadas e violáceas (Tanaka & Brugliera 2006), e está circunscrito taxonomicamente dentro de Caryophyllales. A cor branca também poder ser o resultado de múltiplas reflexões no espaço intercelular entre células sem pigmentos (Faegri & Pijl 1971). As cores podem ser formadas por combinações destes pigmentos, como vermelho-alaranjado, bronze e marrom, que resultam de carotenoides agindo em conjunto com flavonoides (Tanaka & Brugliera 2006).

Uma hipótese para a evolução desses pigmentos aponta na direção de pleiotropia – seleção

indireta em caracteres geneticamente correlacionados – e pré-adaptação – nova função para uma característica que já existia anteriormente (Armbruster 1997). Por exemplo, a cor amarela nos guias de néctar e pétalas das flores, resultante de flavonoides e carotenoides, pode ser um reflexo das adaptações e pressões seletivas devidas à preferência de visitantes florais por estes pigmentos, tendo sido adquirida enquanto forrageavam em busca de pólen nas flores ancestrais (ver, no Capítulo 19, uma discussão completa sobre a seleção desta cor).

As antocianinas, pertencentes ao grupo dos flavonoides, são os pigmentos florais mais comuns nas angiospermas e também estão associadas à tolerância a diversos tipos de estresse. Por exemplo, as antocianinas podem se expressar em diferentes tecidos da planta, como caule e folhas, aumentam a tolerância contra desidratação, calor ou frio excessivo, fotoinibição causada por excesso de luminosidade, e apresentam uma fraca atividade protetora contra raios ultravioleta nocivos e ainda contra patógenos, como fungos e outros micro-organismos (Chalker-Scott 1999; Lee & Gould 2002; Strauss & Whittall 2006; Tanaka & Brugliera 2006). A expressão de pigmentos baseados em antocianinas em diferentes tecidos vegetais para aumentar a resistência ao estresse e a pressão seletiva para aumentar a atratividade das flores podem ter levado à seleção indireta da expressão desses pigmentos nas pétalas, influenciando a coloração das flores ou mesmo criando uma nova trajetória evolutiva relacionada à atração de visitantes (Armbruster 1997; Strauss & Whittall 2006).

Cores e visitantes florais – Evolução e função ecológica

Embora outras causas sejam sugeridas para explicar a variação de cores e padrões nas flores, é certo que a interação com os visitantes florais exerceram a maior

pressão seletiva dessas características, assim como o fazem para outras características florais (Fenster *et al.* 2004; Strauss & Whittall 2006; Tanaka & Brugliera 2006). A diversidade de cores das flores (e perfumes, os quais serão tratados nas próximas seções) pode ser entendida então como reflexo destas associações históricas entre plantas e polinizadores. O caso mais clássico dessa associação é a coloração vermelha de flores visitadas por pássaros. Embora a relação entre esta cor e a polinização por pássaros exista, ela não é exclusiva, pois as aves são polinizadores efetivos de flores com outras cores e aparentemente não apresentam preferências por esta cor específica. Além disto, as abelhas podem de fato visitar e reconhecer flores vermelhas (Lunau & Maier 1995; Chittka & Waser 1997; Rodríguez-Gironés & Santamaría 2004; Cronk & Ojeda 2008), no entanto, devido a diferenças no sistema de detecção de imagens dos visitantes (Capítulo 19), as aves possuem uma facilidade maior em distinguir flores vermelhas que as abelhas. Dessa forma, as abelhas gastariam muito mais tempo (e energia) forrageando em busca de flores vermelhas. Algumas flores que detectamos como vermelhas podem parecer azuis, ultravioletas ou verdes para as abelhas (Cronk & Ojeda 2008) devido a diferentes padrões de reflectância (Lunau *et al.* 2011). Dessa forma, em uma comunidade com flores vermelhas e azuis as abelhas conseguem detectar mais facilmente flores não vermelhas e exibem uma preferência por estas, causando uma redução nos recursos disponíveis nas flores azuis. Por outro lado, os pássaros passariam a visitar com mais frequência as flores vermelhas, não por serem preferidas por eles, mas pela diminuição da competição com as abelhas, levando a uma divisão de nicho na comunidade (Rodríguez-Gironés & Santamaría 2004). Assim, a cor vermelha pode estar associada com o aumento da detecção por parte dos pássaros ou com a diminuição da detecção por parte das abelhas – ou ambos (Rodríguez-Gironés & Santamaría 2004).

Uma visão complementar é a de que as flores divergem nos padrões de sinais para promover a constância floral. Goulson (2000) demonstrou que abelhas forrageando por flores amarelas específicas em uma matriz com outras flores da mesma cor levam em média o dobro do tempo para encontrá-las em comparação com quando estas flores são apresentadas sozinhas, com a folhagem verde como fundo. Chitka *et al.* (2001) observaram que as abelhas mantêm uma constância maior durante as visitas quanto mais diferentes são as cores entre as flores apresentadas. Da mesma forma, quanto mais características morfológicas variam entre as flores (cor, tamanho, complexidade), mais as abelhas parecem exibir preferência por um conjunto de características (Gegear & Lavery 2001).

Cores e visitantes florais – Preferências

Como discutido anteriormente, as características aqui apresentadas se referem a casos gerais de cada grupo de polinizadores. Os exemplos se baseiam em interações mais gerais para grandes grupos taxonômicos, e um resumo de como os atrativos estão relacionados com os principais grupos de polinizadores é mostrado na Fig. 7.1. Existe uma série de casos mais específicos de interações que não se enquadram nos termos discutidos, não sendo, portanto, o foco neste capítulo.

Abelhas

As abelhas são, de longe, os polinizadores mais bem estudados quanto a fisiologia e mecanismos relacionados à visão, bem como a preferências por cores (Capítulo 19). Estes visitantes também divergem bastante quanto ao padrão de comportamento e utilizam uma série de fatores para escolherem as flores que visitam, como quantidade de recurso disponível,

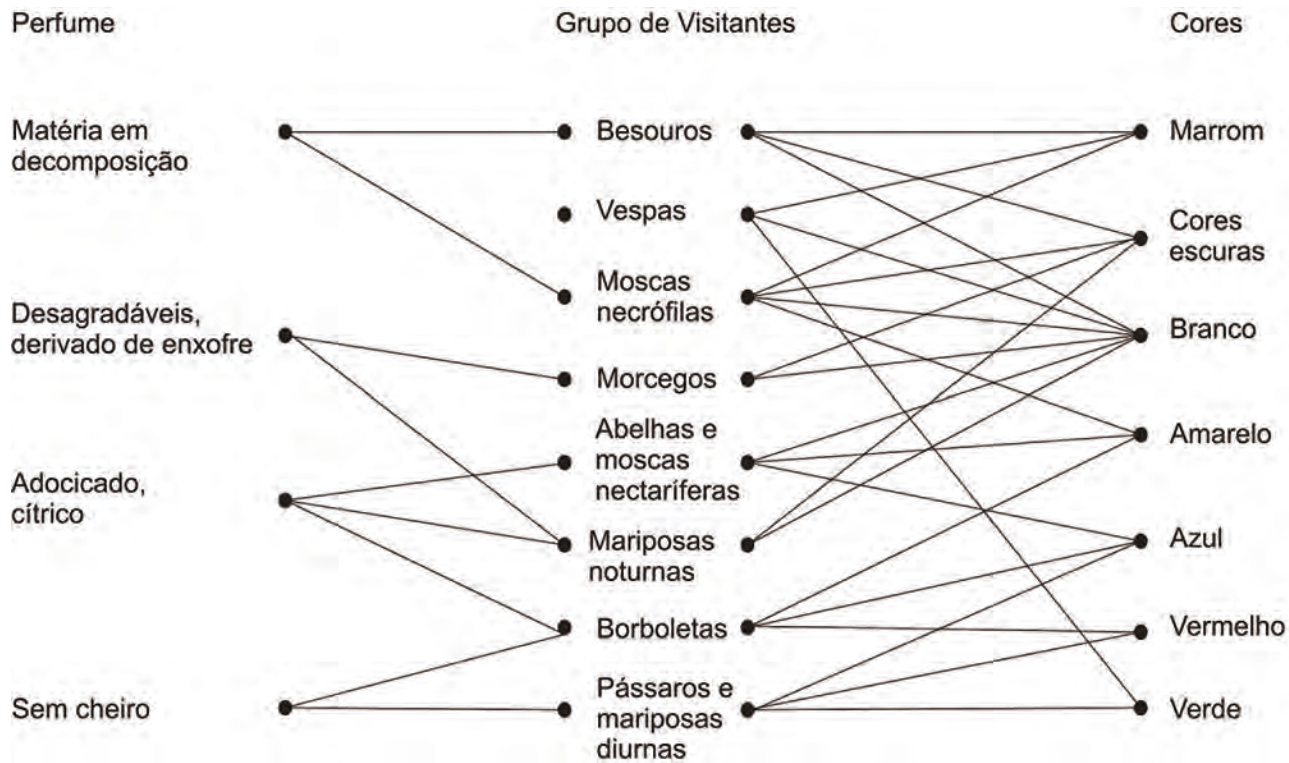


Figura 7.1 Relações entre os grupos de polinizadores e os atrativos. A figura mostra as interações mais comuns entre os grupos, embora possam existir exceções. A associação entre perfume floral e vespas não é clara, por isso não fizemos uma associação, embora aparentemente estas visitem flores com características semelhantes aos dois grupos de moscas.

tempo de manipulação da flor e energia gasta durante o forrageio (Goulson 1999; Gegear & Laverly 2001; Cakmak *et al.* 2009).

Experimentos de múltipla escolha para testar as preferências inatas (*innate preferences* – refere-se à preferência apresentada pelo visitante antes da experiência ou treinamento em um determinado padrão) de abelhas quanto à escolha de flores (cores e padrões) revelam que estas apresentam as seguintes preferências (a numeração não indica ordem de preferência, apenas diferentes padrões): 1) padrões com menos repetições (Lehrer *et al.* 1995) (Fig. 7.2 A); 2) padrões radiais em detrimento de padrões circulares (Lehrer *et al.* 1995) (Fig. 7.2 B); 3) padrões com simetria bilateral em detrimento da assimetria (Lehrer *et al.* 1995; Rodríguez *et al.* 2004) (Fig. 7.2 C); 4) cores

de maior pureza de espectro e flores brancas que absorvem o ultravioleta (Lunau *et al.* 1996, 2011) (Fig. 7.3). Estes padrões são os mesmos observados em flores naturais visitadas por abelhas. Na maioria dos casos as flores visitadas por abelhas variam na faixa do amarelo-rosa-violeta-azul, que são cores mais atrativas para estes visitantes, possuem guias de néctar e muitas têm simetria bilateral (Westerkamp 1997; Westerkamp & Classen-Bockhoff 2007).

A cor vermelha das flores sempre foi referida como “invisível” para abelhas, no entanto vários experimentos e observações demonstram que esses visitantes não apenas usam recursos em flores com essa coloração, como alguns exibem certa preferência por esta cor (Chittka & Waser 1997; Chittka *et al.* 2001). Por exemplo, a abelha *Callonychium petuniae* Cure &

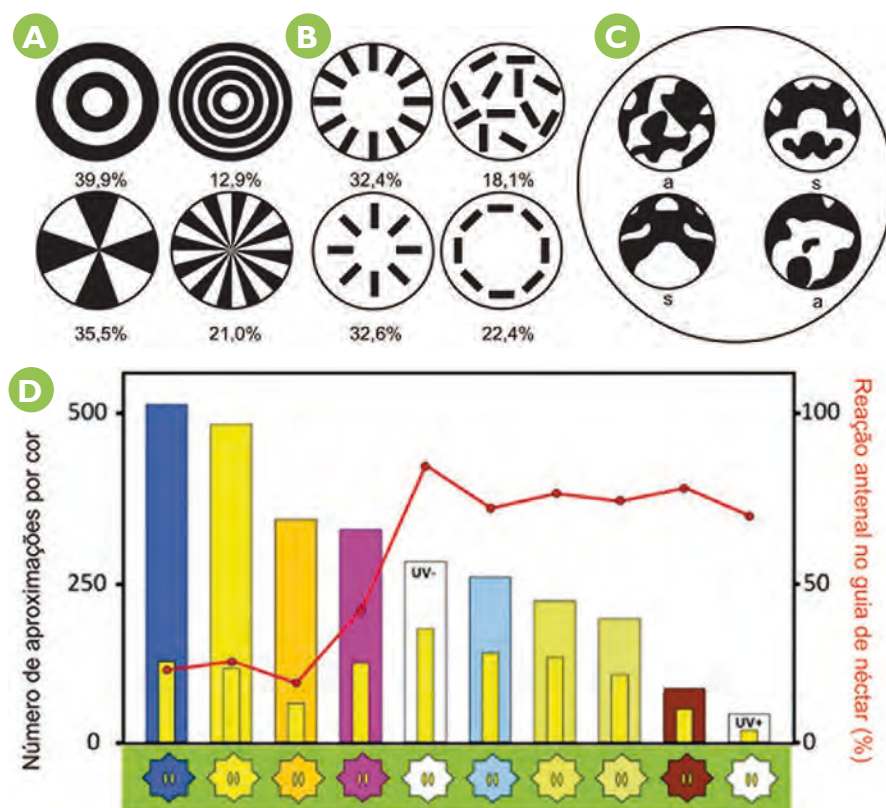


Figura 7.2 Experimentos de múltiplas escolhas para testar preferências inatas. (A) Preferência por padrões com menos repetições em detrimento de mais repetições e (B) por padrões radiais em detrimento de padrões randômicos e circulares. As porcentagens indicam a frequência com que os padrões foram escolhidos. Figura adaptada de Lehrer *et al.* (1995). (C) Escolha entre padrões assimétricos “a” e simétricos “s”. Figura adaptada de Rodríguez *et al.* (2004). (D) Preferências por cores (barras coloridas) e por cores + guia de néctar (barras amarelas) em números de indivíduos que se aproximam. A linha indica quantas das aproximações na flor resultaram em contato por meio da antena nos guias de néctar (figura cedida por Klaus Lunau).

Wittmann, 1990 é especializada em visitar flores vermelhas e usa a cor para distinguir as flores de sua preferência (Peitsch *et al.* 1992). Chittka *et al.* (2001) testaram a preferência de cores em diferentes espécies de *Bombus* Latreille, 1802 e observaram que algumas espécies ou populações exibem uma preferência maior por cores vermelhas que por cores azuis. Lunau *et al.* (2011) demonstraram que muitas flores vermelhas e brancas, que não seriam cores muito atrativas para abelhas, diferem em seus padrões de reflectância de ultravioleta. Estes autores observaram que as abelhas exibem forte preferência por flores vermelhas que refletem e brancas que absorvem o ultravioleta.

Besouros

Entre os besouros o odor e a temperatura floral parecem os atrativos mais importantes e, em apenas

alguns casos, estes visitantes procuram por atrativos visuais quando estão a curta distância (Seymour & Schultze-Motel 1997; Weiss 2001). Dessa forma, a maioria das flores polinizadas por besouros possui poucos atrativos visuais e predominam as cores pálidas, esbranquiçadas e esverdeadas.

Moscas

“Moscas” é um termo genérico para se referir a várias famílias de Diptera, e estas apresentam uma série de hábitos diferentes. Entre as espécies que visitam flores, podemos identificar dois grupos: aquelas que se alimentam de néctar e pólen e as moscas saprófitas, que são atraídas às flores por engano (sapromiiofilia). As moscas do primeiro grupo preferem flores amarelas, rosas, violetas, azuis e brancas, em alguns casos, com guias de néctar. Pela semelhança das preferências

com as abelhas, as flores visitadas por estas moscas são funcionalmente incluídas na síndrome de melitofilia (Fenster *et al.* 2004; Freitas & Sazima 2006). As flores visitadas por moscas saprófitas, por outro lado, possuem cores escuras, marrons e vermelho escuro, e são mais atraídas pelo forte odor dessas flores (Faegri & Pijl 1971; Weiss 2001). As cores contribuem para a mimetização de matéria orgânica em decomposição, onde essas moscas geralmente põem seus ovos, caracterizando esse tipo de polinização como “polinização por engodo”.

Borboletas e mariposas

A principal distinção entre estes dois grupos de visitantes florais é etológica: enquanto a maioria das borboletas é diurna, a maior parte das mariposas é noturna. Dessa forma, as cores das flores refletem estes comportamentos. As flores que são visitadas por borboletas e mariposas diurnas variam no espectro do amarelo, azul, vermelho e laranja. Geralmente possuem guias mecânicos para o néctar, mas podem apresentar guias visuais (Faegri & Pijl 1971; Weiss 2001). Para visitantes noturnos o perfume floral parece o atrativo mais importante e as flores são normalmente brancas e outras cores pálidas, sem guias de néctar, uma vez que usam o contorno da flor (contraste entre branco e preto) para encontrar o néctar (Faegri & Pijl 1971).

Aves

O hábito nectarívoro surgiu várias vezes em grupos diferentes entre as aves, sendo estas representadas nas Américas, principalmente pela família Trochilidae (beija-flores), na África e Ásia, pela família Nectariniidae, e pela família Meliphagidae na região da Austrália e Nova Zelândia (Faegri &

Pijl 1971; Ford 1985; Nicolson 2002). As flores polinizadas por aves possuem geralmente cores vivas, variando no espectro do vermelho e laranja, embora algumas possam ser brancas (ver discussão anterior e Capítulo 19).

Alterações na morfologia floral e forma dos guias de néctar podem influenciar a mudança do grupo principal de polinizadores. A presença ou ausência de carotenoides altera a cor da flor de *Mimulus* e foi demonstrado que beija-flores mostravam preferência por flores amarelo-alaranjadas, enquanto abelhas do gênero *Bombus* preferiam flores rosa escuro (Bradshaw & Schemske 2003). Em populações de *Mimulus luteus*, polinizadas principalmente por abelhas, as flores possuem corolas de tamanho maior e flores com guias de néctar menores que em locais onde os beija-flores são mais abundantes (Medel *et al.* 2007). Isto pode refletir a importância e preferência de cada morfotipo de cada um dos tipos de polinizadores.

Morcegos

As cores das flores polinizadas por morcegos geralmente são esverdeadas, esbranquiçadas, amarronzadas ou marrom-avermelhadas e nunca brilhantes. Algumas vezes as flores são brancas, provavelmente derivadas de flores originalmente polinizadas por mariposas. Da mesma forma, as cores avermelhadas ou marrom-avermelhadas podem indicar flores anteriormente polinizadas por pássaros. Cores esverdeadas e marrons provavelmente tornam as flores mais discretas para visitantes que dependem mais da visão, como algumas mariposas e pássaros (Winter & von Helversen 2001). Apesar de os morcegos aparentemente não utilizarem as cores diretamente como atrativos, o contraste entre as cores esbranquiçadas das flores e a folhagem durante a noite tornam as flores mais detectáveis e a maioria das flores polinizadas por

morcegos se projeta para fora da folhagem (ou floresce quando as árvores perdem as folhas), tornando mais fácil sua visualização (Faegri & Pijl 1971; Winter & von Helversen 2001).

Guias de néctar

Muitas das flores não apresentam apenas uma cor como atrativo, mas, sim, um padrão de cores incluindo uma área maior e uma menor, com cores diferentes. Algumas flores apresentam ainda linhas, pontos ou marcas que convergem desde a abertura da corola até o recurso. Estes sinais são chamados de guias de néctar e são importantes após a aproximação dos visitantes, guiando-os até o recurso, ajudando no reconhecimento da flor e na orientação do visitante (Heuschen *et al.* 2005; Lunau *et al.* 2009; Owen & Bradshaw 2011; Hansen *et al.* 2012).

Alguns experimentos demonstram que abelhas do gênero *Bombus* e moscas apresentam preferências por flores com guias em detrimento daquelas sem guias de néctar (Lunau *et al.* 2009; Hansen *et al.* 2012). O contraste entre a cor da corola e a cor de fundo ou entre a corola e os guias de néctar também influencia essa preferência (Lunau *et al.* 1996) (Fig. 7.3). Essas preferências provavelmente estão relacionadas à facilitação na identificação entre diferentes espécies de plantas, mas principalmente à diminuição do tempo gasto manipulando a flor antes de obter o recurso (Leonard & Papaj 2011).

A ausência de guias em flores mutantes de *Mimulus lewisii* reduz em cerca de 20% o número de visitas a essas flores quando em comparação com as flores normais em que os guias estão presentes (Owen & Bradshaw 2011). Outro efeito interessante dos guias de néctar é que eles aumentam a frequência de visitas “legítimas” em flores artificiais por



Figura 7.3 Técnica de *head-space* exibindo uma flor de *Passiflora edulis* envolvida em uma câmara de aeração associada com uma coluna de vidro (seta) empacotada com resina super Q.

reduzirem o tempo de manipulação das flores em relação ao roubo de néctar em furos na base da flor (Leonard *et al.* 2013).

Perfumes

Insetos dependem de estímulos olfativos para várias funções, como alimentação e reprodução, tendo desenvolvido um sistema olfatório especializado (Wright & Schiestl 2009). O mesmo ocorre com vertebrados noturnos, nos quais os sinais visuais passam a

ter menor importância. Os perfumes florais podem atrair, ter papel neutro na atração ou repelir animais, selecionando, assim, seus potenciais polinizadores. Quando envolvidos na atração, os perfumes florais podem sinalizar presença de alimento (pólen ou néctar) e local para oviposição ou para cópula (Pellmyr & Thien 1986).

Evolução dos perfumes florais

A semelhança entre as moléculas dos perfumes florais e moléculas inibidoras de herbivoria em Cycadales baseou o argumento de que os perfumes evoluíram a partir de inibidores de herbivoria (Pellmyr & Thien 1986). Esta relação ainda é apoiada por outras associações, a exemplo do uso das flores como local de cópula e de desenvolvimento larval em gimnospermas e angiospermas basais (Pellmyr & Thien 1986), resultando em polinização ocasional, além do consumo de pólen de gimnospermas por insetos (Labandeira 1998). O fato de os perfumes florais constituírem um sinalizador mais potente que as cores, em função de serem aprendidos mais rapidamente e memorizados por mais tempo por abelhas (Kunze & Gumbert 2001), ou por serem muitas vezes o sinal-chave percebido pelos polinizadores (Schiestl 2005), apoia a ideia de que talvez tenham precedido as cores na atração de polinizadores (van der Pijl 1960).

Além disso, há casos em que as moléculas que compõem os perfumes florais são semelhantes aos feromônios de abelhas (Borg-Karlson 1990) e, em alguns casos, os perfumes florais poderiam ser considerados miméticos, como em flores que mimetizariam perfumes de ninhos de abelhas Euglossini, alimentos em decomposição atraindo moscas ou feromônios de agregação em colônias de morcegos (Lunau 1992). Nestes casos, sinais que são considerados miméticos atuam sobre um sistema de comunicação ancestral

(feromônios de agregação, por exemplo), de forma que o novo sinal (perfume floral), do ponto de vista evolutivo, seria recebido por estes receptores ancestrais, integrando um novo sistema de sinalização (atração floral) (Lunau 1992).

Este cenário explicaria a presença de várias moléculas muito comuns nos perfumes florais e compartilhadas por espécies não aparentadas filogeneticamente. Além disso, perfumes florais podem ter função tanto atrativa de visitantes florais obrigatórios quanto defensiva, repelindo visitantes florais facultativos (Junker & Blüthgen 2010), indicando que a sinalização por perfumes é um contínuo nas interações antagonistas-mutualistas.

Composição e rotas biossintéticas

Os perfumes são moléculas lipofílicas de baixo peso molecular e que, portanto, volatilizam-se no espaço rapidamente. Os perfumes florais são uma mistura complexa de moléculas que se originam de diversas rotas biossintéticas, como os derivados de ácidos graxos (rota biossintética do ácido malônico), benzenoides e fenilpropanoides (rota biossintética do ácido shiquímico), isoprenoides (rota biossintética do ácido mevalônico), compostos nitrogenados e contendo enxofre, além de compostos de cadeia cíclica de origens biossintéticas diversas (Knudsen *et al.* 1993, 2006). Para uma ideia da diversidade de moléculas envolvidas na formação dos perfumes, Knudsen *et al.* (2006) apresentam uma lista de 1.719 compostos químicos encontrados em perfumes florais pela técnica de *head-space*. Esta técnica consiste em adsorver os perfumes lançados na microatmosfera saturada da flor em um substrato, resina ou carvão ativado, em colunas de vidro (Fig. 7.4). Boa parte desta diversidade química está restrita ao estudo de poucas famílias de angiospermas, com Orchidaceae,

abrangendo quatrocentas e dezessete das novecentas e noventa e uma espécies estudadas quimicamente (Knudsen *et al.* 2006).

A expressão fenotípica de um determinado perfume parece ser controlada mais por fatores regulatórios na expressão gênica do que pela presença de genes específicos, apesar de eles ocorrerem (Dudareva & Pichersky 2000), tornando mais compreensível a capacidade modulatória na emissão de perfumes pelas plantas e sua labilidade filogenética (Schiestl & Johnson 2013). De fato, espécies aparentadas podem tanto apresentar como não apresentar perfumes (Dudareva & Pichersky 2000), assim como podem apresentar composições bastante distintas, o que

já foi relacionado com os polinizadores associados (Knudsen & Tollsten 1995; Varassin *et al.* 2001). Por outro lado, espécies não aparentadas podem exibir uma composição química de perfume semelhante, indicando a possibilidade de convergência evolutiva de perfumes associada a grupos particulares de polinizadores (Whitten *et al.* 1986; Knudsen & Tollsten 1995; Andersson *et al.* 2002; Riffell *et al.* 2012). Esta convergência pode ser bastante direcional: flores de figueira exibem uma especificidade quanto aos seus polinizadores mediada por um único composto químico, o 4-metilanisol, capaz de atrair unicamente vespas (Chen *et al.* 2009), assim como plantas polinizadas por machos de Euglossini apresentam uma molécula bem particular, o óxido de carvona

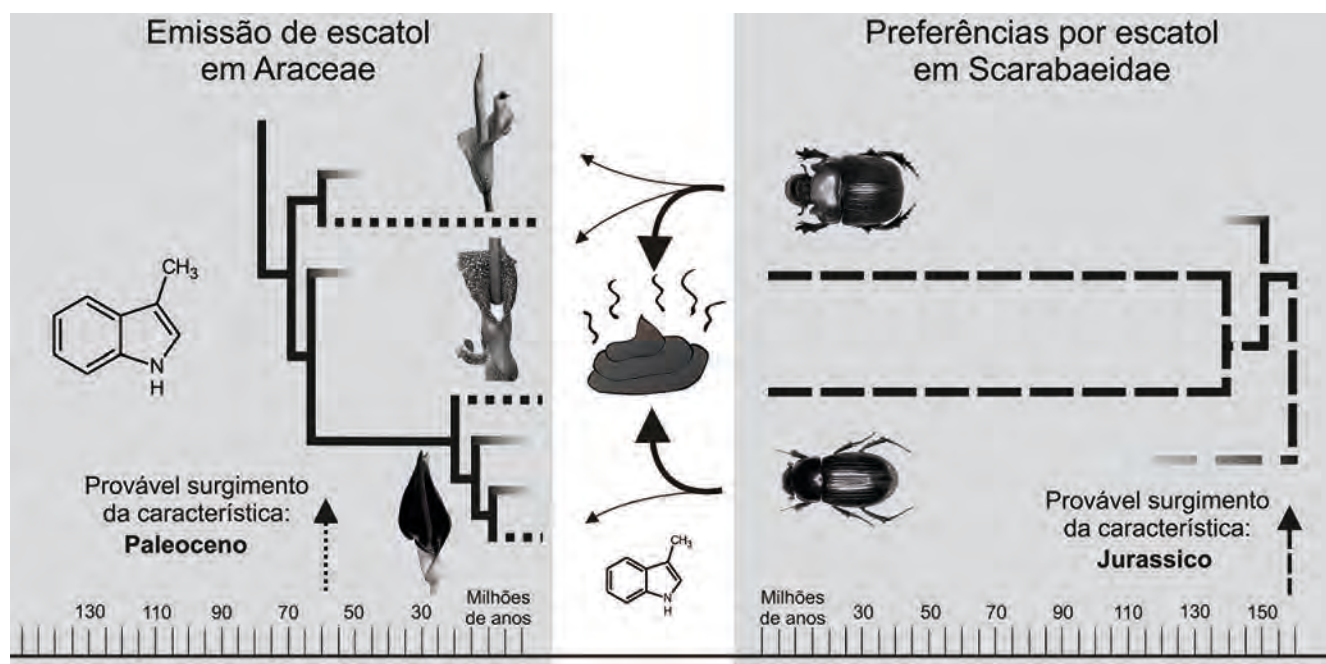


Figura 7.4 A emissão de escatol em Araceae evoluiu a partir de seleção devido a habilidades cognitivas dos besouros que antecedem a interação com flores. A emissão de escatol é um sinal chave, pois é usualmente emitido por excrementos e atrai besouros rola-bosta. Neste exemplo, três gêneros de Araceae *Amorphophallus*, *Sauromatum* e *Arum* (de cima para baixo) emitem escatol (ramos composto de pontos na filogenia à esquerda). O painel da direita mostra a reconstrução da preferência por escatol (ramos composto de traços na filogenia à direita) por besouros escarabeídeos. A figura representa o gênero *Heliocopris* que poliniza as aráceas que mimetizam o perfume de excrementos em *Amorphophallus*, *Sauromatum* e *Arum*. As filogenias sugerem que a preferência por escatol nos besouros evoluiu a ao menos 150 MA, enquanto a presença de escatol nas plantas é relativamente recente, 60 MA (figura modificada a partir da cedida por Florian P. Schiestl).

(Whitten *et al.* 1986). De outro modo, variações geográficas em escala continental na convergência de perfumes florais, como o retratado em plantas polinizadas por borboletas (Andersson *et al.* 2002), podem refletir processos históricos relacionados a histórias biogeográficas distintas.

Os perfumes variam bastante nas flores e, grosso modo, correspondem às preferências de determinados grupos de polinizadores. Por exemplo, perfumes que nos são desagradáveis são encontrados em perfumes florais de plantas polinizadas por morcegos, que comumente apresentam compostos com enxofre e derivados de ácidos graxos (Knudsen & Tollsten 1995; von Helversen *et al.* 2000). Plantas polinizadas por insetos como dípteros possuem compostos aminados que apresentam perfume de matéria orgânica em decomposição, as diaminas (Harborne 1988). Além disso, as monoaminas conferem cheiro de peixe e ácidos alifáticos, cheiro rançoso (Harborne 1988). Por outro lado, os perfumes agradáveis são conferidos majoritariamente por mono- e sesquiterpenos, mas também por outros compostos aromáticos (Harborne 1988), e estão associados com a atração de abelhas ou mariposas (Knudsen *et al.* 1993). De qualquer forma, o perfume é conferido pelo *bouquet* composto por várias moléculas e a presença de um composto pode reforçar a efetividade de outro no reconhecimento do perfume (Harborne 1988).

Perfumes como atrativos na polinização

O uso da informação olfativa no reconhecimento floral vai além de um simples sinal que atrai polinizadores e, assim como as cores, também promovem a constância floral dos visitantes.

Já foi descrito que certos polinizadores, como para a mariposa *Manduca sexta* (mandrová-do-fumo

ou lagarta da folha do fumo), exibem preferências olfativas inatas, mas também podem aprender a reconhecer, por meio de novos estímulos olfativos, novos recursos florais (Riffell *et al.* 2008, 2012). Isto, segundo Riffell *et al.* (2008, 2012), funcionaria como um mecanismo através do qual um polinizador especialista poderia manter uma associação com um determinado fenótipo floral e, ao mesmo tempo, ter uma flexibilidade comportamental que permitiria o uso de outros recursos em uma paisagem em constante mudança.

Em abelhas, o aprendizado sobre a oferta de recursos na paisagem dinâmica pode se dar durante eventos de trofalaxia, ou seja, quando há transferência de alimento ingerido por um indivíduo para outro através de regurgitação. Neste caso há troca de informações olfativas com a colônia, facilitada pela habilidade de associar um perfume específico presente no alimento (néctar) com o recurso que deve ser encontrado ou explorado (Gil & De Marco 2005). Esta troca induz a uma memória olfativa de curto e de longo prazo que pode ser retida por vários dias (Gil & De Marco 2005) e que permitiria que as abelhas voltassem a visitar as mesmas plantas em dias subsequentes (Wright & Schiestl 2009). Em espécies que não utilizam esse mecanismo de alimentação (trofalaxia), o aprendizado pode se dar por quimiorrecepção por contato (paladar) ou por quimiorrecepção a longa distância (olfato) com o aporte de néctar perfumado para o ninho (Molet *et al.* 2009).

Inato ou aprendido, é importante que os perfumes sejam um sinal confiável para que funcionem no reconhecimento floral e que reflitam a presença de recursos florais. Na maioria das vezes os perfumes são emitidos pelos verticilos florais, especialmente pétalas (Farré-Armengol *et al.* 2013), mas eventualmente os próprios recursos podem ser perfumados,

como néctar e pólen (Dobson & Bergström 2000). Nesta situação, o animal teria a possibilidade de avaliar a quantidade de recursos através da quantidade de perfume emitido (Dobson & Bergström 2000). A presença de perfume no néctar e nos grãos de pólen foi associada com diversas funções: 1) atração em plantas polinizadas por animais; 2) inibição de herbivoria; e 3) atividade antibiótica (Dobson & Bergström 2000; Farré-Armengol *et al.* 2013). Nesses recursos o perfume presente provavelmente se deve à absorção deste pelo ar circundante da própria planta, sendo retido seletivamente pelo néctar (Farré-Armengol *et al.* 2013), pelo pólen ou *pollenkit* (Dobson & Bergström 2000).

A produção de perfumes pode estar associada com a aptidão da planta, uma vez que flores que produzem mais perfume apresentam maior produção de sementes (Majetic *et al.* 2009). Por outro lado, as abelhas também podem aprender a associar perfumes com a ausência de recurso (Wright & Schiestl 2009), evitando visitar estas flores.

Perfumes como filtros e footprints

Apesar da complexidade da composição dos perfumes florais, algumas espécies podem exibir compostos que atraem polinizadores bastante especializados (Whitten *et al.* 1986; Chen *et al.* 2009), assim como podem ter compostos que repelem visitantes florais facultativos (Junker & Blüthgen 2010), como mencionado anteriormente. A filtragem de visitantes florais então poderia se dar pelo uso de canais privados (*sensu* Schaefer *et al.* 2004) de reconhecimento floral associado com um polinizador específico. Estes canais privados funcionariam atraindo alguns polinizadores alvo, não sendo reconhecidos por polinizadores não alvo (Schaefer *et al.* 2004). Por outro lado, a filtragem de visitantes florais poderia se dar pela presença

de perfumes que inibem a visitação floral, como parece ser o caso de monoterpenos, éteres e cetonas repelindo visitantes florais facultativos (Junker & Blüthgen 2010).

A sinalização e o reconhecimento floral podem ser mediados pelo próprio polinizador, que, ao deixar pegadas olfativas (*footprints*) nas flores, indica uma flor recém-visitada (Eltz 2006; Saleh *et al.* 2006). Os estudos de *footprints* foram realizados com abelhas do gênero *Bombus* (Eltz 2006; Saleh *et al.* 2006; Wilms & Eltz 2008), cujas pegadas compostas por hidrocarbonetos presentes no tarso ficam retidas por pelo menos duas horas nas flores (Eltz 2006). Assim, abelhas evitariam visitar flores recém-visitadas com pouco recurso a oferecer. Interessante notar que o reconhecimento das flores neste caso não é afetado pela adição experimental de recurso em flores, como testado em experimentos conduzidos por Wilms & Eltz (2008), indicando que a sinalização química percebida através destas pegadas é o que, de fato, afeta o comportamento dos animais, e não a presença de recurso.

Perfumes e cores como estímulos multimodais

Apesar de haver animais mais olfativamente orientados e outros mais visualmente orientados, ao menos em abelhas (Kunze & Gumbert 2001) e mariposas (Raguso & Willis 2002), ambos os sinais – perfumes e cores – são percebidos como estímulos. Muitas vezes o uso combinado de informações visuais e olfativas favorece o reconhecimento rápido e a memorização de recursos pelos animais (Kunze & Gumbert 2001), que podem ter um efeito, se não sinérgico (Kunze & Gumbert 2001; Raguso & Willis 2002, 2005), ao menos complementar (Couto-Pereira *et al.* 2011).

A maior parte dos estudos sobre sinais olfativos e visuais em insetos foi realizada com abelhas do gênero *Bombus* e com *Apis mellifera* Linnaeus, 1758 e indicam que estas abelhas discriminam melhor sinais olfativos. Porém, na abelha *Hoplitis adunca* Panzer, 1798, uma espécie solitária e oligolética de Megachilinae, o reconhecimento visual é mais importante (Burger *et al.* 2010). Em função da possibilidade de troca de informações por trofalaxia ou por contato com recursos perfumados (Gil & De Marco 2005; Molet *et al.* 2009), é possível imaginar que o grau de sociabilidade possa estar relacionado com estas distintas habilidades.

Através da integração de vários estímulos, animais como abelhas e mariposas apresentam maior constância floral que quando confrontados com um único sinal (Gegear 2005), visitando consequentemente mais flores (Raguso & Willis 2002, 2005; Burger *et al.* 2010). Assim, a integração dos estímulos afeta a habilidade de discriminar e aprender (Kunze & Gumbert 2001).

Sinais que vão além da flor: *display* floral

Além da sinalização apresentada pela flor como unidade de atração, as flores de uma inflorescência ou de um indivíduo (*display* floral – conjunto de flores abertas em um dado indivíduo em um dado intervalo de tempo – *sensu* Ohashi & Yahara [2001]) podem atuar de forma conjunta na atração de polinizadores. Apesar de muitas vezes o *display* floral ser discutido em função da sua relação com disponibilidade de recurso e padrões de forrageio (Ohashi & Yahara 2001), a preferência por maiores *displays* florais pode também estar associada com a habilidade cognitiva dos polinizadores ou a melhor detecção de objetos (Schiestl & Johnson 2013).

Em geral, há uma relação positiva entre tamanho do *display* floral, atração de polinizadores à planta e número de flores visitadas por planta (Ohashi & Yahara 2001). Apesar do efeito positivo do *display* floral na atração de polinizadores, esta atração pode ser acompanhada por um decréscimo na proporção de flores abertas visitadas (Mitchell *et al.* 2004). Dessa forma, uma planta com mais flores poderia apresentar a mesma taxa de visitação em números absolutos, porém com uma proporção menor de flores visitadas. Como resultado, a taxa de visitação por flor poderia aumentar (Andersson 1991), diminuir (Andersson 1988; Klinkhamer & De Jong 1990) ou mostrar uma relação constante com o tamanho do *display* floral (Mitchell *et al.* 2004; Ohashi & Yahara 2002).

Por outro lado, a densidade das plantas afeta a relação entre tamanho do *display* floral e os padrões de visitação de polinizadores tanto quantitativamente (número de visitas) (Grindeland *et al.* 2005) quanto qualitativamente, pela mudança de composição de espécies visitantes (Esseberg 2013). Neste estudo pontual, manchas maiores, correspondentes ao agrupamento de *Holocarpa virgata* (Asteraceae), tenderam a atrair *Apis mellifera*, enquanto manchas mais esparsas foram mais visitadas por *Halictus ligatus* Say 1837, *Lasioglossum titusi* Crawford 1902, e *Melissodes lupina* Cresson 1878, sendo isto atribuído pela autora a diferenças cognitivas das abelhas. Como o *display* floral afeta a escolha de flores por parte do polinizador em uma planta, pode-se considerar que existe um efeito direto sobre o fluxo de pólen, que por sua vez pode ser mais ou menos geitonogâmico (Ohashi & Yahara 2001; Mitchell *et al.* 2004; Makino *et al.* 2007). Além disso, diferentes respostas ao mesmo *display* floral por espécies distintas de polinizadores podem levar a diferenças na deposição geitonogâmica de pólen (Mitchell *et al.* 2004).

Considerações finais

O reconhecimento floral depende das habilidades cognitivas dos polinizadores, em especial, visão e olfato (Capítulo 19). Em função disto, cores e perfumes são os traços florais mais importantes na atração dos polinizadores. A preferência por estes sinais pode ser inata ou aprendida e mudar de acordo com o cenário disponível. De uma forma geral, os atrativos contribuem para a constância floral dos visitantes por facilitar a distinção entre espécies diferentes, assim como permitem que flores com menos ou nenhum recurso recebam visitas. O uso combinado de informações visuais e olfativas pode favorecer o reconhecimento rápido e a memorização de recursos pelos animais. Os atrativos também funcionam como filtros, selecionando os polinizadores de uma planta a partir de um *pool* de visitantes florais e herbívoros.

Do ponto de vista histórico, as habilidades cognitivas antecedem a interação com flores (Schiestl & Johnson 2013). Elas seriam responsáveis pelas escolhas de plantas com cores ou perfumes semelhantes por grupos de polinizadores e poderiam resultar na convergência de traços florais de plantas não aparentadas, explicando a emergência das síndromes de polinização (Schiestl & Johnson 2013). Nesta situação, as incongruências nas histórias filogenéticas entre parceiros mutualísticos poderiam ser explicadas pela troca de parceiros (*host switching*) em situações variadas. As interações observadas seriam resultado da história da espécie (neste caso, relacionada à habilidade cognitiva), com seleção de parceiros mutualísticos (e suas cores, perfumes e formas) explicando as associações atuais via ajustamento ecológico (*ecological fitting*, *sensu* Hoberg & Brooks 2008). O estudo realizado sobre besouros escarabeídeos e a presença de perfumes em plantas retrata bem este cenário (Schiestl & Johnson 2013) (Fig. 7.5). Apesar de a

ideia de ajustamento ecológico ter nascido a partir de observações de interações planta-polinizador, ela tem sido bem documentada em associações históricas mais bem estudadas, como interações entre parasitas e hospedeiros vertebrados (Hoberg & Brooks 2008). Todo o arcabouço teórico lá desenvolvido pode servir de referencial teórico para estudos em interações mutualísticas como a polinização.

Referências bibliográficas

- Andersson, S. 1988. Size-dependent pollination efficiency in *Anchusa officinalis* (Boraginaceae): causes and consequences. **Oecologia**, 76, 125-130.
- Andersson, S. 1991. Floral display and pollination success in *Achillea ptarmica* (Asteraceae). **Holarctic Biology**, 14, 186-191.
- Andersson, S.; Nilsson, L.A.; Groth, I. & Bergström, G. 2002. Floral scents in butterfly-pollinated plants: possible convergence in chemical composition. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 140, 129-153.
- Armbruster, W.S. 1997. Exaptations link evolution of plant-herbivore and plant-pollinator interactions: A phylogenetic inquiry. **Ecology**, 78, 1661-1672.
- Borg-Karlson, A.K. 1990. Chemical and ethological studies of pollination in the genus *Ophrys* (Orchidaceae). **Phytochemistry**, 29, 1359-1387.
- Bradshaw, H.D. Jr. & Schemske, D.W. 2003. Allele substitution to a flower colour locus produces a pollinator shift in monkeyflowers. **Nature**, 426, 176-178.
- Burger, H.; Dotterl, S. & Ayasse, M. 2010. Host-plant finding and recognition by visual and olfactory floral cues in an oligolectic bee. **Functional Ecology**, 24, 1234-1240.
- Cakmak, I.; Sanderson, C.; Blocker, T.D.; Pham, L.L.; Checotah, S.; Norman, A.A.; Harader-Pate, B.K.; Reindenbaugh, R.T.; Nenchev, P.; Barthell, J.F. & Wells, H. 2009. Different solutions by bees to a foraging problem. **Animal Behavior**, 77, 1273-1280.
- Chalker-Scott, L. 1999. Environmental significance of anthocyanins in plant stress responses. **Photochemistry and Photobiology**, 70, 1-9.
- Chen C.; Song, Q.; Proffitt, M.; Bessière, J.-M.; Li, Z. & Hossaert-McKey, M. 2009. Private channel: a single unusual compound assures specific pollinator attraction in *Ficus semicordata*. **Functional Ecology**, 23, 941-950.
- Chittka, L. & Raine, N.E. 2006. Recognition of flowers by pollinators. **Current Opinion in Plant Biology**, 9, 428-435.

- Chittka, L. & Waser, N.M. 1997. Why red flowers are not invisible to bees. **Israel Journal of Plant Sciences**, 45, 169-183.
- Chittka, L.; Spaethe, J.; Schmidt, A. & Hickelsberger, A. 2001. Adaptation, constraint, and chance in the evolution of flower color and pollinator color vision. p. 106-126. In: Chittka L. & Thomson, J.D. (eds.) **Cognitive ecology of pollination: animal behaviour and floral evolution**. Cambridge, Cambridge University Press, 344 pp.
- Couto-Pereira, A.; Da Silva, J.B.; Melo, G.A.R. & Varassin, I.G. 2011. Flower color change accelerated by bee pollination in *Tibouchina* (Melastomataceae). **Flora**, 206, 491-497.
- Cronk, Q. & Ojeda, I. 2008. Bird-pollinated flowers in an evolutionary and molecular context. **Journal of Experimental Botany**, 59, 715-727.
- Dobson, H.E.M. & Bergström, G. 2000. The ecology and evolution of pollen odors. **Plant Systematics and Evolution**, 222, 63-87.
- Dudareva, N. & Pichersky, E. 2000 Biochemical and molecular genetic aspects of floral scents. **Plant Physiology**, 122, 627-633.
- Eltz, T. 2006. Tracing pollinator footprints on natural flowers. **Journal of Chemical Ecology**, 32, 907-915.
- Endress, P. K. & Doyle, J. A. 2009. Reconstructing the ancestral angiosperm flower and its initial specializations. **American Journal of Botany**, 96, 22-66.
- Endress, P. K. 2001. The flowers in extant basal angiosperms and inference on ancestral flowers. **International Journal of Plant Sciences**, 162, 1111-1140.
- Esseberg, C. J. 2013. Explaining the effects of floral density on flower visitor species composition. **The American Naturalist**, 181, 344-356.
- Faegri, K. & Pijl, L. van der. 1971. **The principles of pollination ecology**. Oxford, Pergamon Press, Hill Hall, 291pp.
- Farré-Armengol, G.; Filella, I.; Llusia, J. & Peñuelas, J. 2013. Floral volatile organic compounds: between attraction and deterrence of visitors under global change. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, 15, 56-67.
- Fenster, C.B.; Armbruster, W.S.; Wilson, P.; Dudash, M.R. & Thomson, J.D. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, 35, 375-403.
- Freitas, L. & Sazima, M. 2006. Pollination biology in a tropical high-altitude grassland in Brazil: interactions at the community level. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, 93, 465-516.
- Ford, H.A. 1985. Nectarivory and pollination by birds in Southern Australia and Europe. **Oikos**, 44, 127-131.
- Gegeer, R.J. & Lavery, T.M. 2001. The effect of variation among floral traits on the flower constancy of pollinators. p. 1-20. In: Chittka, L. & Thomson, J.D. (eds.) **Cognitive ecology of pollination: animal behaviour and floral evolution**. Cambridge, Cambridge University Press, 344 pp.
- Gegeer, R.J. 2005. Multicomponent floral signals elicit selective foraging in bumblebees. **Naturwissenschaften**, 92, 269-271.
- Gil, M. & De Marco, R.J. 2005. Olfactory learning by means of trophallaxis in *Apis mellifera*. **Journal of Experimental Biology**, 208, 671-680.
- Giurfa, M.; Núñez, J.; Chittka, L. & Menzel, R. 1995. Colour preferences of flower-naive honeybees. **Journal of Comparative Physiology A**, 177, 247-259.
- Goulson, D. 1999. Foraging strategies of insects for gathering nectar and pollen, and implications for plant ecology and evolution. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, 2, 185-209.
- Goulson, D. 2000. Are insects flower constant because they use search images to find flowers? **Oikos**, 88, 547-552.
- Grindeland, J. M.; Sletvold, N. N & Ims, R. A. 2005. Effects of floral display size and plant density on pollinator visitation rate in a natural population of *Digitalis purpurea*. **Functional Ecology**, 19, 383-390.
- Hansen, D.M.; van der Niet, T. & Johnson, S.D. 2012. Floral signposts: testing the significance of visual "nectar guides" for pollinator behavior and plant fitness. **Proceedings of the Royal Society B**, 279, 634-639.
- Harborne, J.B. 1988. Biochemistry of plant pollination. p. 42-81. In: Harborne, J. B. (ed.) **Introduction to ecological biochemistry**. London, Academic Press, 356pp.
- Heinrich, B. 1975. Bee flowers: a hypothesis on flower variety and blooming times. **Evolution**, 29, 325-334.
- Heuschen, B.; Gumbert, A. & Lunau, K. 2005. A generalized mimicry system involving angiosperm flower colour, pollen and bumblebees' innate colour preferences. **Plant Systematics and Evolution**, 252, 121-137.
- Hoberg, E.P. & Brooks, D.R. 2008. A macroevolutionary mosaic: episodic host-switching, geographical colonization and diversification in complex host-parasite systems. **Journal of Biogeography**, 35, 1533-1550.
- Junker, R.R. & Blüthgen, N. 2010. Floral scents repel facultative flower visitors, but attract obligate ones. **Annals of Botany**, 105, 777-782.
- Klinkhamer, P.G.L. & De Jong, T.J. 1990. Effects of plant size, plant density and sex differential nectar reward on pollinator visitation in the protandrous *Echium vulgare* (Boraginaceae). **Oikos**, 57, 399-405.
- Knudsen, J.T. & Tollsten, L. 1995. Floral scent in bat pollinated plants: a case of convergent evolution. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 119, 45-57.

- Knudsen, J. T., Tollsten, L. & Bergström, L. G. 1993. Floral scents – a checklist of volatile compounds isolated by head-space techniques. **Phytochemistry**, 33, 253-280.
- Knudsen, J.T.; Eriksson, R.; Gershenzon, J. & Stahl, B. 2006. Diversity and distribution of floral scent. **Botanical Review**, 72, 1-120.
- Kunze, J. & Gumbert, A. 2001. The combined effect of colour and odor on flower choice behavior of bumble bees in flower mimicry systems. **Behavioral Ecology**, 12, 447-456.
- Labandeira, C.C. 1998. Early history of arthropod and vascular plant associations **Annual Review of Earth and Planetary Sciences**, 26, 329-377.
- Lee, D.W. & Gould, K.S. 2002. Why leaves turn red. **American Scientist**, 90, 524-531.
- Lehrer, M.; Horridge, G.A.; Zhang, S.W. & Gadagkar, R. 1995. Shape vision in bees: innate preference for flower-like patterns. **Philosophical Transactions: Biological Sciences**, 347, 123-137.
- Leonard, A.S. & Papaj, D.R. 2011. “X” marks the spot: the possible benefits of nectar guides to bees and plants. **Functional Ecology**, 25, 1293-1301.
- Leonard, A.S.; Brent, J.; Papaj, D.R. & Dornhaus, A. 2013. Floral nectar guide patterns discourage nectar robbing by bumble bees. **PLoS ONE**, 8, e55914.
- Lunau, K. & Maier, E.J. 1995. Innate colour preferences of flower visitors. **Journal of Comparative Physiology**, 177, 1-19.
- Lunau, K. 1992. Evolutionary aspects of perfume collection in male euglossine bees (Hymenoptera) and of nest deception in bee-pollinated flowers. **Chemoecology**, 3, 65-73.
- Lunau, K. 2000. Ecology and evolution of visual pollen signals. **Plant Systematics and Evolution**, 222, 89-111.
- Lunau, K. 2006. Stamens and mimic stamens as components of floral colour patterns. **Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie**, 127, 13-41.
- Lunau, K.; Papiorek, S.; Eltz, T. & Sazima, M. 2011. Avoidance of achromatic colours by bees provides a private niche for hummingbirds. **The Journal of Experimental Biology**, 214, 1607-1612.
- Lunau, K.; Unseld, K. & Wolter, F. 2009. Visual detection of diminutive floral guides in the bumblebee *Bombus terrestris* and in the honeybee *Apis mellifera*. **Journal of Comparative Physiology**, 195, 1121-1130.
- Lunau, K.; Wacht, S. & Chittka, L. 1996. Colour choices of naïve bumble bees and their implications for colour perception. **Journal of Comparative Physiology**, 178, 477-489.
- Majetic, C. J.; Raguso, R. A. & Ashman, T-L. 2009. The sweet smell of success: floral scent affects pollinator attraction and seed fitness in *Hesperis matronalis*. **Functional Ecology**, 23, 480-487.
- Makino, T. T.; Ohashi, K. & Sakai, S. 2007. How do floral display size and the density of surrounding flowers influence the likelihood of bumble bee revisitation to a plant? **Functional Ecology**, 21, 7-95.
- Medel, R.; Valiente, A.; Botto-Mahan, C.; Carvallo, G.; Pérez, F.; Pohl, N. & Navarro, L. 2007. The influence of insects and hummingbirds on the geographical variation of the flower phenotype in *Mimulus luteus*. **Ecography**, 30, 812-818.
- Mitchell, R.J.; Karron, J.D.; Holmquist, K.G. & Bell, J.M. 2004. The influence of *Mimulus ringens* floral display size on pollinator visitation patterns. **Functional Ecology**, 18, 116-124.
- Molet, M.; Chittka, L. & Raine, N.E. 2009. How floral odours are learned inside the bumblebee (*Bombus terrestris*) nest. **Naturwissenschaften**, 96, 213- 219.
- Nicolson, S.W. 2002. Pollination by passerine birds: why are the nectars so dilute? **Comparative Biochemistry and Physiology**, 131, 645-652.
- Ohashi, K. & Yahara, T. 2001. Behavioral responses of pollinators to variation in floral display size and their influences on the evolution of floral traits. p. 274-296. In: Chittka L. & Thomson, J.D. (eds.) **Cognitive ecology of pollination: animal behaviour and floral evolution**. Cambridge, Cambridge University Press, 344pp.
- Ohashi, K. & Yahara, T. 2002. Visit larger displays but probe proportionally fewer flowers: counterintuitive behaviour of nectar-collecting bumble bees achieves an ideal free distribution. **Functional Ecology**, 16, 492-503.
- Owen, C. R. & Bradshaw, H. D. 2011. Induced mutations affecting pollinator choice in *Mimulus lewisii* (Phrymaceae). **Arthropod-Plant Interactions**, 5, 235-244.
- Peitsch, D.; Fietz, A.; Hertel, H.; Souza, J. de; Ventura, D.F. & Menzel, R. 1992. The spectral input systems of hymenopteran insects and their receptor-based colour vision. **Journal of Comparative Physiology A**, 170, 23-40.
- Pellmyr, O. & Thien, L.B. 1986. Insect reproduction and floral fragrances: keys to the evolution of the angiosperms? **Taxon**, 35, 76-85.
- Raguso, R.A. & Willis, M.A. 2002. Synergy between visual and olfactory cues in nectar feeding by naïve hawkmoths, *Manduca sexta*. **Animal Behaviour**, 64, 685-695.
- Raguso, R.A. & Willis, M.A. 2005. Synergy between visual and olfactory cues in nectar feeding by wild hawkmoths, *Manduca sexta*. **Animal Behaviour**, 69, 407-418.
- Riffell, J.A.; Alarcón, R.; Abrell, L.; Davidowitz, G.; Bronstein, J.L. & Hildebrand, J.G. 2008. Behavioral consequences of innate preferences and olfactory learning in hawkmoth-flower interactions. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, 105, 3404-3409.

- Riffell, J. A.; Lei, H.; Abrell, L. & Hildebrand, J. G. 2012. Neural basis of a pollinator's buffet: olfactory specialization and learning in *Manduca sexta*. **Science**, 339, 200-204.
- Rodríguez, I.; Gumbert, A.; Ibarra, N.H.; Kunze, J. & Giurfa, M. 2004. Symmetry is in the eye of the "beeholder": innate preference for bilateral symmetry in flower-naïve bumblebees. **Naturwissenschaften**, 91, 374-377.
- Rodríguez-Gironés, M.A. & Santamaría, L. 2004. Why are so many bird flowers red? **PLoS Biology**, 2, 1515-1519.
- Saleh, N.; Ohashi, K.; Thomson, J.D. & Chittka, L. 2006. Facultative use of the repellent scent mark in foraging bumblebees: complex versus simple flowers. **Animal Behavior**, 71, 847-854.
- Schaefer, H.; Schaefer, V. & Levey, D.J. 2004. How plant-animal interactions signal new insights in communication. **Trends in Ecology and Evolution**, 19, 577-584.
- Schiestl, F.P. & Johnson, S.D. 2013. Pollinator-mediated evolution of floral signals. **Trends in Ecology & Evolution**, 28, 307-315.
- Schiestl, F.P. 2005. On the success of a swindle: pollination by deception in orchids **Naturwissenschaften**, 92, 255-264.
- Seymour, R.S. & Schultze-Motel, P. 1997. Heat-producing flowers. **Endeavour**, 21, 125-129.
- Strauss, S.Y. & Whittall, J.B. 2006. Non-pollinator agents of selection on floral traits. p. 120-138. In: Harder L.D. & Barret, S.C.H. (eds.) **Ecology and evolution of flowers**. Oxford, Oxford University Press, 370 pp.
- Tanaka, Y. & Brugliera, F. 2006. Flower colour. p. 201-239. In: Ainsworth, C. (ed.) **Flowering and its manipulation**. Ashford, Blackwell Publishing, 320 pp.
- Thien, L.B.; Bernhardt, P.; Devall, M.S.; Chen, Z.; Luo, Y.; Fan, J.; Yuan, L. & Williams, J.H. 2009. Pollination biology of basal angiosperms (ANITA grade). **American Journal of Botany**, 96, 166-182.
- van der Pijl, K. 1960. Ecological aspects of flower evolution I: phyletic evolution. **Evolution**, 14, 403-416.
- Varassin, I.G.; Trigo, J.R. & Sazima M. 2001. The role of nectar production, flower pigments and odour in the pollination of four species of *Passiflora* (Passifloraceae) in south-eastern Brazil. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 136, 139-152.
- von Helversen, O.; Winkler, L. & Bestmann, H.J. 2000. Sulphur-containing "perfumes" attract flower-visiting bats. **Journal of Comparative Physiology**, 186, 143-153.
- Weiss, M.R. 2001. Vision and learning in some neglected pollinators: beetles, flies, moths, and butterflies. p. 171-190. In: Chittka, L. & Thomson, J.D. (eds.) **Cognitive ecology of pollination: animal behaviour and floral evolution**. Cambridge, Cambridge University Press, 344 pp.
- Westerkamp, C. & Classen-Bockhoff, R. 2007. Bilabiate flowers: the ultimate response to bees? **Annals of Botany**, 100, 1-14.
- Westerkamp, C. 1996. Pollen in bee-flower relations: Some considerations on melittophily. **Botanica Acta**, 109, 325-332.
- Westerkamp, C. 1997. Keel blossoms: bee flowers with adaptations against bees. **Flora**, 192, 125-132.
- Westerkamp, C. 2004. Flores e abelhas na disputa. **Ciência Hoje**, 34, 66-68.
- Whitten, M. A.; Williams, N. H.; Armbruster, W. S.; Battiste, M. A.; Strekowski, L. & Lindquist, N. 1986. Carvone oxide: an example of convergent evolution in euglossine pollinated plants. **Systematic Botany**, 11, 222-228.
- Wilms, J. & Eltz, T. 2008. Foraging scent marks of bumblebees: footprint cues rather than pheromone signals. **Naturwissenschaften**, 95, 149-153.
- Winter, Y. & von Helversen, O. 2001. Bats as pollinators: foraging energetic and floral adaptations. Pp. 148-170 In: Chittka, L. & Thomson, J.D. (eds.) **Cognitive ecology of pollination: animal behaviour and floral evolution**. Cambridge, Cambridge University Press, 344 pp.
- Wright, G.A. & Schiestl, F.P. 2009. The evolution of floral scents: the influence of olfactory learning by insect pollinators on the honest signaling of floral rewards. **Functional Ecology**, 23, 841-851.



SEÇÃO 3

Polinizadores

Fotos:
Carlos Eduardo Pereira Nunes
Hipólito Paulino-Neto
André Rech
Artur Antunes
Jana Tesserolli de Souza



* Introdução *

Síndromes de polinização: especialização e generalização

André Rodrigo Rech¹, Rubem Samuel de Avila Jr.² e Clemens Schlindwein³

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas (Unicamp) – Rua Monteiro Lobato, 970 – CEP: 13083-970 – Campinas-SP – Brasil – Caixa postal 6190. e-mail: andrerodrigorech@gmail.com

² Universidade Federal do Pampa, *campus* São Gabriel – Av. Antônio Trilha, 1.847 – CEP: 97300-000 – São Gabriel-RS – Brasil.

³ Instituto de Ciências Biológicas (ICB), Departamento de Botânica, Universidade Federal de Minas Gerais – Av. Antônio Carlos, 6.627 – CEP: 31270-901 – Belo Horizonte-MG – Brasil.

Duas frases contrastantes publicadas ao longo da história da ecologia da polinização são uma boa maneira de evidenciar a discussão que pretendemos apresentar nesse capítulo. Uma delas, escrita por Grant & Grant (1965), diz: “uma relação chave-fechadura entre flores e seus polinizadores... é comum e provavelmente universal entre as espécies de Polemoniaceae”. Isso ilustra a busca por padrões para síntese e entendimento da natureza complexa dos processos interativos, um objetivo comum da ecologia. A outra frase foi escrita muito antes, por Hermann Müller, no século XIX (Müller 1882, p. 20), e diz: “*Solanum dulcamara* é... um bom exemplo... da arbitrariedade e artificialidade que deve ser evitada, ao tentarmos forçar a quase infinita diversidade de formas florais dentro de um número limitado de categorias básicas claramente delineadas...”. Essa frase, por sua vez, evidencia os incidentes que podem ocorrer na tentativa inadvertida de se usar uma abordagem reducionista em ecologia. Em vez de adaptar os fatos para que se ajustem às teorias, o caminho para fazer avançar o entendimento de processos naturais deve residir muito mais em repensar as teorias, para que estas se acomodem aos dados.

Apresentamos aqui uma breve síntese histórica de como se chegou ao conceito de síndromes de polinização, quais foram as síndromes descritas originalmente e o cenário atual de debate das mesmas. A primeira classificação de tipos florais na ecologia da polinização foi elaborada por Federico Delpino (1868-1875). O grande avanço científico de Delpino foi demonstrar que semelhanças em forma, cor e funcionamento de flores não podem ser explicadas pelo parentesco das espécies (hoje se diria filogenia); desta maneira, ele destacou este fenômeno como um problema científico (Vogel 1954). Ele estabeleceu dois sistemas de flores, os quais formaram a base para os tratamentos e classificações posteriores. Um sistema classifica as flores de acordo com forma e função, o qual resultou em categorias como: flores tubulares, papilionadas, hipocrateriformes, labiadas etc. A segunda classificação foi resultado do descobrimento de que certos tipos florais são relacionados com certos grupos de visitantes. Posteriormente, Herrmann Müller (1873), Paul Knuth (1898-1905) e vários outros autores revisitaram e ampliaram a classificação de Delpino.

Mais recentemente, Stefan Vogel realizou um estudo amplo da flora da África do Sul (Vogel 1954). Nesse estudo ele analisou características florais na busca de uma classificação natural dos tipos florais de acordo com o modo de polinização. Ele revisou as classificações anteriores e chegou a um sistema ao qual chamou de “estilos” florais (*Stiltypen*), com base em características fisiológicas, morfológicas, anatômicas e fenológicas das flores. A classificação dos “estilos florais” de Vogel (1954) antecipou o estabelecimento do conceito das síndromes florais de van der Pijl (1960; 1961), popularizado por Faegri & van der Pijl (1966; 2ª ed. 1971; 3ª ed. 1979). As diferentes características de uma determinada síndrome ou “estilo” floral não são necessariamente exclusivas, mas uma questão de probabilidade e podem aparecer em mais de uma

síndrome (Vogel 1954; Faegri & van der Pijl 1979). Assim, flores brancas podem ser visitadas por abelhas, esfingídeos ou beija-flores, contudo flores esfingófilas, apresentam antese noturna e muitas vezes tubos florais longos, delicados e com odor muito forte liberado apenas à noite. Flores ornitófilas, em contrapartida, apresentam antese diurna, são geralmente inodoras e robustas. A combinação de atributos florais como coloração, forma da flor, horário da antese, características e localização do néctar, características e periodicidade do odor floral e características anatômicas da flor, desta maneira, sugerem a associação de um polinizador a uma determinada síndrome floral (Vogel 1954; van der Pijl 1960; 1961).

Os atributos florais que compõem cada uma das síndromes florais foram apresentados como um conjunto de adaptações convergentes das flores às particularidades do equipamento sensorial dos polinizadores e suas características morfológicas, como demonstrado por van der Pijl (1961), ou às características do meio abiótico responsável pela polinização (vento, água), embora, há que se ressaltar, nem todos os visitantes florais são polinizadores. Muitas vezes, além de poucas espécies de polinizadores efetivos (visitantes florais que medeiam a produção de sementes viáveis e causam polinização cruzada com alta probabilidade), ocorrem visitantes florais de vários grupos que não polinizam as flores, visitantes florais que possuem papel de polinizadores complementares ou que causam apenas autopolinização ou polinização entre flores vizinhas (geitonogamia). Quando considerada a efetividade dos visitantes florais como polinizadores, um sistema aparentemente generalista pode revelar especialização críptica (Waser & Ollerton 2006; King *et al.* 2013).

Em síntese, a maioria das espécies de plantas já estudadas apresenta flores que podem ser associadas a uma determinada síndrome floral. Por um lado,

isso pode refletir um viés na escolha dos modelos de estudos, historicamente orientados para modelos nos quais se esperava de antemão por uma relação chave-fechadura, o que reflete uma presença muito forte do paradigma da coevolução. Várias espécies de plantas, no entanto, são polinizadas por diferentes grupos de animais e classificadas como polifílicas, alotrópicas ou generalistas (Vogel 1954; Faegri & van der Pijl 1979; Endress 1994; Fenster *et al.* 2004). Os visitantes florais dessas plantas são menos previsíveis e/ou variam no tempo e no espaço (Gómez 2002; Ollerton *et al.* 2009; Johnson 2013).

Espécies vegetais fenotipicamente especializadas ou com características florais restritivas também podem ser polinizadas por diferentes grupos taxonômicos de animais como representantes de *Oenothera* L. (Onagraceae) do sul do Brasil. Embora apresentem longas corolas tubulares, são polinizadas por esfingídeos com peças bucais longas, abelhas e moscas diurnas (R.S. Avila obs. pess.). *Randia itatiaiae* (Rubiaceae), na Floresta Atlântica do Sudeste, e *Hancornia speciosa* (Apocynaceae), do Nordeste do Brasil, apresentam atributos florais característicos de esfingofilia e também são polinizadas adicionalmente por outros agentes polinizadores (borboletas, beija-flores e abelhas Euglossini – Darrault & Schlindwein 2005; Avila & Freitas 2011).

Na sequência apresentamos a caracterização original resumida das síndromes florais de acordo com Vogel (1954), van der Pijl (1960; 1961) e Faegri & van der Pijl (1979):

Anemofilia: Polinização pelo vento. Flores anemófilas não apresentam coloração e estruturas atrativas a visitantes florais; cor normalmente verde ou esbranquiçada e o perianto fortemente reduzido ou ausente; flores sem néctar, inodoras, frequentemente unissexuais ou com dicogamia nítida; estigmas

longos, expostos e com superfície grande, frequentemente ramificados; estames grandes e expostos, com enorme produção de pólen pulverulento com pouca ornamentação. A razão pólen-óvulo geralmente é muito grande.

Melitofilia. Polinização por abelhas. Flores com antese diurna; cores variando do ultravioleta ao amarelo intenso, frequentemente com guias visuais de néctar ou pólen; flores geralmente delicadas e com poucos elementos de sustentação, labiadas, papilionadas, em forma de disco, infundibuliformes; odor frequentemente presente, “agradável” ao olfato humano; néctar muitas vezes escondido, em pequena quantidade e com concentração alta de açúcares; recursos florais: pólen, néctar, óleo e, em alguns casos, resinas e voláteis florais.

Psicofilia: Polinização por borboletas. Flores com antese diurna, cores amarela, laranja, vermelho, azul, branco, roxo e rosa; geralmente com guias de néctar. As flores são delicadas, eretas, frequentemente hipocrateriformes, tubulares, em forma de pincel, às vezes, com cálcres. O recurso floral é quase exclusivamente néctar, com nectário escondido; com poucos grãos de pólen, odor agradável.

Esfingofilia (+falenofilia): Polinização por esfingídeos (Sphingidae) e outras mariposas (principalmente Noctuidae) noturnas. Antese e liberação de odor noturna, cores branca e creme; sem guia de néctar; flores delicadas, hipocrateriformes, com tubos florais estreitos e compridos, sem plataforma de pouso, em forma de pincel; orientação das flores frequentemente horizontal. O néctar é o único recurso presente e encontra-se profundamente escondido, é pouco concentrado e produzido em grande quantidade; odor muito forte, adocicado até narcótico. Algumas vezes a esfingofilia é inserida junto à falenofilia (Faegri & van der Pijl 1979).

Miofilia: Polinização por moscas. A cor das flores varia de castanha, vermelha, amarela, esverdeada, geralmente com manchas coloridas abundantes, com brilho forte, superfície verrucosa; antese sem periodicidade; flor aberta, em forma de disco, frequentemente com armadilhas que mantêm moscas temporariamente presas; odor muito forte, desagradável e até repugnante, assemelhando-se à material em decomposição; muitas vezes sem recursos florais; néctar, se presente, com acesso livre; flores pouco delicadas, às vezes muito grandes e com apêndices filiformes; frequentemente perto da superfície do solo. A sapromiofilia – associação entre flores que imitam carcaça ou excrementos e moscas relacionadas a estes substratos – é um pouco mais bem estudada.

Cantarofilia: Polinização por besouros. Flores geralmente com antese noturna ou crepuscular; sem coloração específica, frequentemente verdes ou esbranquiçadas; flores/inflorescências abertas em forma de disco ou formando uma câmara de polinização; flores robustas, grandes; termogênese; flores/inflorescências com produção de odores fortes, volatilização de odores florais no início da antese; tecidos florais utilizados como recurso alimentar pelo visitante; flores/inflorescências, em geral, com protoginia.

Ornitofilia: Polinização por aves. Antese diurna; flores com cores conspicuas – vermelho, amarelo, laranja, azul, lilás, branco; geralmente sem guia de néctar; sem odor; néctar em grande quantidade, geralmente profundamente escondido, em baixa concentração; flores frequentemente em forma de tubo, pincel, goela e, às vezes, também flores labiadas; flores geralmente robustas, mecanicamente fortalecidas; frequentemente com sistema capilar que faz que o néctar flua apenas quando tocado e não escorra da flor.

Quiropterofilia: Polinização por morcegos. Antese noturna, geralmente restrita a uma noite; flores com cores pouco conspicuas, esbranquiçadas, avermelhadas, esverdeadas, castanhas e sem guia de néctar; flores ou inflorescências grandes, robustas, perianto geralmente carnoso e com abertura ampla; forma campanulada, labiada, em forma de pincel; flores expostas, com livre acesso (cauliflora, flageliflora, flores elevadas da folhagem); forte odor noturno, lembrando algo fermentado; quantidade muito grande de néctar e pólen; frequentemente, grande quantidade de estames.

Além dos grupos definidos pelas síndromes florais, várias outras interações planta-polinizador configuram associações altamente especializadas (Rech & Brito 2012). Entre esses sistemas podem ser citadas a rara polinização de flores usando a água como veículo (hidrofilia), a polinização de flores que fornecem substrato para alimentação de larvas (por exemplo, *Ficus*, Moraceae e pequenas vespas) (Capítulo 13) ou, ainda, sítios de reprodução e oviposição (Araceae, Aristolochiaceae, Balanophoraceae e diversas espécies de Coleoptera, Lepidopera, Diptera) (Pellmyr & Thien 1986), e a polinização de flores que imitam feromônios de fêmeas e são polinizadas por machos de certas abelhas ou vespas na tentativa de copular com a flor (Schiestl 2005; Mant *et al.* 2005; Vereecken *et al.* 2011; 2012).

No Brasil já foram descritas algumas associações interdependentes entre plantas e abelhas oligoléti-cas: *Cajophora* (Loasaceae) e *Bicolletes* (Colletidae), *Eichornia* (Pontederiaceae) e *Ancyloscelis* (Apidae, Emphorini), *Cordia* (Cordiaceae) e *Ceblurgus* (Halictidae), *Hydrocleys* (Alismataceae) e *Protodiscelis* (Colletiadae) (Schlindwein & Wittmann 1997; Alves-dos-Santos & Wittmann 1999; Milet-Pinheiro & Schlindwein 2008). Nessas associações, as abelhas são os únicos polinizadores efetivos e coletam pólen

de poucas espécies de plantas que polinizam. Estudos recentes com abelhas oligoléticas indicam que propriedades químicas do pólen restringem sua utilização a espécies de abelhas fisiologicamente adaptadas em digeri-lo (Praz *et al.* 2008; Sedivy *et al.* 2008; 2011; 2013). Essa restrição química imposta por essas plantas na digestão dos seus grãos de pólen abre caminho para uma visualização do processo de polinização de forma muito mais ativa. Nesse sentido, os visitantes florais fitófagos teriam suas interações modeladas por princípios similares aos descritos para interações entre plantas e herbívoros.

O pólen que atua na polinização é o mesmo do qual as abelhas se alimentam; dessa forma, para se valer do serviço de polinização, essas plantas precisam arcar com a perda de grande quantidade dos grãos que vão para alimentação da cria dos seus polinizadores (Schlindwein *et al.* 2005), o chamado “dilema do pólen”. As plantas que apresentam restrições digestivas em seus grãos de pólen podem aumentar, via filtração, a especificidade e a constância dos seus visitantes florais, aumentando consecutivamente as chances de se reproduzirem. Em contrapartida, para o visitante a capacidade de digerir pólen com determinadas características tóxicas pode ter um custo extra ou até ser mutuamente exclusiva, de forma que sistemas espécie-específicos podem ser a consequência esperada nesses cenários e, além disso, muito mais comuns do que imaginado previamente (Sedivy *et al.* 2013).

A questão emblemática do conceito de síndromes está na premissa de evolução unidirecional e contínua das relações entre flores e polinizadores. O mecanismo evolutivo subjacente às síndromes de polinização foi proposto por Stebbins (1970) e ficou conhecido como “princípio do polinizador mais efetivo”. De acordo com esse princípio a seleção natural deveria filtrar características ecofisiológicas ou estruturais que melhor atraíssem o polinizador mais efetivo.

Dessa forma, dado o tempo suficiente, plantas e polinizadores tenderiam a coadaptarem-se, culminando em relações especializadas. No entanto, em muitos sistemas, a morfologia floral não é resultado apenas da interação com o polinizador mais efetivo (Aigner 2004).

Na perspectiva do paradigma da especialização, os grupos em interação seguem necessariamente para cenários progressivamente mais especializados, chegando ao ponto em que se podem prever grupos de polinizadores baseando-se em caracteres florais. Já na primeira abordagem sobre interações entre flores e polinizadores, Sprengel (1793) fez previsões acerca de possíveis polinizadores a partir das características florais (Capítulo 1). Darwin (1862) previu a polinização por uma mariposa de língua extremamente longa para a orquídea malgaxe *Angraecum sesquipedale*. A confirmação veio muitos anos depois, com o descobrimento do esfingídeo *Xanthopan morgani praedicta* Rothschild & Jordan, 1903 cujo epíteto específico faz alusão à previsão de Charles Darwin (Nilsson *et al.* 1987). No entanto, a partir da década de 1990, o poder preditivo e as premissas evolutivas que sustentam o conceito de síndromes de polinização foram questionados (Waser *et al.* 1996).

Na sequência, o aprimoramento nos estudos com redes de interação entre visitantes florais e plantas em nível de comunidade indicaram o predomínio de relações generalistas entre plantas e visitantes florais (Waser & Ollerton 2006), e a estratégia generalista de polinização emergiu como uma interação estável (Gómez 2002). No entanto, estudos de redes “mutualistas”, em geral, precisam se basear no simples registro de um visitante floral numa flor em levantamentos padronizados, sem avaliar o papel do visitante como polinizador efetivo, o que facilmente pode levar a uma distorção da importância das diferentes espécies como polinizadores (King *et al.* 2013). Medir essas

variáveis em situações reais é bastante difícil, por isso a maioria dos estudos com redes de polinização considera as interações binárias e todos os visitantes florais, polinizadores. Essas abordagens, quando feitas de tal forma, estão muito mais próximas de redes tróficas do que de redes realmente mutualísticas (Capítulo 17).

Existem várias formas de classificar um sistema de polinização como especialista ou generalista. Um sistema de polinização generalista pode ser baseado na morfologia floral. Flores abertas com recursos facilmente acessíveis poderiam ser tratadas como generalistas; essa seria a definição de especialização fenotípica de Ollerton *et al.* (2007). Por outro lado, o número efetivo de interações entre uma espécie de planta e seus polinizadores pode ser considerado determinante do grau de generalização da interação, generalização ecológica para Ollerton *et al.* (2007). Por último, os mesmos autores definem “generalização/especialização funcional” como o número de espécies não relacionadas filogeneticamente, porém similares na morfologia e comportamento, com o qual uma espécie de planta interage. Nesse sentido, uma espécie com alto grau de generalização ecológica pode ser um especialista funcional caso os visitantes sejam equivalentes e exerçam uma pressão seletiva coletiva similar.

Poucos estudos até o momento tentaram definir o poder preditivo das síndromes de polinização a partir de dados de comunidades completas (Ollerton *et al.* 2009; Johnson 2013). De maneira geral, parece haver alguns atributos facilmente associáveis a grupos de polinizadores, os quais, no entanto, não apresentam aplicação universal. Flores polinizadas por moscas e abelhas foram os grupos mais facilmente previsíveis pela análise de Ollerton *et al.* (2009), enquanto foram pouco distinguíveis na análise de Johnson (2013). Vale ressaltar que ambos os autores usaram conjuntos de dados e ferramentas de análise diferentes.

Um aspecto importante para a qualificação de um visitante floral como polinizador efetivo é sua frequência de visita a determinada espécie de planta em flor (Herrera 1989; Ne'eman *et al.* 2010). Como é fácil de ser medida, infelizmente é muitas vezes tomada como sinônimo da efetividade de um polinizador. Mesmo redes de interação quantitativas não se tornam mais realistas quando consideram apenas frequência sem considerar efetividade. Abelhas-sem-ferrão e *Apis mellifera* muitas vezes são visitantes florais altamente frequentes devido ao recrutamento das operárias até fontes de recursos florais atrativos (Rech *et al.* 2011). Em árvores com floração maciça, todas, ou a maioria, as visitas dessas abelhas resultam em fluxo polínico geitonogâmico, por isso não podem ser consideradas polinizadores efetivos nesses casos, podendo até atuar como antagonistas, reduzindo o recurso utilizado também pelos polinizadores (Ollerton *et al.* 1999). Quando a espécie de planta é autoincompatível, esse indicador de efetividade pode ficar ainda mais prejudicado.

Outra razão que demanda o uso da frequência associada com a qualidade da visita é que o pólen de outros indivíduos coespecíficos (pólen xenogâmico) transportado na superfície de um visitante floral pode ser perdido rapidamente em poucas visitas na copa da mesma árvore. Assim, em *Hancornia speciosa* (Apocynaceae, mangaba), que é autoincompatível (Darrault & Schlindwein 2005), somente as primeiras três visitas florais resultam na formação de frutos (Pinto *et al.* 2008). Além disso, o pólen já depositado na superfície estigmática de *Inga* (Fabaceae-Mimosoideae) em experimento de suplementação polínica foi parcialmente removido por um excessivo número de visitas por flor (Avila *et al.* não publicado). As visitas repetidas também podem obstruir a superfície estigmática e impedir que pólen proveniente de polinização cruzada possa germinar (Lloyd & Webb 1986).

Um exemplo de estudo que classificou a importância de um polinizador tendo em vista vários aspectos de seu comportamento foi realizado por Stone (1996). Nesse estudo a autora considerou que a importância de cada polinizador era produto de: (a) frequência de visitas; (b) número de indivíduos de plantas visitadas pelo total de visitas contadas; (c) proporção de visitas enquanto ainda havia pólen disponível; (d) quantidade de grãos de pólen transferidos por visita; (e) proporção de grãos de pólen compatíveis. A autora classificou os visitantes florais para uma estação reprodutiva, mas cabe pontuar que muitos sistemas, mesmo estudados em anos consecutivos e locais diferentes, mostraram-se extremamente variáveis tanto no tempo quanto no espaço (Alarcón *et al.* 2008; Herrera 2005). Entender em que ponto do contínuo antagonista-mutualista uma determinada espécie está assentada demanda conhecer suas relações estruturadas no tempo e no espaço, e essa discussão abarca um forte componente de teoria de nicho (Waser *et al.* 1996). Além disso, cada sistema pode ter especificidades que facilitam ou complicam a medição de determinadas variáveis, de forma que cada estudo deve ter em conta claramente seus objetivos e as limitações do modelo de estudo para a resolução da questão proposta.

Outro aspecto importante é olhar a interação do ponto de vista do visitante, e não apenas da planta. Pode-se ver a natureza antagonista da relação ao se considerar o interesse de uma abelha em visitar determinada flor (Westerkamp 1997; Waser 2006). Nesse sentido, grande parte da especialização fenotípica floral pode ser entendida como uma estratégia que evita a retirada de grãos de pólen (microgametófitos) por visitantes que não irão potencialmente transportá-lo até outro indivíduo da mesma espécie (Junker & Blüthgen 2010) (Capítulo 19, com relação à especialização fenotípica no aumento da constância floral). Sob essa perspectiva, o fenótipo floral seria

o resultado da pressão exercida pelos mutualistas e antagonistas florais, atuando a morfologia floral como um filtro. Essa ideia foi proposta por Renner (1989) para explicar a evolução de anteras poricidas, as quais, além de depositar o pólen com maior acurácia no corpo de um polinizador, também atuariam diminuindo as chances de roubo por visitantes não polinizadores como trigonas e sirfídeos. Estudos recentes têm reforçado a perspectiva de flores como filtros, demonstrando a função de odores repelindo polinizadores facultativos e atraindo polinizadores efetivos (Capítulo 7) (Junker & Blüthgen 2010).

Aparentemente existe uma demanda conflitiva entre especialização, que aumenta a acurácia na transferência de grãos de pólen e diminui a atuação de antagonistas, e generalização, que aumenta a probabilidade de um visitante qualquer transferir pólen, mas, também, o desperdício de gametas por deposição imprópria dos mesmos (Morales & Traveset 2008; Mitchell *et al.* 2009). Dessa forma, poderia se esperar que espécies com polinização generalista fossem mais comuns em ambientes de colonização recente (pioneiras) ou em áreas onde determinados grupos de polinizadores fossem menos previsíveis (Olesen *et al.* 2002; Baker 1955; 1967). De fato, essa ideia já foi parcialmente corroborada e os poucos casos de reversão de sistemas de polinização especialistas para generalistas, devidamente mapeados sobre uma filogenia, ocorreram após migração da planta em questão para ambientes de ilhas (Armbruster & Baldwin 1998; Martén-Rodriguez *et al.* 2011).

Angiospermas e polinizadores juntos formam um dos maiores grupos de organismos em interação, dominando a paisagem terrestre em biomassa e exuberância e sustentando boa parte das cadeias ecológicas (Ollerton 2006). Dado que a maioria das plantas depende de polinização, o mutualismo de polinização conecta mais de meio milhão de espécies

(Ollerton 2011). Nesse processo interagem grupos funcionais de plantas e polinizadores, muitas vezes formados por organismos não filogeneticamente relacionados, que exercem pressões seletivas mútuas ou não, ou, ainda, que requerem pré-adaptações para poder interagir, o que gera então síndromes funcionais muito mais do que taxonômicas (Fenster *et al.* 2004). Dentro desses grupos funcionais, linhagens podem interagir muito mais fortemente e desencadear rotas evolutivas mais específicas, nas quais a especialização pode ser o padrão observado. Convergência dentro de redes mutualísticas e especialização, no entanto, não significam processos unidirecionais, reforçando sempre a natureza dinâmica dos processos ecológicos e evolutivos.

Agradecimentos

ARR agradece à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), ao Fundo de Apoio ao Ensino, à Pesquisa e Extensão da Universidade Estadual de Campinas (FAPEX/UNICAMP), ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia (UNICAMP) e ao Programa Santander Universities pelo apoio financeiro recebido.

Referências bibliográficas

- Aigner, P.A. 2004. Floral specialization without trade-offs: optimal corolla flare in contrasting pollination environments. **Ecology**, 85, 2560-2569.
- Alarcón, R.; Waser, N.M. & Ollerton, J. 2008. Year-to-year variation in the topology of a plant-pollinator interaction network. **Oikos**, 117, 1796-1807.
- Alves-Dos-Santos, I. & Wittmann, D. 1999. The proboscis of the long-tongued *Ancylloscelis* bees (Anthophoridae, Apoidea), with remarks on flower visits and pollen collecting with the mouth parts. **Journal of the Kansas Entomological Society**, 72, 253-264.
- Armbruster, W.S. & Baldwin, B.G. 1998. Switch from specialized to generalized pollination. **Nature**, 394, 632.
- Avila Jr., R.S. & Freitas, L. 2011. Frequency of visits and efficiency of pollination by diurnal and nocturnal lepidopterans for the dioecious tree *Randia itatiaiae* (Rubiaceae). **Australian Journal of Botany**, 59, 176-184.
- Baker, H.G. 1955. Self-compatibility and establishment after "long-distance" dispersal. **Evolution**, 9, 347-349.
- Baker, H.G. 1967. Support for Baker's law as a rule. **Evolution**, 21, 853-856.
- Darrault, R.O. & Schlindwein, C. 2005. Limited fruit production in *Hancornia speciosa* (Apocynaceae) and pollination by nocturnal and diurnal insects with long mouth parts. **Biotropica**, 37, 381-388.
- Darwin, C. 1862. **On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects and on the good effects of intercrossings**. New York, D. Appleton, pp. 197-198.
- Delpino, F. 1868-1875. Ulteriori Osservazioni sulla dicogamia nel regno vegetale, Milano, pt. I (1868/69), pt. II, Fasc. 1 (1870), fasc. 2 (1875). **Estratto dagli Atti della Soc. Ital. Sci. Nat.**, Milano, Vol. XI e XII.
- Endress, P. K. 1994. **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**. Cambridge, Cambridge Univ. Press, 511 p.
- Faegri, K. & Van der Pilj L. 1966, 1971, 1979. **The principles of pollination ecology**. 1th, 2th e 3th ed. New York, Pergamon Press, 291pp.
- Fenster, C.B.; Armbruster W.S.; Wilson P.; Thomson J.D. & Dudash M.R. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, 35, 375-403.
- Gómez, J.M. 2002. Generalización en las interacciones entre plantas y polinizadores. **Revista Chilena de Historia Natural**, 75, 105-115.
- Grant, V. & Grant K.A. 1965. **Flower pollination in the Phlox family**. New York, Columbia University Press.
- Herrera, C.M. 2005. Plant generalization on pollinators: species property or local phenomenon? **American Journal of Botany**, 92, 13-20.
- Herrera, C.M. 1989. Pollinator abundance, morphology, and flower visitation rate: analysis of the "quantity" component in a plant-pollinator system. **Oecologia**, 80, 241-248.
- Johnson, K.A. 2013. Are there pollination syndromes in the Australian epacrids (Ericaceae: Styphelioideae)? A novel statistical method to identify key floral traits per syndrome. **Annals of Botany**, 112, 141-149.

- Junker, R.R. & Blüthgen, N. 2010. Floral scents repel facultative flower visitors, but attract obligate ones. **Annals of Botany**, 105, 777-782.
- King, C.; Ballantyne, G. & Willmer, P.G. 2013. Why flower visitation is a poor proxy for pollination: measuring single-visit pollen deposition, with implications for pollination networks and conservation. **Methods in Ecology and Evolution**, 4, 811-818.
- Knuth, P. 1898-1905. **Handbuch der Blütenbiologie**. I. Band. Einleitung und Literatur. (1898); II. Band. Die bisher in Europa und im arktischen Gebiet gemachten blütenbiologischen Beobachtungen (1898-1899); III. Band. Die bisher in aussereuropäischen Gebieten gemachten blütenbiologischen Beobachtungen (1904-1905).
- Lloyd, D.G. & Webb, C.J. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms: I. Dichogamy. **New Zeal. Journal of Botany** 24: 135-162.
- Mant, J.; Peakall, R. & Schiestl, F.P. 2005. Does selection on floral odor promote differentiation among populations and species of the sexually deceptive orchid genus *Ophrys*? **Evolution**, 59, 1449-1463.
- Martén-Rodríguez, S.; Fenster, C. B.; Agnarsson, I.; Skog, L. E. & Zimmer, E. A. 2010. Evolutionary breakdown of pollination specialization in a Caribbean plant radiation. **New Phytologist**, 188, 403-417.
- Milet-Pinheiro, P. & Schlindwein, C. 2008. Comunidade de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) e plantas em uma área do Agreste pernambucano, Brasil. **Revista Brasileira de Entomologia**, 52, 625-636.
- Mitchell, R.J.; Flanagan, R.J.; Brown, B.J.; Waser, N.M. & Karron, J.D. 2009. New frontiers in competition for pollination. **Annals of Botany**, 103, 1403-1413.
- Morales, C.L. & Traveset, A. 2008. Interspecific pollen transfer: magnitude, prevalence and consequences for plant fitness. **Critical Reviews in Plant Sciences**, 27, 221-238.
- Müller, H. 1873. **Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. Ein Beitrag zur Erkenntniss des ursächlichen Zusammenhanges in der organischen Natur**. Leipzig, Wilhelm Engelmann, 478p.
- Müller, H. 1882. **Weitere Beobachtungne über Befruchtung der Blumen durch Insekten, Teil III**. Verhandlungen der nat. wiss. Ver. d. Preuss. Rheinl. U. Westph.
- Ne'eman, G.; Jürgens, A.; Newstrom-Lloyd, L.; Potts, S.G. & Dafni, A. 2010. A framework for comparing pollinator performance: effectiveness and efficiency. **Biological Reviews**, 85, 435-451.
- Nilsson, L.A.; Jonsson, L.; Ralison, L. & Randrianjohany, E. 1987. Angraecoid orchids and hawkmoths in central Madagascar: specialized pollination systems and generalist foragers. **Biotropica**, 19, 310-318.
- Olesen, J.M.; Eskildsen, L.I. & Venkatasamy, S. 2002. Invasion of oceanic island-pollination networks: importance of invader complexes and endemic super generalists. **Diversity and Distributions**, 8, 181-192.
- Ollerton, J. 1999. **The evolution of pollinator – plant relationships within the arthropods**. In: Melic, A. (eds.), Evolution and phylogeny of the arthropoda. Entomol. Zaragoza, Soc. Aragon, 741-758.
- Ollerton, J. 2006. **“Biological Barter”: patterns of specialization compared across different mutualisms**. Pp. 411-435. In: Waser, N.M. & Ollerton, J. (eds.) Plant-Pollinator Interactions: from Specialization to Generalization. Chicago, USA, University of Chicago Press.
- Ollerton, J.; Killick, A.; Lamborn, E.; Watts, S. & Whiston, M. 2007. Multiple meanings and modes: on the many ways to be a generalist flower. **Taxon**, 56, 717-728.
- Ollerton, J.; Masinde, S.; Meve, U.; Picker, M. & Whittington, A. 2009. Fly pollination in *Ceropegia* (Apocynaceae: Asclepiadoideae): biogeographic and phylogenetic perspectives. **Annals of Botany**, 103, 1501-1514.
- Ollerton, J.; Tarrant, S. & Winfree, R. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? **Oikos**, 120, 321-326.
- Pellmyr, O. & Thien, L.B. 1986. Insect reproduction and floral fragrances: keys to the evolution of the angiosperms? **Taxon**, 35, 76-85.
- Pinto, C.E.; Oliveira, R. & Schlindwein, C. 2008. Do consecutive flower visits within a crown diminish fruit set in mass flowering *Hancornia speciosa* (Apocynaceae)? **Plant Biology**, 10, 408-412.
- Praz, C.J.; Müller, A. & Dorn, S. 2008. Specialized bees fail to develop on non-host pollen: do plants chemically protect their pollen? **Ecology**, 89, 795-804.
- Rech, A.R. & Brito, V.L.G. 2012. Mutualismos extremos de polinização: história natural e tendências evolutivas. **Oecologia Australis**, 16, 297-310.
- Rech, A.R.; Manente-Balestieri, F.C.L. & Absy, M.L. 2011. Reproductive biology of *Davilla kunthii* A. St-Hil. (Dilleniaceae) in Central Amazonia. **Acta Botanica Brasilica**, 25, 487-496.
- Renner, S.S. 1989. A survey of reproductive biology in Neotropical Melastomataceae and Memecylaceae. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, 76, 496-518.

- Schiestl, F.P. 2005. On the success of a swindle: pollination by deception in orchids. **Naturwissenschaften**, 92, 255-264.
- Schlindwein, C. & Wittmann, D. 1997. Micro-foraging routes of *Bicolletes pampeana* (Colletidae) and bee-induced pollen presentation in *Cajophora arechavaletae* (Loasaceae). **Botanica Acta**, 110, 177-183.
- Schlindwein, C.; Wittmann, D.; Martins, C. F.; Hamm, A.; Siqueira, J. A.; Schiffler, D. & Machado, I. C. 2005. Pollination of *Campanula rapunculus* L. (Campanulaceae): How much pollen flows into pollination and into reproduction of oligolectic pollinators? **Plant Systematics and Evolution**, 250, 147-156.
- Sedivy, C.; Dorn, S.; Widmer, A. & Müller, A. 2013. Host range evolution in a selected group of osmiine bees (Hymenoptera: Megachilidae): the Boraginaceae-Fabaceae paradox. **Biological Journal of the Linnean Society**, 108, 35-54.
- Sedivy, C.; Müller, A. & Dorn, S. 2011. Closely related pollen generalist bees differ in their ability to develop on the same pollen diet: evidence for physiological adaptations to digest pollen. **Functional Ecology**, 25, 718-725.
- Sedivy, C.; Praz, C.J.; Müller, A.; Widmer, A. & Dorn, S. 2008. Patterns of host-plant choice in bees of the genus *Chelostoma*: the constraint hypothesis of host-range evolution in bees. **Evolution**, 62, 2487-2507.
- Sprengel, C.K. 1793. 1793: **Das entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen**. Berlin [Reprint Berlin 1893, Leipzig 1894, Lehre & New York 1972].
- Stebbins, G.L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms I: pollination mechanisms. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 1, 307-326.
- modes: on the many ways to be a generalist flower. **Taxon**, 56, 717-728.
- Ollerton, J.; Masinde, S.; Meve, U.; Picker, M. & Whittington, A. 2009. Fly pollination in *Ceropegia* (Apocynaceae: Asclepiadoideae): biogeographic and phylogenetic perspectives. **Annals of Botany**, 103, 1501-1514.
- Ollerton, J.; Tarrant, S. & Winfree, R. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? **Oikos**, 120, 321-326.
- Pellmyr, O. & Thien, L.B. 1986. Insect reproduction and floral fragrances: keys to the evolution of the angiosperms? **Taxon**, 35, 76-85.
- Pinto, C.E.; Oliveira, R. & Schlindwein, C. 2008. Do consecutive flower visits within a crown diminish fruit set in mass flowering *Hancornia speciosa* (Apocynaceae)? **Plant Biology**, 10, 408-412.
- Praz, C.J.; Müller, A. & Dorn, S. 2008. Specialized bees fail to develop on non-host pollen: do plants chemically protect their pollen? **Ecology**, 89, 795-804.
- Rech, A.R. & Brito, V.L.G. 2012. Mutualismos extremos de polinização: história natural e tendências evolutivas. **Oecologia Australis**, 16, 297-310.
- Rech, A.R.; Manente-Balestieri, F.C.L. & Absy, M.L. 2011. Reproductive biology of *Davilla kunthii* A. St-Hil. (Dilleniaceae) in Central Amazonia. **Acta Botanica Brasilica**, 25, 487-496.
- Renner, S.S. 1989. A survey of reproductive biology in Neotropical Melastomataceae and Memecylaceae. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, 76, 496-518.
- Schiestl, F.P. 2005. On the success of a swindle: pollination by deception in orchids. **Naturwissenschaften**, 92, 255-264.
- Schlindwein, C. & Wittmann, D. 1997. Micro-foraging routes of *Bicolletes pampeana* (Colletidae) and bee-induced pollen presentation in *Cajophora arechavaletae* (Loasaceae). **Botanica Acta**, 110, 177-183.
- Schlindwein, C.; Wittmann, D.; Martins, C. F.; Hamm, A.; Siqueira, J. A.; Schiffler, D. & Machado, I. C. 2005. Pollination of *Campanula rapunculus* L. (Campanulaceae): How much pollen flows into pollination and into reproduction of oligolectic pollinators? **Plant Systematics and Evolution**, 250, 147-156.
- Sedivy, C.; Dorn, S.; Widmer, A. & Müller, A. 2013. Host range evolution in a selected group of osmiine bees (Hymenoptera: Megachilidae): the Boraginaceae-Fabaceae paradox. **Biological Journal of the Linnean Society**, 108, 35-54.
- Sedivy, C.; Müller, A. & Dorn, S. 2011. Closely related pollen generalist bees differ in their ability to develop on the same pollen diet: evidence for physiological adaptations to digest pollen. **Functional Ecology**, 25, 718-725.
- Sedivy, C.; Praz, C.J.; Müller, A.; Widmer, A. & Dorn, S. 2008. Patterns of host-plant choice in bees of the genus *Chelostoma*: the constraint hypothesis of host-range evolution in bees. **Evolution**, 62, 2487-2507.
- Sprengel, C.K. 1793. 1793: **Das entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen**. Berlin [Reprint Berlin 1893, Leipzig 1894, Lehre & New York 1972].
- Stebbins, G.L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms I: pollination mechanisms. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 1, 307-326.
- Stone, J.L. 1996. Components of pollination effectiveness in *Psychotria suerrensii*, a tropical distylous shrub. **Oecologia**, 107, 504-512.
- Van der Pijl, L. 1960. Ecological aspects of flower evolution. I. Phyletic evolution. **Evolution**, 14, 403-416.

- Van der Pijl, L. 1961. Ecological aspects of flower evolution. II. Zoophilous flower classes. **Evolution**, 15, 44-59.
- Vereecken, N.J.; Streinzer, M.; Ayasse, M.; Spaethe, J.; Paulus, H.F.; Stökl, J.; Cortis, P. & Schiestl, F.P. 2011. Integrating past and present studies in *Ophrys* pollination – a comment to Bradshaw *et al.* **Botanical Journal of the Linnean Society**, 165, 329-335.
- Vereecken, N.J.; Wilson, C.A.; Hötling, S.; Schulz, S.; Banketov, S. & Mardulyn, P. 2012. Pre-adaptations and the evolution of pollination by sexual deception: Cope's rule of specialisation revisited. **Proceedings of the Royal Society of London B**, 279, 4786-4794.
- Vogel, S. 1954. Blütenbiologische Typen als Elemente der Sippengliederung, dargestellt anhand der Flora Südafrikas. **Botanische Studien**, 1, 1-338.
- Waser, N.M.; Chittka, L.; Price, M.V.; Williams N.M. & Ollerton J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. **Ecology**, 77, 1043-1060.
- Waser, N.M. & Ollerton, J. 2006. **Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization**. Chicago, USA, University of Chicago Press, 443pp.
- Westerkamp, C. 1997. Flowers and bees are competitors – not partners. Towards a new understanding of complexity in specialised bee flowers. **Acta Horticulturae**, 437, 71-74.



Foto: Pedro Viana

* Capítulo 8 *

Polinização abiótica

André Rodrigo Rech¹, Pedro Joaquim Bergamo¹ e Rodolfo Antônio de Figueiredo²

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Estadual de Campinas – Rua Monteiro Lobato, 255 – CEP: 13083-970 – Campinas-SP – Brasil – Caixa postal 1691. e-mail: andrerodrigorech@gmail.com

² Departamento de Desenvolvimento Rural, Centro de Ciências Agrárias, Universidade Federal de São Carlos – Rod. Anhanguera, km 174 – CEP: 13600-970 – Araras-SP – Brasil – Caixa Postal 153.

*“Às vezes ouço passar o vento;
e só de ouvir o vento passar,
vale a pena ter nascido”*

(Fernando Pessoa)

Nesse capítulo revisamos brevemente a evolução da polinização em Angiospermas e aprofundamos a caracterização da polinização abiótica (vento e água). Iniciamos abordando o surgimento da polinização biótica em plantas. Baseados tanto em evidências paleontológicas quanto em reconstruções filogenéticas indicamos que a polinização abiótica é muito provavelmente uma condição derivada entre as Angiospermas. Na sequência apresentamos cada uma das formas de polinização abiótica (anemofilia e hidrofilia) bem como os sistemas mistos (envolvendo animais e vetores abióticos). Ao longo do texto chamamos atenção para os caracteres morfo-fisiológicos típicos de cada um dos modos de polinização abiótica, descrevendo como tais estruturas funcionam e interagem com os meios fluidos nos quais se deslocam. Destacamos que a polinização abiótica pode ser bastante eficiente, contrariando sua caracterização tradicional, além de apresentar um potencial imenso para estudos em ambientes tropicais ainda extremamente pouco estudados.

Sistemas de polinização bióticos e abióticos – Cenário paleoecológico

O modo de polinização das primeiras angiospermas é um debate antigo na ecologia da polinização. Por uma interpretação filogenética pouco parcimoniosa e também porque os pesquisadores imaginavam que o cenário ecológico devesse surgir do que julgavam ser o mais simples, a polinização abiótica foi considerada inicialmente como basal para as plantas com flores (Hu *et al.* 2012). Atualmente há o entendimento de que a polinização por insetos foi o modo dominante para as angiospermas no início do Cretáceo (há cerca de 145 milhões de anos), com o nível de especialização aumentando desde o Cretáceo médio (por volta de 100 milhões de anos) (Hu *et al.* 2008). Novas hipóteses filogenéticas mostram que as linhagens relacionadas com plantas atualmente polinizadas pelo vento ou água evoluíram dentro de grupos ancestralmente polinizados por animais (Hu *et al.* 2008; 2012). Essas rotas evolutivas demandaram, inclusive, pré-condições como a existência de flores pequenas, simples e com pólen seco (Culley *et al.* 2002).

Entre as gimnospermas o cenário parece ser o oposto. O aparecimento dos primeiros grãos de pólen dessas plantas ocorreu no registro fóssil há aproximadamente 364 milhões de anos (Traverse 2010). Uma evolução paralela ocorreu nas estruturas reprodutivas “femininas”, moldando uma armadilha que coletasse o pólen carregado pelo vento. Esses registros fósseis parecem indicar que o sistema de polinização mais ancestral das gimnospermas foi anemófilo (Taylor & Millay 1979). Essa afirmativa baseia-se também em dados obtidos a partir da análise dos sistemas de polinização sobre hipóteses filogenéticas, o que sustenta que as linhagens de gimnospermas recorrentemente têm grupos anemófilos basais, enquanto a zoofilia

é rara e derivada. Além disso, segundo Willis & McElwain (2002), entre 280-260 milhões de anos, quando surgiram várias linhagens de gimnospermas, o clima global teria sido mais quente e seco, condições que favoreceriam a anemofilia.

A descoberta, no entanto, de novos fósseis de gimnospermas do Mesozoico médio (por volta de 170 milhões de anos) reabriu o debate sobre a polinização biótica nesse grupo (Ren 1998; Ren *et al.* 2009; Bashkuev 2011). Nesse período, a polinização por tripes com pelos semelhantes aos das abelhas atuais apareceu associada à *Ginkgoales* (Penálver *et al.* 2012); e insetos mandibulados, provavelmente besouros, consumiam sacos polínicos de cicadáceas (Klavins *et al.* 2005). Embora existam evidências indicando uma diversidade maior de sistemas de polinização bióticos entre as gimnospermas primitivas, o debate sobre sua prevalência permanece aberto.

Os primeiros dados sobre polinização, mais especificamente sobre o transporte de estruturas reprodutivas, vieram de estudos do Carbonífero tardio (cerca de 300 milhões de anos) em plantas com grãos de pólen grandes e os órgãos reprodutivos distinguíveis de folhas (Labandeira *et al.* 2007). Diferente do que ocorre com os estudos de herbívoros que deixam marcas claras nas partes vegetais, não há métodos para quantificar diversidade e intensidade da interação entre plantas e polinizadores primitivos. Os primeiros dados que indicam a interação de insetos alimentando-se de grãos de pólen remontam ao Siluriano tardio e Devoniano inicial (cerca de 420 milhões de anos) e provêm da análise de coprólitos, o que precede os registros anteriores (Labandeira 2006; 2013a). Essas evidências sugerem que, ao final do Pensilvânico e Permiano (306-252 milhões de anos atrás), já poderia ter ocorrido transferência de grãos de pólen ou esporos entre plantas utilizadas como alimento por insetos (Labandeira 2013b). Esse processo reforça o

argumento de que a polinização é essencialmente uma relação antagonista (trófica), com conflitos de interesses claros para ambos os grupos em interação e que era, no início, essencialmente uma relação de fitofagia.

No Mesozoico médio (por volta de 170 milhões de anos) foram encontrados também insetos com probóscides longas com terminais esponjosos, que coletavam hipoteticamente gotas de polinização ou lâminas de substâncias energéticas, possivelmente açúcares, sobre estruturas florais (Labandeira 2013a, b). Percebe-se, dessa forma, que a coleta de líquidos em plantas é provavelmente posterior ao início da alimentação com pólen (Ren *et al.* 2009; Labandeira *et al.* 2007). O aparecimento de flores conspicuas e bissexuais, no registro fóssil do Cretáceo médio, é interpretado como uma evidência de especialização pela polinização por insetos mais recentes, passíveis de serem atraídos visualmente (Basinger & Dilcher 1984; Dilcher 2001). No entanto a maioria dos dados usados para se descrever o modo de polinização de plantas primitivas vem da morfologia de peças florais e, especialmente, dos grãos de pólen, e não de “interações fossilizadas” (Taylor & Hu 2010). Além disso, existe o problema de as comparações e a interpretação de funcionalidade das estruturas fósseis tomarem por parâmetro a ecologia de grupos contemporâneos (Hu *et al.* 2008), exclui-se assim a possibilidade da adaptação de estruturas para novas funções, o que para muitos casos parece pouco plausível.

Como um panorama da polinização das linhagens mais antigas das angiospermas não extintas, Hu *et al.* (2008) destacam que 86% das famílias possuem espécies polinizadas por insetos, enquanto apenas 17% têm polinização pelo vento. Entre as espécies polinizadas por insetos, 34% das famílias têm polinização cujo fenótipo sugere algum nível de especialização (especialização fenotípica *sensu*

Ollerton *et al.* 2007). Em contraste, entre as famílias com divergência basal de grupos mais recentes, como as monocotiledôneas, percebem-se apenas 40% das espécies polinizadas por insetos e 27% polinizadas pelo vento, além das famílias mais recentes desse clado serem quase que exclusivamente polinizadas pelo vento. Entre as eudicotiledôneas de ramos mais antigos, 56% das famílias apresentam espécies polinizadas por insetos (contra 63% pelo vento), das quais 78% apresentam polinização especializada, compatível com alguma síndrome de polinização (Hu *et al.* 2008). Vale destacar que a polinização por aves e morcegos não é relatada entre os grupos mais antigos dentre as angiospermas contemporâneas (Proctor *et al.* 1996; Ackerman 2000).

Outro caráter cuja importância tem sido progressivamente reconhecida como indicador da pressão seletiva exercida por polinizadores é a agregação polínica (Hu *et al.* 2008), que pode ser causada por fluidos, trífina, óleos (pollenkit), viscina, entre outros, os quais conectam grãos de pólen. Os agregados são uniformes e de diversos tamanhos, de acordo com a espécie, e facilitam a adesão ao corpo dos animais polinizadores (Pacini 2000). Por uma questão física do deslocamento de partículas no meio aéreo, os agregados são muito raros em plantas anemófilas (Ackerman 2000). Embora muito útil, o uso de agregados polínicos na interpretação fóssil deve ser utilizado com cautela, uma vez que os mesmos podem ser formados também naturalmente pela permanência de aglomerados de pólen nas anteras e peletes fecais ou massas coletadas por insetos (Lupia *et al.* 2002).

Os registros fósseis mais antigos de flores das angiospermas datam de 127 milhões de anos, encontrados em depósitos de Portugal e da Austrália, indicando serem muito semelhantes a flores de Magnoliidae e de paleoervas que cresciam em ambientes brejosos na região paleotropical (Taylor &

Rickey 1990; Friss *et al.* 1999; Willis & McElwain 2002). Dados moleculares sugerem que as primeiras monocotiledôneas tiveram origem e diversificaram entre 147 e 128 milhões de anos atrás; já para eudicotiledôneas essas datas estão por volta de 125 e 116 milhões de anos (Bremer 2000; Judd & Olmstead 2004). Para o maior grupo de polinizadores, as abelhas, tanto dados moleculares quanto fósseis indicam um padrão similar de diversificação no início do Cretáceo (Grimaldi & Engel 2005). Além disso, parece haver um aumento da polinização pelo vento ou especializada em direção ao final do Cretáceo, corroborando o padrão de irradiação adaptativa das angiospermas (Hu *et al.* 2012; Lunau 2004). Nesse sentido, o entendimento atual é de que sistemas de polinização abióticos configuram especializações e evoluíram a partir de sistemas de polinização com vetores bióticos.

Polinização abiótica: definição

Polinização abiótica é a denominação que se dá ao processo de transferência de grãos de pólen do órgão reprodutivo masculino de uma flor para o órgão reprodutivo feminino da mesma ou de outra flor do mesmo ou de diferente indivíduo através de um meio fluido (ar ou água) (Fig. 15.1) sem a participação de algum vetor biótico (Ackerman 2000). Tanto Darwin (1876) quanto Faegri & van der Pijl (1979) afirmaram que a polinização abiótica seria um processo pouco efetivo, que desperdiça pólen, uma vez que sua transferência não é direcional, no entanto essa ideia já parece completamente refutada frente aos estudos atuais (Cruden 2000; Friedman & Barrett 2009a). Prova da efetividade da polinização abiótica é que ela evoluiu e se mantém em cerca de 20% das famílias de angiospermas e na maioria das gimnospermas (Ackerman 2000). Além disso, entre

as angiospermas dioicas a proporção de espécies polinizadas abioticamente sobe para 30% (Renner & Ricklefs 1995).

De acordo com Ackerman (2000), as características comuns às plantas polinizadas abioticamente são: 1) a produção de pólen, 2) a exposição das anteras e dos estigmas, 3) a redução das partes florais não férteis e 4) a diclinia. No entanto cada sistema de polinização abiótica apresenta particularidades relacionadas ao tipo de meio fluido pelo qual se deslocam as partículas (grãos de pólen) que permitem diferenciar em linhas gerais a polinização pela água da polinização pelo vento. Essas diferenças são relacionadas a tamanho, formato e ultraestrutura do grão de pólen e do estigma, sistema reprodutivo e particularidades ambientais de cada meio no qual ocorre o deslocamento (Niklas 1992; Ackerman 2000).

Anemofilia

A polinização pelo vento (anemofilia) é considerada comum e importante por Proctor *et al.* (1996), sendo o principal sistema de polinização em cerca de 10% das espécies de angiospermas (Friedman & Barrett 2009a). Levantamentos realizados em biomas brasileiros mostram que as espécies anemófilas podem compreender de 2% (Machado & Lopes 2004, para a Caatinga) até 13,6% das espécies (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger 1988, para o Cerrado). A polinização anemófila em angiospermas é considerada derivada e evoluiu mais de 60 vezes independentemente (Ackerman 2000; Friedman & Barrett 2009a; Hu *et al.* 2012). No entanto foi demonstrada também a reversão para polinização entomófila em grupos como Cyperaceae (majoritariamente anemófilo) associada à mudança na coloração das flores, na morfologia polínica e na presença de odor (Wragg & Johnson 2011).

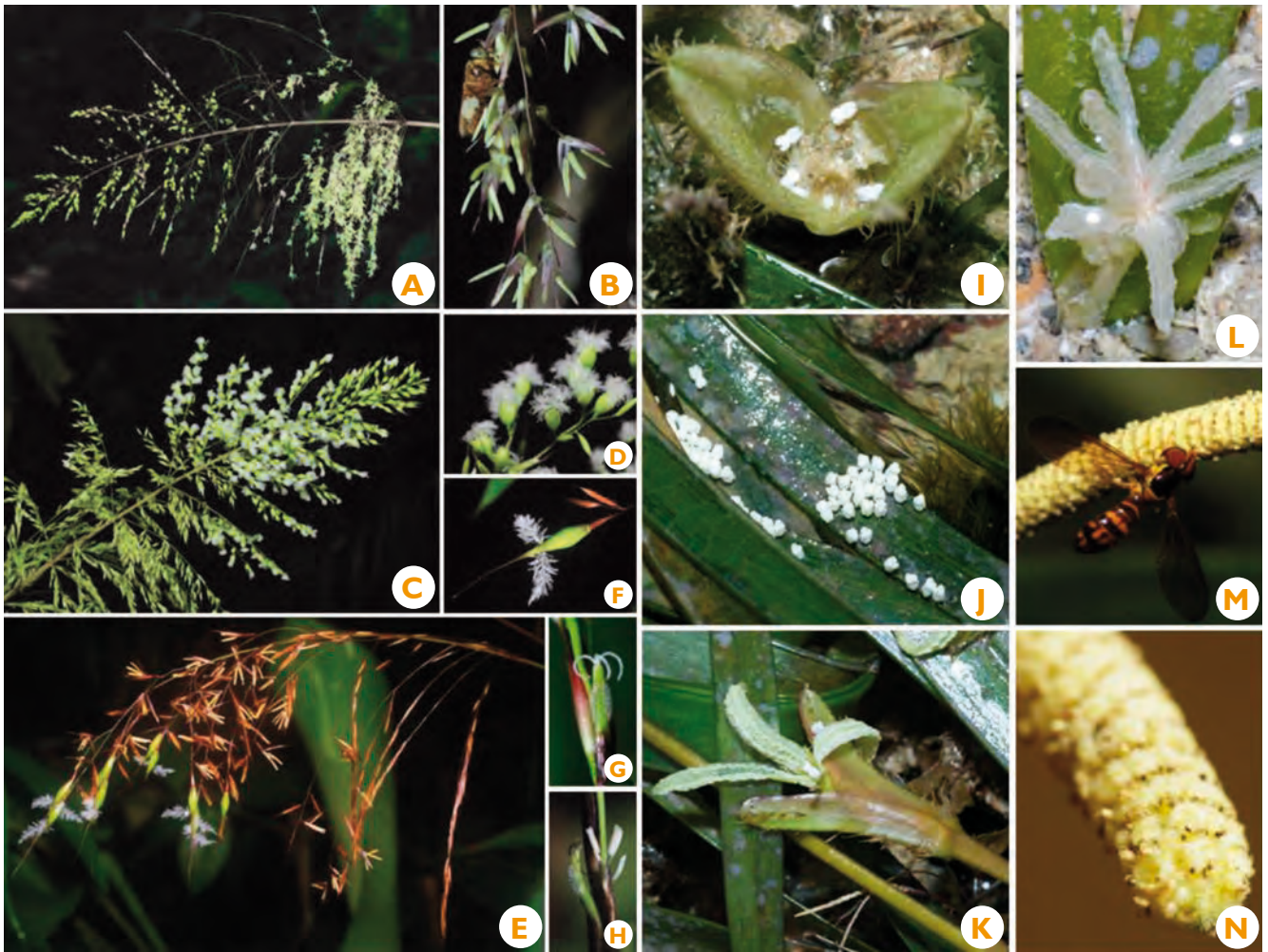


Figura 8.1 Imagens representativas dos dois principais modos de polinização abiótica e polinização ambófila. (A-H) Polinização pelo vento. (I-L) Polinização pela água. (M-N) Polinização ambófila. –(A) Inflorescência de *Parodiolyra micrantha* na fase masculina. –(B) Flores masculinas com pólen sendo pilhado por *Trigona* sp. –(C) Inflorescência de *P. micrantha* na fase feminina. –(D) Detalhe das flores femininas com estigmas plumosos. –(E) Inflorescência de *Olyra ciliatifolia* em fase feminina. –(F) Detalhe dos longos estigmas plumosos de *O. ciliatifolia*. –(G) Flor feminina de *Pharus* cf. *lappulaceus*. –(H) Flor masculina de *P. cf. lappulaceus* ao lado da flor feminina já senescente evidenciando a protoginia. –(I) Inflorescência masculina de *Enhalus acoroides*, uma espécie epi-hidrófila. –(J) Flores masculinas de *E. acoroides* livres na coluna d'água. –(K) Inflorescência feminina de *E. acoroides*. –(L) Flor feminina de *Thalassia hemprichii*, uma espécie hipo-hidrófila. –(M) Inflorescência de *Piper* sp., um caso de ambofilia, sendo visitada por *Syrphidae*. –(N) Detalhe das flores masculinas de *Piper* sp. Créditos das fotos: A-H – Pedro Viana; I-L – Ria Tan/ www.wildsingapore.com; M-N – Leonardo Ré Jorge.

As plantas anemófilas geralmente apresentam características que permitem a maior eficácia do vento como agente transportador de pólen, como flores reduzidas e agrupadas em inflorescências, filetes dos estames longos e pendentes, mantidos longe das partes vegetativas, o que aumenta a aerodinâmica (Culley

et al. 2002), grande quantidade de pólen (embora essa característica não seja universal), grãos de pólen relativamente pequenos (entre 17 e 58 μm) (Friedman & Barrett 2009a) e pulverulentos, estigmas plumosos e com ampla superfície e pequeno número de óvulos (Culley *et al.* 2002). Existe ainda uma aparente

redução na quantidade de aberturas dos grãos de pólen anemófilos, o que foi interpretado como sendo um fator que reduz a desidratação dos mesmos (Crane 1986). No entanto, mesmo perdendo menos água, os grãos de pólen anemófilos parecem ter a vida, em geral, muito mais curta que a dos grãos de plantas zoófilas (Dafni & Firmage 2000).

Grãos de pólen e estigmas de plantas anemófilas apresentam cargas elétricas opostas (positiva no pólen e negativa no estigma) (Gan-Mor *et al.* 1995). Dessa forma, pode haver uma anulação da deflexão sofrida por pequenas partículas, como o grão de pólen em movimento, pela atração exercida entre essas cargas elétricas contrárias (Niklas 1992). Em geral, o tamanho do grão de pólen assume papel importante, uma vez que grãos muito pequenos tendem a sofrer desvios de suas rotas em função das camadas de ar ao redor do estigma, enquanto grãos muito grandes tendem a deslocarem-se por distâncias menores a partir da planta doadora (Niklas 1985; Taylor & Hu 2010). A importância do tamanho polínico pode ser vista em espécies de *Plantago* (Plantaginaceae); nas anemófilas os grãos são uniformes e regulares, enquanto nas cleistogâmicas ocorre uma variação muito maior entre grãos de um mesmo indivíduo (Primack 1978). Aparentemente, grosso modo, é possível prever o tamanho polínico com base no tamanho da flor ou inflorescência que o recebe (Friedman & Harder 2004).

Com relação à distância de dispersão do pólen anemófilo, a maioria dos grãos de pólen liberados por um indivíduo é depositada perto do mesmo, mas alguns podem ser levados pelo vento a distâncias muito grandes (Proctor *et al.* 1996). Por exemplo, Bittencourt & Sebbenn (2007) verificaram que polinização cruzada efetiva entre indivíduos de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze variou de 0,4 a 3,3 ha. Embora nem todas as plantas anemófilas sejam autoincompatíveis, as que são apresentam as maiores

taxas de fluxo gênico já registradas para angiospermas (Hamrick *et al.* 1995). Entre as gimnospermas anemófilas podem ser encontradas adaptações que teoricamente levam os grãos de pólen a atingirem maiores distâncias de voo, como os sacos aéreos, os quais também parecem ter relação com a flutuação dos grãos na gota de polinização existente nessas plantas (Ackerman 2000). Obviamente muitos fatores relacionados ao meio fluido pelo qual o pólen se desloca, à velocidade do vento, à colisão entre grãos, à aceleração da gravidade, à umidade relativa do ar e ao atrito são importantes nesse sistema, assim como a disposição espacial dos indivíduos com flores femininas e masculinas e o tempo da floração (Niklas 1985; Cruden 2000).

A razão pólen:óvulo em plantas anemófilas é normalmente muito alta (Cruden 2000). Inicialmente sugeriu-se que a pressão para aumento nessa quantidade de grãos viria da baixa probabilidade de deposição em um estigma coespecífico (Faegri & van der Pijl 1979), no entanto estudos manipulativos mostram que as morfologias floral e do grão de pólen, associadas à arquitetura de brácteas e ramos, atuam sinergicamente no aumento da deposição intraespecífica de pólen (Linder & Midgley 1996) e, dessa forma, a limitação de pólen em plantas anemófilas seria muito baixa (Friedman & Barrett 2009a). Experimentos com inflorescências reais e pedaços de gelatina usados como controle demonstraram que pedaços de gelatina recebem muito mais grãos de pólen misturados do que os estigmas de cada espécie, os quais tendem a receber mais pólen coespecífico (Linder & Midgley 1996). Que fatores então explicariam razões pólen:óvulo tão altas quanto 10^{15} :1 verificados em *Ambrosia* sp. (Ackerman 2000)?

Duas teorias competem, podendo inclusive ser complementares, na explicação do mecanismo subjacente ao padrão da razão pólen:óvulo em plantas

anemófilas. A primeira considera que, como não há investimento em atrativos nem em recursos que atraiam polinizadores, essa energia é então convertida em grãos de pólen, investimento que as plantas com polinização biótica não poderiam fazer (Niklas 1992). Alternativamente, Cresswell *et al.* (2004) defendem que a ausência de características atrativas, como grandes corolas, se daria por uma seleção positiva para aumento da aerodinâmica e facilitação da deposição polínica em detrimento de uma seleção negativa pelo desperdício de energia com tais estruturas.

A segunda hipótese para a alta razão pólen:óvulo baseia-se na existência de competição sexual entre os indivíduos masculinos; nesse sentido, o aumento na produção de grãos de pólen estaria linearmente associado ao aumento na aptidão (Midgley & Bond 1991). Esse incremento quantitativo do número de grãos produzidos poderia se dar pela redução no tamanho, no entanto deve-se ter em conta que leis físicas do deslocamento de partículas em meio fluido atuam sobre a definição do tamanho dos grãos de pólen, além da necessidade de uma quantidade mínima de material protoplasmático necessário para garantir o crescimento inicial do tubo polínico (para um tratado detalhado da aerodinâmica de plantas polinizadas pelo vento, ver Niklas 1985; 1992).

Friedman & Barrett (2009a) ponderam um ponto a favor e outro contra a hipótese de competição masculina na polinização anemófila. Como ponto favorável eles mencionam o fato de plantas anemófilas apresentarem curtíssimo tempo de viabilidade polínica, receptividade estigmática e alta sincronização entre indivíduos. Para os autores isso ocorreria porque, como os grãos chegam primeiro e com maior abundância nas flores próximas (aparentadas ou até no mesmo indivíduo), a alta sincronização com

a massiva dispersão polínica permitiria a chegada do pólen de indivíduos mais distantes (menos aparentados) antes dos primeiros grãos de pólen destes indivíduos terem seus tubos polínicos atingindo os óvulos. Nesse sentido, indivíduos produzindo mais grãos de pólen teriam mais chances de participar da polinização de mais óvulos.

Como ponto contrário Friedman & Barrett (2009a) questionam a ideia de ganho de aptidão linear com a produção polínica, pois argumentam que a relação provavelmente não seja linear. Isso porque a distância de deslocamento dos grãos de pólen não é infinita, assim como o número de óvulos no raio de alcance de um indivíduo também não o é. Dessa forma, dever-se-ia esperar um limite na produção de grãos de pólen relacionado com o raio de alcance de cada indivíduo/espécie (Friedman & Barrett 2009a). No teste dessa hipótese se esperaria um aumento linear na alocação de recursos para produção de pólen com o aumento do tamanho dos indivíduos, não necessariamente com a idade, ou seja, indivíduos maiores que podem dispersar seu pólen a maiores distâncias deveriam produzir mais pólen, não os mais velhos (Fernández-Otárola *et al.* 2013).

As pimentas-longas (Piperaceae) servirão como exemplo para o presente capítulo, pois apresentam flores muito pequenas, com perianto ausente, expostas, organizadas em inflorescências, próximas entre si, com apenas um óvulo por ovário. O pólen apresenta grãos muito pequenos e é pulverulento, duas características típicas de flores polinizadas pelo vento (Martin & Gregory 1962; Zandonella 1984). A floração da comunidade de Piperaceae foi correlacionada significativamente com a velocidade do vento (Figueiredo & Sazima 2000), o que é observado em outras espécies de plantas anemófilas da mesma área de estudo, que florescem principalmente nos meses

em que os ventos são mais fortes (Arruda & Sazima 1988; Passos 1995). A produção de muitas flores pequenas, cada uma com um reduzido número de óvulos, na visão de Friedman & Barrett (2011), demonstra uma estratégia de ampliação da superfície de captura no espaço e no tempo, quando as flores não abrem todas no mesmo dia, e a pequena quantidade de óvulos por flor permite a produção de muito mais flores. A probabilidade de apenas um estigma, ainda que maior, receber grãos de pólen é menor que a de vários. Se esse estigma único estiver associado a um grande número de óvulos, seu fracasso representa uma perda considerável, no entanto muitos estigmas, associados cada qual a um baixo número de óvulos, parecem diminuir o risco de perdas consideráveis (Friedman & Barrett 2011). Essas estratégias podem ser interpretadas como um aumento na eficiência da polinização neste sistema, contrariando as ideias de desperdício de pólen.

A protoginia (amadurecimento das estruturas reprodutivas femininas antes das masculinas) foi encontrada nas pimentas-longas (Figueiredo & Sazima 2000), o que é considerado característica da maioria das espécies anemófilas (Lloyd & Webb 1986; Bertin & Newman 1993). O fato de a anemofilia ter evoluído mais frequentemente a partir de sistemas protogínicos do que protândricos reforça a ideia de ser um mecanismo de segurança reprodutiva, pois, nesse caso, as chances de polinização cruzada parecem ser maiores (Friedman & Barrett 2009a). A heterodicogamia, ou seja, a presença de protoginia e de protandria em indivíduos da mesma espécie de forma sincronizada, foi considerada outra importante alternativa, garantindo a eficiência da polinização cruzada e o controle da alocação de recursos em plantas anemófilas (Bai *et al.* 2006). A espécie *Ambrosia artemisiifolia* L. ilustra didaticamente essa situação (Friedman & Barrett 2009b). Nessa espécie, o aumento manipulativo de

sombreamento induziu indivíduos a aumentarem o número de flores femininas (Paquin & Aarssen 2004). Além disso, plantas crescendo ao sol foram maiores e protândricas, enquanto plantas crescendo à sombra ficaram menores, protogínicas e produziram proporcionalmente mais flores femininas (Friedman & Barrett 2009b). Assim, cria-se um cenário onde as espécies anemófilas podem alterar seus padrões de floração em função das condições ambientais através de uma flexibilidade da alocação de recursos em diferentes funções sexuais, um tópico que merece muito mais estudo (Paquin & Aarssen 2004; Friedman & Barret 2009b).

As pimentas-longas liberam o pólen das anteras quando as inflorescências chocam-se umas às outras ao se balançarem com o vento (Figueiredo & Sazima 2000), da mesma forma como ocorre em *Piper nigrum* L. (Martin & Gregory 1962; Sasikumar *et al.* 1992). A maioria das espécies polinizadas pelo vento tem adaptações que previnem a liberação de pólen em condições de calmaria. Uma turbulência atmosférica típica das condições micrometeorológicas nas proximidades da planta parece ser o suficiente para dar início à liberação de pólen (Urzay *et al.* 2009). Essas evidências mostram certo grau de especialização destas espécies, confrontando a ideia de que a anemofilia seria uma condição “primitiva” em angiospermas justificada pela falta de especialização do sistema de polinização.

Apesar dos dados levantados para as Piperaceae brasileiras, Semple (1974) sugeriu que a polinização pelo vento é improvável nas espécies da família estudada na Costa Rica, mas não realizou testes específicos para fortalecer sua sugestão. Esta sugestão feita pela autora baseia-se na ideia tradicional de que a polinização pelo vento é ineficiente em florestas tropicais úmidas (Percival 1965; Cruden 1977; Faegri & van der Pijl 1979; Baker *et al.* 1983). Outros estudos,

no entanto, contrapõem-se a esta ideia (Sutherland 1986; Honig *et al.* 1992; McKone 1985; Ramírez 1995). Destaca-se aqui a necessidade de estudos em florestas tropicais para testar a prevalência e eficiência de sistemas anemófilos. O dossel das florestas tropicais ainda é um universo abstrato na ecologia da polinização (Maués 2006).

As pimentas-longas anemófilas da mata semidecídua crescem principalmente no interior da mata, o que difere de outras espécies anemófilas, que se encontram principalmente na borda da mata, local esperado por ser diretamente afetado pelo vento (Arruda & Sazima 1988; Passos 1995). Geralmente, as condições para transporte de pólen são menos propícias no interior da mata, pois a velocidade do vento é menor e as barreiras ao movimento do pólen são maiores (Whitehead 1969; Soderstrom & Calderon 1971; Karr 1976). Existem poucos exemplos de plantas eficientemente polinizadas pelo vento no sub-bosque das florestas, mas algumas espécies de Moraceae parecem apresentar essa forma de reprodução (Bawa & Crisp 1980; Bawa *et al.* 1985). O transporte de pólen pelo vento no interior da mata pode ocorrer devido à presença de clareiras ou de um componente herbáceo-arbustivo, possibilitando correntes de ar próximas ao solo (Leitão-Filho 1995).

A floração da maioria das espécies anemófilas é sincrônica, possibilitando que grande quantidade de pólen seja dispersada ao mesmo tempo e em vários locais da mata. Marquis (1988) encontrou maior produção de frutos em populações cujos indivíduos floresciam em sincronia do que indivíduos que floresciam isoladamente. Figueiredo & Sazima (2007) encontraram um grupo de pimentas-longas, do gênero *Peperomia*, com polinização cruzada pelo vento, com períodos de floração correlacionados significativamente ao aumento na velocidade do vento. Bolmgren *et al.* (2003) reforçam a ideia de que a floração de espécies

anemófilas concentra-se no período “dos bons ventos”, uma vez que os autores não verificaram segregação fenológica na comunidade por eles estudada. Essa sincronia na fenologia levanta questões sobre como essas espécies anemófilas evitam a deposição imprópria de pólen, tema pouco explorado ainda.

Por fim, cabe ressaltar que o Brasil se destaca pela imensa biodiversidade, cuja maioria das espécies ainda se encontra completamente desconhecida quanto ao mecanismo de polinização. Estudos com espécies tropicais são fundamentais para esclarecer padrões como a regionalização geográfica da polinização pelo vento, já sugerida, porém pouquíssimo estudada nos trópicos. Além disso, o caráter adaptativo da polinização pelo vento carece de estudos quanto à sua prevalência em ambientes estruturalmente diferentes, porém climaticamente semelhantes, como ocorre na transição de vários biomas brasileiros. Percebe-se, assim, um imenso potencial dos estudos com espécies anemófilas no entendimento de mecanismos que operam desde o nível individual (alocação sexual de recursos), populacional (relações denso-dependentes e fragmentação de *habitat*), de comunidade (influências dos contextos biótico e abiótico na reprodução) e macroecológico (padrões de distribuição das estratégias reprodutivas considerando o clima pretérito e possíveis projeções frente a cenários de mudanças climáticas).

Hidrofilia

A polinização pela água (hidrofilia) foi considerada por Proctor *et al.* (1996) uma raridade, e Faegri & van der Pijl (1979) a trataram como existente em poucos casos específicos. No entanto, a hidrofilia já foi reportada em duas famílias de eudicotiledôneas e em nove famílias de monocotiledôneas, e a diversidade filogenética entre os taxa indica que este sistema de polinização evoluiu diversas vezes. Além disso,

apesar da ocorrência limitada a alguns grupos (cerca de 3% das famílias de angiospermas), as espécies hidrófilas possuem ampla distribuição geográfica (Philbrick 1991).

Em comparação aos outros sistemas de polinização, a hidrofilia é o tema menos estudado. As espécies polinizadas pela água receberam pouca atenção dos pesquisadores, talvez devido ao tratamento histórico dado a este sistema – por muito tempo as espécies hidrófilas foram consideradas “primitivas” em relação às espécies com polinização biótica, pois se acreditava que desperdiçavam muito pólen. Contrapondo o que se pensava, esforços recentes têm mostrado que a polinização abiótica em geral é um estado derivado e mecanismos sofisticados foram descritos para os sistemas de polinização pela água, como veremos a seguir.

As espécies hidrófilas possuem a água como vetor de pólen, mas nem todas as espécies aquáticas são hidrófilas. Como na anemofilia, muitas espécies hidrófilas possuem as funções reprodutivas femininas e masculinas separadas. As espécies podem ser dioicas ou díclinas, e existem casos em que a separação das funções masculina e feminina ocorrem no tempo (dicogamia). Esses são mecanismos que promovem a polinização cruzada, o que indica uma pressão para o favorecimento deste tipo de estratégia associada à hidrofilia.

Outras características comuns à hidrofilia envolvem a presença de estigmas expostos, grandes, rígidos e por muitas vezes bífidos, o que promove a captura do pólen em um meio fluido como a água. O pólen possui exina reduzida e aberturas mais profundas que de espécies zoófilas (Diez *et al.* 1988), além de ser mais alongado, o que aumenta sua hidrodinâmica. As estruturas do perianto, geralmente associadas à atração de visitantes florais visualmente orientados, são reduzidas nas flores hidrófilas. Tais características

são tão recorrentes, mesmo entre espécies não aparentadas, que indicam uma forte convergência evolutiva em plantas polinizadas pela água (Cox 1988).

As características do pólen e de sua dispersão na água revelam dois mecanismos de polinização: espécies em que o pólen é transportado na superfície da água (epi-hidrofilia) ou, então, transporte submerso (hipo-hidrofilia) (Cox 1988). Cada forma de dispersão apresenta diferentes adaptações características associadas, visto que, na primeira, o pólen é transportado em duas dimensões, enquanto na última é em três. Assim, trataremos separadamente destes dois sistemas.

Epi-hidrofilia

Na epi-hidrofilia, a polinização ocorre na superfície da água. Esse é o sistema mais comum entre as plantas hidrófilas e, como o pólen se move em apenas um plano, aumenta as chances de seu encontro com o estigma, em comparação com a hipo-hidrofilia. O pólen pode estar molhado ou seco, dependendo de como é transportado até o estigma.

Quando a dispersão ocorre com os grãos de pólen molhados, estes são liberados diretamente na água. Normalmente, o pólen possui adaptações que o fazem flutuar, como ornamentações ou até mesmo produção de grãos de amido (Mahabale 1968). Os grãos de pólen epi-hidrófilos possuem morfologia reniforme e podem formar agregados devido a proteínas de adesão na parede do grão ou a partir de mucilagem produzida na própria antera (Pettitt 1981), o que aumenta a deposição de grãos ao contatarem o estigma. A liberação dos grãos de pólen pode ocorrer diretamente pelas anteras, quando as flores se encontram na superfície da água, porém para a grama marinha *Amphibolis antarctica* (Labill.) Asch. as flores masculinas são

submersas, mas se desprendem da planta, e apenas ao chegar à superfície liberam o pólen. Em *Lepilaena cylindrocarpa* (Körn. ex Müll. Stuttg.) Benth., outra grama marinha, ocorre um mecanismo semelhante, porém apenas as anteras se desprendem da flor e chegam à superfície, revelando diferentes vias que atingem o mesmo padrão final.

A dispersão do pólen seco ocorre, por exemplo, em *Vallisneria*, um gênero típico de água doce e com flores dioicas (Proctor *et al.* 1996). As flores masculinas submersas, ao terminarem o desenvolvimento, se desprendem da planta e chegam à superfície. Neste momento, as sépalas abrem e revelam as anteras, cuja deiscência expõe os grãos de pólen. As flores femininas continuam presas à planta e são levadas até a superfície por hastes, onde as sépalas expõem os estigmas. A flor feminina possui propriedades hidrofóbicas, o que mantém os estigmas secos e cria um menisco no filme de água. A flor masculina inteira é carregada pela água e, ao chegar a uma flor feminina, a tensão gerada pelo menisco promove o contato dos grãos de pólen com o estigma. Existem casos nos quais as flores femininas fazem movimentos helicoidais durante seu desenvolvimento (aspecto comum ao desenvolvimento de órgãos na maioria das angiospermas), aumentando a área de “captura” de flores masculinas (Kosugue *et al.* 2012).

Hipo-hidrofilia

Para as espécies hipo-hidrófilas, o pólen carregado pela água está submerso. Este sistema é mais comum entre as monocotiledôneas, representadas pelas gramas marinhas. A diferença crucial para as gramas marinhas epi-hidrófilas é que estas possuem as estruturas reprodutivas acima da lâmina de água, enquanto as estruturas das hipo-hidrófilas são submersas. Para as eudicotiledôneas existem apenas dois casos

descritos, em *Ceratophyllum* e em *Callitriche*. Como na maioria das plantas hidrófilas, normalmente as funções sexuais estão separadas nas flores e o perianto é reduzido.

As gramas marinhas apresentam o mecanismo mais geral deste sistema de polinização. Como exemplo usaremos *Zostera marina* L., uma grama marinha com ampla distribuição geográfica. Os grãos de pólen são liberados diretamente pelas anteras de flores masculinas submersas e carregados pelas correntes marinhas até os estigmas de flores femininas. A formação de agregados (bancos) é comum entre as gramas marinhas, aumentando a chance de os grãos de pólen aderirem ao estigma da flor de outro indivíduo. Além disso, a morfologia do estigma cria pequenos “redemoinhos” a partir do movimento da água, aumentando a eficiência da captura dos grãos de pólen (Ackerman 1997).

Os dois casos descritos para as eudicotiledôneas diferem um pouco do que ocorre com monocotiledôneas hipo-hidrófilas. Em *Ceratophyllum demersum* L., os estames das flores masculinas submersas se desprendem e chegam até a superfície, onde liberam o pólen, porém os grãos de pólen afundam e são carregados submersos até os estigmas das flores femininas. Já em *Callitriche* existe a produção de flores submersas e na superfície da água, de ambas as funções sexuais. Assim, há um misto de polinização hipo e epi-hidrófila (Philbrick & Anderson 1992). De fato, é comum haver diferentes mecanismos para o transporte do pólen pela água em uma mesma espécie hidrófila (Cox 1988), revelando ser um sistema mais dinâmico do que se pensou a princípio.

O que merece destaque na hipo-hidrofilia é a morfologia dos grãos de pólen, convergente para a maioria das espécies (Ackerman 2000). Os grãos possuem formato filamentosos, como em *Zostera marina*

L. (Ackerman 1997), ou então são “funcionalmente” filamentosos. Para as gramíneas marinhas do gênero *Thalassia* Banks ex König, o grão-de-pólen é esférico, porém uma mucilagem produzida no androceu faz que os grãos fiquem aderidos, assumindo um formato filamentosos. Um exemplo mais extremo dessa morfologia “funcional” é apresentado por *Callitriche*: os grãos de pólen germinam ainda na água, e os tubos polínicos de formato filiforme atingem os estigmas (Philbrick & Anderson 1992). Esta convergência é encarada como uma adaptação à polinização hipo-hidrófila, pois aumenta a superfície de contato e, assim, mesmo que apenas uma parte do grão de pólen entre em contato com o estigma, já pode ser suficiente para a polinização (Ackerman 1997).

Outros casos: a polinização pela chuva

Um último caso relacionado à hidrofília é a polinização pela chuva (também denominada ombrofilia), no qual as gotas de chuva que atingem as anteras podem transportar os grãos de pólen para o estigma da mesma ou de flores próximas. Faegri & van der Pijl (1979) consideram duvidosa a eficácia desta modalidade. No entanto, recentemente foi demonstrado que este mecanismo é eficaz em uma espécie de orquídea primariamente polinizada por abelhas, uma vez que as gotas de chuva provocaram a ejeção da polínia, fazendo-a cair dentro da cavidade estigmática e resultando em autopolinização (Pansarin *et al.* 2008). Outra orquídea possui um mecanismo semelhante, mas é polinizada primariamente por borboletas (Aguilar *et al.* 2012).

Este tipo de polinização pode ser interpretado como um mecanismo de segurança reprodutiva, onde a polinização pela chuva garante a reprodução

da planta durante períodos chuvosos, quando os insetos são mais raros ou até ausentes (Fan *et al.* 2012). Há que se destacar que, ao ser tratada desta maneira, a polinização pela chuva permanece como um acaso, em que basta à espécie ser autocompatível para a polinização ocorrer. Porém Williams (2013) demonstrou que o grão de pólen de espécies de *Pinus* pode germinar mesmo após temperaturas de congelamento semelhantes às da condensação das nuvens, sugerindo a possibilidade de o pólen ser transportado entre plantas via ciclo da água, o que seria caracterizado como uma adaptação. Portanto, o debate entre classificar a ombrofilia como um sistema de polinização ou não ainda está aberto.

Hidrofília: perspectivas antigas e atuais

Como vimos, a polinização pela água evoluiu posteriormente à polinização por insetos, tornando equivocada a visão de que as espécies hidrófilas são “primitivas”. Vemos isso em Alismatales, ordem de monocotiledôneas que reúne a maior parte das famílias marinhas das angiospermas, em que a polinização pela água evoluiu em grupos mais recentes (Tanaka *et al.* 2004). A transição de sistemas bióticos para hidrófilos pode ser mais frequente do que se pensava – os gêneros *Vallisneria* e *Enhalus* (Hydrocharitaceae), por exemplo, conservaram as pétalas e estas possuem função no transporte do pólen. As flores do gênero *Halophila* (Hydrocharitaceae) também possuem pétalas vistosas, porém não foi identificada uma função aparente para elas (Cox 1991). A polinização pela água também evoluiu a partir de ancestrais polinizados pelo vento, como observado em Plantaginaceae.

A importância da reprodução assexuada para a maioria das plantas hidrófilas levou Les (1988) a sugerir que estas possuiriam baixa variabilidade genética e que a reprodução sexuada teria pouca

importância. O mesmo autor propôs que a separação das funções masculina e feminina seria apenas um caráter conservado dos ancestrais anemófilos. Porém estudos recentes mostram que as espécies hidrófilas possuem maior variabilidade genética que o esperado – indicando altas taxas de alogamia (Laushman 1993; Reusch 2000). No gênero *Phyllospadix* (Zosteraceae) foi encontrada limitação de pólen (quando a indisponibilidade de pólen limita a reprodução), uma forte evidência da importância da reprodução sexuada em gramas marinhas (Shelton 2008). Além disso, alta taxa de reprodução vegetativa pode ser interpretada como um caráter conservado das monocotiledôneas (que reúne a maioria das espécies hidrófilas), e não uma estratégia evolutiva intrínseca à polinização pela água.

Há que se ter cuidado com os paradigmas (e a substituição deles) em ciência. Para *Thalassia testudinum* Banks & Sol. ex K.D.Koenig foi encontrada uniformidade genética entre as populações da Flórida (Schlueter & Guttman 1998). Como são espécies que possuem ampla distribuição e o ambiente aquático pode ser tanto estável como dinâmico, parece ser mais sensato pensar que há um equilíbrio entre reprodução assexuada e sexuada para as espécies hidrófilas, dependendo do contexto em que evoluíram e a quais condições ambientais estão sujeitas (Philbrick & Les 1996).

A reprodução assexuada é favorecida em ambientes com pouca competição intraespecífica (ou, no caso, até entre diferentes módulos do mesmo indivíduo), em que os recursos não são limitantes. Já em ambientes mais estáveis, a reprodução assexuada pode significar a manutenção de características adaptadas às condições deste ambiente. Neste contexto, a própria vida na água requer características específicas, reforçando a forte convergência evolutiva observada entre as angiospermas aquáticas em geral. Porém

os ambientes aquáticos podem ser muito heterogêneos – basta para isso imaginarmos áreas costeiras ou rios com fortes correntes. Assim, a reprodução sexuada seria favorecida neste contexto por aumentar a variabilidade genética e, por consequência, a sobrevivência e permanência nestes ambientes (Philbrick & Les 1996). Por fim, não podemos esquecer que, ao longo da evolução dos organismos, um ambiente pode mudar de estável para dinâmico diversas vezes.

Talvez o primeiro paradigma a respeito da hidrofilia, tangente ao desperdício de pólen, seja o mais atacado atualmente. Como a hidrofilia é altamente associada à dioícia (morfológica ou funcional), tanto o transporte como a captura do pólen devem ser eficientes. No gênero *Phyllospadix* foi observado insucesso da reprodução sexuada devido ao número reduzido de indivíduos masculinos (Shelton 2008), entretanto, ao longo do texto, descrevemos diversos mecanismos que aumentam a eficiência da captura dos grãos de pólen. Estudos de fenologia mostram também que espécies marinhas (tanto epi-hidrófilas como hipo-hidrófilas) possuem floração sincronizada com as correntes de água, o que sugere uma pressão seletiva exercida por tais movimentos d'água (Cox 1988).

Em uma escala mais fina, a própria liberação do pólen precisa ocorrer em condições favoráveis de movimentação da água. Na epi-hidrofilia, o fluxo de água precisa ser moderado, caso contrário a polinização é reduzida (Sullivan & Titus 1996); e na hipo-hidrofilia a presença de correntes determina a liberação do pólen pelas anteras (Ackerman 1997). Assim, é possível perceber, nas espécies hidrófilas, mecanismos de reconhecimento e resposta aos movimentos da água, aumentando a eficiência do transporte do pólen. Portanto há a necessidade de se avaliar com cautela a reprodução das espécies hidrófilas antes de tirar conclusões sobre o sucesso ou insucesso da polinização.

O estudo da hidrofilia, apesar de este ser um sistema raro, é importante no sentido de se ter uma melhor compreensão da plasticidade existente na biologia floral das angiospermas e, com isso, melhorar o entendimento da biogeografia evolutiva deste grupo vegetal. Por exemplo, um recente estudo utilizando gêneros de Hydrocharitaceae, uma família que exibe uma série notável de sistemas de polinização, permitiu a conclusão de que a variação na estrutura de exina dos grãos de pólen está relacionada a pressões seletivas que atuaram nos mecanismos de polinização, reduzindo as esculturas nas espécies hipo-hidrófilas (Tanaka *et al.* 2004).

A própria evolução da vida aquática nas angiospermas é notável por ser um grupo que surgiu a partir de ancestrais terrestres. Estudar a ecologia da polinização das plantas hidrófilas se mostra como uma questão interessante, uma vez que compreender uma das principais estratégias reprodutivas da vida aquática pode ajudar na compreensão de padrões maiores na evolução das angiospermas.

A hidrofilia ainda permanece com muitas questões abertas e esperamos que, ao final da leitura deste capítulo, tenhamos conseguido mostrar um pouco dos mecanismos de polinização e das discussões atuais dentro do tema – todas ainda com muito a se explorar. O Brasil, com uma grande diversidade de ambientes aquáticos (desde um extenso litoral, bacias hidrográficas e lagos), mostra um potencial muito grande para estudos com hidrofilia.

Ambofilia

Ambofilia é a condição de polinização na qual ocorre transporte de pólen mediado por vetores bióticos e abióticos concomitantemente. Friedman & Barrett (2011) apresentam os cenários ecológicos

nos quais esse sistema misto poderia ser adaptativo. Para esses autores, a polinização abiótica deveria evoluir quando vetores bióticos fossem pouco eficientes ou deixassem de existir, ou seja, uma forma de segurança reprodutiva (Anderson 1976; Hesse 1979; Melampy & Hayworth 1980; Brantjes 1981; Regal 1982; Stelleman 1984; Dafni & Dukas 1986; Juncosa & Tomlinson 1987; Bullock 1994). Além disso, cenários ecológicos envolvendo competição com espécies mais atrativas poderiam favorecer também a ambofilia (Culley *et al.* 2002). Caso a flutuação no serviço de polinização biótico seja temporária ou sazonal, a manutenção de uma condição intermediária, utilizando “o melhor de dois mundos”, poderia oferecer vantagens adaptativas (Culley *et al.* 2002).

Ainda não está claro na literatura o quão evolutivamente estável é a ambofilia. Cogita-se que ela pode ser apenas um passo intermediário na transição entre sistemas bióticos e abióticos de polinização (Friedman & Barrett 2009a,b; Torretta & Basilio 2009; Ríos *et al.* 2014). Uma evidência a favor da estabilidade seria a demonstração da maior efetividade de sistemas ambófilos, quando comparados com outros proximamente relacionados que fossem puramente zoófilos ou anemófilos, o que, até o presente, está pouco demonstrado (Culley *et al.* 2002). Mesmo que não sejam superiores em termos de eficiência, é necessário considerar o componente de resistência e estabilidade que esses sistemas podem possuir na medida em que dependem de dois vetores de dispersão polínica tão díspares: um biótico e um abiótico. O caráter positivo da estratégia mista parece ficar claro quando se considera que ela evoluiu várias vezes em diversas famílias de plantas, como Arecaceae, Ericaceae, Euphorbiaceae, Polemoniaceae, Ranunculaceae e Salicaceae (Faegri & van der Pijl 1979; Culley *et al.* 2002; Duan *et al.* 2009; Barfod *et*

al. 2011; Yamasaki & Sakai 2013, Ríos *et al.* 2014). A ambofilia já foi demonstrada até mesmo em gimnospermas (Kono & Tobe 2007).

Estudos realizados com palmeiras registraram uma densidade muito maior de animais em inflorescências masculinas (Listabarth 1993). Esse dado levou a autora a sugerir que o papel dos visitantes florais pudesse ser apenas o de contribuir para a liberação do pólen das anteras, o qual seria então transportado pelo vento (Listabarth 1993). No entanto estudos posteriores mostraram que muitas espécies de palmeiras, mesmo sendo visitadas, podem liberar o pólen sem a participação de animais (Ríos *et al.* 2014). Além disso, foi também demonstrado que a menor frequência de animais em inflorescências femininas se dá pela maior intensidade de defesas químicas e mecânicas dos tecidos dessas flores. Dessa forma, as visitas a flores femininas ocorrem apenas ocasionalmente por engano, o que, no entanto, garante um fluxo gênico mediado bioticamente (Ríos *et al.* 2014).

Historicamente se assumiu que a anemofilia deveria ser favorecida em ambientes abertos e com muito vento. De fato, isso foi demonstrado em algumas espécies como *Attalea speciosa* Mart., que foi caracterizada como ambófila, e a importância da anemofilia foi maior em áreas abertas como pastagens em comparação com áreas florestais (Anderson *et al.* 1988). O mesmo também foi documentado em *Cocos nucifera* L., cuja importância relativa dos componentes biótico e abiótico da polinização também variou em função do contexto ambiental no qual indivíduos da espécie ocorriam (Meléndez-Ramírez *et al.* 2004). No entanto, surge um problema quando esse favorecimento de sistemas envolvendo o vento em áreas abertas é transformado no mito de que polinização pelo vento ocorre apenas nessas condições. Chegou-se a excluir, por exemplo, a expectativa de que existam espécies anemófilas ou

ambófilas em florestas pluviais. A refutação desse paradigma tem crescido na literatura.

Entre as palmeiras do gênero *Chamaedorea* (nativo em florestas pluviais tropicais), foi demonstrado que tanto a polinização anemófila quanto a por insetos são importantes meios de deposição de pólen em estigmas coespecíficos (Ríos *et al.* 2014). A dispersão do pólen em ambientes úmidos se deve em grande parte ao pólen seco e pulverulento que essas espécies apresentam, o qual pode ser facilmente disperso, mesmo por brisas suaves. Obviamente a anemofilia é facilitada em ambientes abertos e com ventos fortes, porém o que se ressalta aqui é que talvez essas não sejam condições exclusivas. Além disso, os principais visitantes florais de flores de *Chamaedorea* em florestas úmidas foram tripes, os quais supostamente deslocam-se muito pouco, levando os autores a sugerir um papel do vento na dispersão polínica de maior distância (Kondo *et al.* 2011; Ríos *et al.* 2014).

Culley *et al.* (2002), em sua revisão, destacam aspectos metodológicos importantes no estudo de supostos casos de ambofilia. Os autores iniciam afirmando que, para distinguir ambofilia de sistemas puros, tanto zoófilos quanto anemófilos ou hidrófilos, são necessários experimentos de campo. Esses experimentos devem ser combinados com observações do polinizador e testes envolvendo ensacamento de flores e coleta de pólen flutuando no ar. No entanto a coleta de pólen diretamente do ar não é tão simples quanto colocar superfícies planas expostas para capturar grãos de pólen. Como vimos anteriormente, a arquitetura floral e dos ramos da planta cria condições que levam à captura seletiva de grãos de pólen coespecíficos. Nesse sentido, comparar estigmas de flores ensacadas e abertas pode ser mais realista, o que pode ser complementado com experimento em túneis de vento, nos quais diferentes cenários podem ser simulados (Culley *et al.* 2002).

Figueiredo & Sazima (2000; 2004) observaram que várias espécies de Piperaceae apresentam polinização mista (insetos e vento) na Mata Atlântica brasileira. Os insetos, visitando as inflorescências das pimentas-longas anemófilas e/ou autocompatíveis, provavelmente contribuiriam para aumentar a taxa de polinização cruzada. O equilíbrio entre anemofilia e entomofilia como sistema principal de polinização das espécies de Piperaceae possivelmente varia em função da época do ano em que ocorre floração, das características do micro-*habitat* e da atração diferencial que cada espécie exerce sobre os insetos visitantes.

Além das Piperaceae, a sinergia da polinização anemófila e biótica foi registrada em outras espécies como *Urginea maritima* (L.) Baker (Dafni & Dukas 1986) e *Linanthus parviflorus* (Benth.) Greene (Goodwillie 1999). Esses estudos ressaltam o caráter de segurança reprodutiva em sistemas mistos de plantas que ocorrem em ambientes muito variáveis (sazonalmente ou não). Populações de sirfídeos polinizadores de Piperaceae, especialmente as de tamanho corporal pequeno, como *Ocyrtamus*, apresentam flutuações sazonais na densidade demográfica (Bankowska 1989; Owen & Gilbert 1989). No Brasil, Figueiredo & Sazima (2000) encontraram que pimentas-longas, que tiveram como principais polinizadores espécies de *Ocyrtamus*, apresentaram também polinização pelo vento.

Com relação a variações espaciais, o mesmo padrão de suplementação polínica foi registrado para espécies alpinas, nas quais a contribuição vinda da polinização abiótica aumentou à medida que a polinização por animais diminuiu com o aumento da altitude (*Salix lapponum* L. – Totland & Sottocornola 2001; *Ptilotrichum spinosum* (L.) Boiss. – Gómez & Zamora 1996). Um terceiro fator foi adicionado por Culley *et al.* (2002): a competição interespecífica, na qual plantas sincronopátricas muito atrativas

poderiam atrair a maioria dos potenciais polinizadores, de forma que as espécies de menor atratividade seriam beneficiadas ao se valerem de vetores abióticos. Embora muito plausível, esse terceiro cenário ainda carece ser testado empiricamente. Segundo Cox (1991), espécies que utilizam tanto insetos como o vento na dispersão do pólen têm ampla distribuição, grande habilidade de colonização, sobrevivência em locais com baixa diversidade de insetos e flexibilidade fenológica.

A ambofilia é rara em sistemas polinizados também pela água. Os estudos que descrevem polinização pela água e por animais são aqueles que abordam a polinização pela chuva (ver item “Hidrofilia”). Nas espécies epi-hidrófilas, em que as flores inteiras estão emersas e poderiam ser visitadas por animais, não se conhecem casos de ambofilia. No caso de flores submersas, porém, foi descrito forrageamento de invertebrados marinhos (crustáceos e poliquetas) em flores de *Thalassia testudinum* Banks & Sol. ex K.D.Koenig, nas quais a mucilagem produzida pelas anteras é utilizada como alimento (van Tussenbroek *et al.* 2012). Não foi testado o papel destes visitantes florais como polinizadores, porém fica em aberto uma nova possibilidade de sistema de polinização.

A descoberta de que muitos sistemas de polinização anteriormente considerados abióticos na verdade constituem sistemas mistos (ambófilos) (Cresswell *et al.* 2004), como ocorre com várias espécies utilizadas na agricultura, reforça a necessidade da redução no uso de agrotóxicos, os quais agem tanto sobre insetos considerados pragas quanto sobre os polinizadores. Além disso, a dispersão do agrotóxico não se atém à área de lavoura onde é aplicado. Entre 30% e 70% da quantidade de agroquímicos aplicada atinge áreas fora da lavoura, mesmo quando todas as normas técnicas para sua aplicação são seguidas, através de seu transporte pelo vento e pela água

(Londres 2011). As pesquisas atuais mostram que vários agrotóxicos comercializados no Brasil têm efeitos letais e subletais sobre insetos polinizadores (Freitas & Pinheiro 2012; van der Valk *et al.* 2013), o que coloca em risco a polinização futura de plantas silvestres e cultivadas.

Importância socioambiental

O pólen disperso pelo vento pode ser alérgico, ou seja, em pessoas geneticamente predispostas pode gerar uma resposta imunitária exacerbada ou diferente da esperada (Brasileiro Filho 2000). No Brasil, a doença polínica (polinose) foi registrada apenas recentemente, surgindo na região Sul do país a partir do início da década de 1970, sendo até então rara ou inexistente (Rosário Filho 1997). A doença polínica é caracterizada por inflamação nas vias respiratórias devido ao contato do alérgeno com a mucosa nasal, sendo que espécies de Poaceae estão entre as principais fontes de alérgenos (D'Amato *et al.* 2007).

Um dos mais importantes eventos evolutivos, que posteriormente teve profundas implicações para a história da humanidade, foi o surgimento das gramíneas (Poaceae), porque as mesmas são facilmente cultivadas e constituem uma das principais fontes de carboidratos na alimentação humana (Pedraza 2004). Atualmente, cerca de metade dos carboidratos consumidos pelos seres humanos tem origem nas gramíneas. Rodríguez *et al.* (2005) mostram que a grande produção de grãos das principais gramíneas cultivadas, ou seja, arroz (*Oryza sativa* L.), aveia (*Avena* sp.), cevada (*Hordeum vulgare* L.), milho (*Zea mays* L.) e trigo (*Triticum* sp.), pode ser explicada pelas baixas demandas de polinização. Além disso, as culturas de arroz, trigo, milho e, no Brasil, também de cana-de-açúcar ocupam milhões de hectares plantados à custa de forte mecanização e uso

intensivo de fertilizantes químicos, de agrotóxicos e de variedades transgênicas, com impactos fortíssimos para conservação da diversidade biológica (Gliessman 2005; Cox & Moore 2009).

As evidências baseadas em pólen fóssil indicam o surgimento das gramíneas entre 65 e 55 milhões de anos, sendo que o mais antigo registro de macrofóssil (planta inteira com inflorescência) data de 55 milhões de anos, de depósitos na Inglaterra e nos Estados Unidos (Willis & McElwain 2002). Estas são as mais antigas evidências de monocotiledôneas herbáceas polinizadas pelo vento. A partir do seu surgimento, as gramíneas lentamente se expandiram pelo planeta, sendo atualmente um importante componente da vegetação global, especialmente em áreas abertas e florestas de bambus.

O uso de plantas polinizadas de forma abiótica na agricultura possibilitou o desenvolvimento da mesma ainda mais desacoplada da questão ambiental. Com as principais culturas não dependendo de polinização biótica é possível a existências de extensos monocultivos sem áreas protegidas, que possibilitem abrigar animais polinizadores, e a produção é a mesma ou pelo menos grande o suficiente para não demandar que se mantenha de forma obrigatória (e *a priori*) algo conservado. Se pensarmos em espécies de polinização biótica, o impacto da fragmentação e da perda de diversidade geral e, por consequência, de polinizadores é evidente na produção de frutos, portanto demanda práticas que conservem tais polinizadores para garantir o rendimento da própria cultura em plantio (Capítulo 21). A possibilidade de produzir alimentos sem polinizadores pode ter sido um dos pilares da revolução verde, mas ao mesmo tempo também pode estar contribuindo com a crise global de perda de diversidade biológica causada pela agricultura.

Referências bibliográficas

- Ackerman, J.D. 1997. Submarine pollination in the marine angiosperm *Zostera marina* (Zosteraceae). II. Pollen transport in flow fields and capture by stigmas. **American Journal of Botany**, 84, 1110-1119.
- Ackerman, J.D. 2000. Abiotic pollen and pollination: ecological, functional, and evolutionary perspectives. **Plant Systematics and Evolution**, 222, 167-185.
- Aguiar, J.M.R.B.V.; Pansarin, L.M.; Ackerman, J.D. & Pansarin, E.R. 2012. Biotic versus abiotic pollination in *Oeceoclades maculata* (Lindl.) Lindl. (Orchidaceae). **Plant Species Biology**, 27, 86-95.
- Anderson A.B., Overal W.L. & Henderson A. 1988. Pollination ecology of a forest-dominant palm (*Orbignya phalerata* Mart.) in Northern Brazil. **Biotropica**, 20, 192-205.
- Anderson, G.J. 1976. The pollination biology of *Tilia*. **American Journal of Botany**, 63, 1203-1212.
- Arruda, V.L.V. & Sazima, M. 1988. Polinização e reprodução de *Celtis iguanaea* (Jacq.) Sarg. (Ulmaceae), uma espécie anemófila. **Revista Brasileira de Botânica**, 11, 113-122.
- Bai, W.N.; Zeng, Y.F.; Liau, W.J. & Zhang, D.Y. 2006. Flowering phenology and wind-pollination efficacy of heterodichogamous *Juglans mandshurica* (Juglandaceae). **Annals of Botany**, 98, 397-402.
- Baker, H.G.; Bawa, K.S.; Frankie, G.W. & Opler, P.A. 1983. Reproductive biology of plants in tropical forests. Pp. 183-215. In: Golley, F.B. (ed.). **Tropical rain forest ecosystems: structure and function**. Amsterdam, Elsevier Scientific Publishing Company, 381pp.
- Bankowska, R. 1989. Hover flies (Diptera, Syrphidae) of moist meadows on the Mazovian lowland. **Memorabilia Zoologica**, 43, 329-347.
- Barfod A.S.; Hagen, M. & Borchsenius, F. 2011. Twenty five years of progress in understanding pollination mechanisms in palms (Arecaceae). **Annals of Botany**, 108, 1503-1516.
- Bashkuev, A.S. 2011. Nedubroviidae, a new family of Mecoptera: the first Paleozoic long-proboscid scorpionflies. **Zootaxa**, 2895, 47-57.
- Basinger, J.F & Dilcher, D.L. 1984. Ancient Bisexual Flowers. **Science**, 224, 511-513.
- Bawa, K.S. & Crisp, J.E. 1980. Wind-pollination in the under-storey of a rain forest in Costa Rica. **Ecology**, 68, 871-876.
- Bawa, K.S.; Bullock, S.H.; Perry, D.R.; Coville, D.R. & Grayum, M.H. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. **American Journal of Botany**, 72, 346-356.
- Bertin, R.I. & Newman, C.M. 1993. Dichogamy in angiosperms. **Botanical Review**, 59, 112-152.
- Bittencourt, J.V. & Sebbenn, A.M. 2007. Patterns of pollen and seed dispersal in a small, fragmented population of the wind-pollinated tree *Araucaria angustifolia* in southern Brazil. **Heredity**, 99, 580-591.
- Bolmgren, K.; Eriksson, O. & Linder, H.P. 2003. Contrasting flowering phenology and species richness in abiotically and biotically pollinated angiosperms. **Evolution**, 57, 2001-2011.
- Brantjes, N.B.M. 1981. Ant, bee and fly pollination in *Epipactis palustris* (L.) Crantz (Orchidaceae). **Acta Botanica Neerlandica**, 30, 59-68.
- Brasileiro Filho, G. 2000. **Patologia**. Rio de Janeiro, Guanabara Koogan, 1328pp.
- Bremer, K. 2000. Early Cretaceous lineages of monocot flowering plants. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA**, 97, 4707-4711.
- Bullock, S.H. 1994. Wind pollination of neotropical dioecious trees. **Biotropica**, 26, 172-179.
- Cox, B. & Moore, P.D. 2009. **Biogeografia: uma abordagem ecológica e evolucionária**. São Paulo, LTC, 408pp.
- Cox, P.A. 1988. Hydrophilous pollination. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 19, 261-280.
- Cox, P.A. 1991. Abiotic pollination: an evolutionary escape from animal-pollinated angiosperms. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B**, 333, 217-224.
- Crane, P.R. 1986. Form and function in wind dispersed pollen. Pp 179-202. In: Blackmore, S. & Ferguson, I.K (eds.). **Pollen and Spores: Form and Function**. London, Academic. 443pp.
- Cresswell, J.E.; Davies, T.W.; Patrick, M.A.; Russell, F.; Pennel, C.; Vicot, M. & Lahoubi, M. 2004. Aerodynamics of wind pollination in a zoophilous flower *Brassica napus*. **Functional Ecology**, 18, 861-866.
- Cruden, R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants. **Evolution**, 32, 32-46.
- Cruden, R.W. 2000. Pollen grains: why so many? **Plant Systematics and Evolution**, 222, 143-165.
- Culley, T.M.; Weller, S.G. & Sakai, A.K. 2002. The evolution of wind pollination in angiosperms. **Trends in Ecology & Evolution**, 17, 361-369.
- D'Amato, G.; Cecchi, L.; Bonini, S.; Nunes, C.; Annesi-Maesano, I. & Behrendt, H. 2007. Allergenic pollen and pollen allergy in Europe. **Allergy**, 62, 976-990.
- Dafni, A. & Firmage, D. 2000. Pollen longevity: Practical, ecological and evolutionary implications. Pp 113-132. In: Dafni A.; Pacini, E. & Hesse, M. (eds.). **Pollen and Pollination**. Berlin, Springer, 341pp.
- Dafni, A. & Dukas, R. 1986. Insect and wind pollination in *Urginea maritima* (Liliaceae). **Plant Systematics and Evolution**, 154, 1-10.

- Darwin, C. 1876. **The effects of cross and self fertilisation in the vegetable kingdom**. London, John Murray, 482pp.
- Diez, M.J.; Talavera, S. & Garcia-Murillo, P. 1988. Contributions to the palynology of hydrophytic non-entomophilous angiosperms. 1. Studies with LM and SEM. **Candollea**, 43, 147-158.
- Dilcher, D.L. 2001. A new synthesis for angiosperm phylogeny. p 65-75. In: G. Sun; V. Mosbrugger; A. R. Ashraf & Y. D. Wang (eds.). **The advanced study of prehistory life and geology of Junggar Basin, Xinjiang, China**. Urumqi, Proceedings of the Sino-German Symposium on Pre-history Life and Geology of Junggar Basin, Xinjiang. 113pp.
- Duan, Y.W.; Zhang, T.F.; He, Y.P. & Liu, J.Q. 2009. Insect and wind pollination of an alpine biennial *Aconitum gymnanthum* (Ranunculaceae). **Plant Biology**, 11, 796-802.
- Faegri, K. & van der Pijl, L. 1979. **The principles of pollination ecology**. Oxford, Pergamon Press, 244pp.
- Fan, X. L.; Barret, S.C.H.; Lin, H.; Chen, L. L.; Zhou, X. & Gao, J. Y. 2012. Rain pollination provides reproductive assurance in a deceptive orchid. **Annals of Botany**, 110, 953-958.
- Fernández-Otárola, M.; Sazima, M. & Solferini, V.N. 2013. Tree size and its relationship with flowering phenology and reproductive output in Wild Nutmeg trees. **Ecology and Evolution**, 3, 3536-3544.
- Figueiredo, R.A. & Sazima, M. 2000. Pollination biology of Piperaceae species in southeastern Brazil. **Annals of Botany**, 85, 455-460.
- Figueiredo, R.A. & Sazima, M. 2004. Pollination ecology and resource partitioning in Neotropical pipers. p. 33-57. In: Dyer, L.A. & Palmer, A.D.N. (eds.) **Piper: a model genus for studies of phytochemistry, ecology, and evolution**. New York, Kluwer Academic/Plenum Publishers, 214pp.
- Figueiredo, R.A. & Sazima, M. 2007. Phenology and pollination biology of eight *Peperomia* species (Piperaceae) in semideciduous forests in southeastern Brazil. **Plant Biology**, 9, 136-141.
- Freitas, B.M. & Pinheiro, J.N. 2012. **Polinizadores e pesticidas: princípios de manejo para os agroecossistemas brasileiros**. Brasília, MMA, 112pp.
- Friedman, J. & Barrett, S.C. 2009a. Wind of change: new insights on the ecology and evolution of pollination and mating in wind-pollinated plants. **Annals of Botany**, 103, 1515-1527.
- Friedman, J. & Barrett, S.C. 2009b. The consequences of monoecy and protogyny for mating in wind-pollinated *Carex*. **New Phytologist**, 181, 489-497.
- Friedman, J. & Barrett, S.C. 2011. The evolution of ovule number and flower size in wind-pollinated plants. **The American Naturalist**, 177, 246-257.
- Friedman, J. & Harder, L.D. 2004. Inflorescence architecture and wind pollination in six grass species. **Functional Ecology**, 18, 851-860.
- Friss, E.M.; Pedersen, K.R. & Crane, P.R. 1999. Early angiosperm diversification: the diversity of pollen associated with angiosperm reproductive structures in Early Cretaceous floras from Portugal. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, 86, 259-296.
- Gan-Mor, S.; Schwartz, Y.; Bechar, A.; Eisikowitch, D. & Manor, G. 1995. Relevance of electrostatic forces in natural and artificial pollination. **Canadian Agricultural Engineering**, 37, 189-194.
- Gliessman, S.R. 2005. **Agroecologia: processos ecológicos em agricultura sustentável**. Porto Alegre, UFRGS Editora, 658pp.
- Gómez, J.M. & Zamora, R. 1996. Wind pollination in high-mountain populations of *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). **American Journal of Botany**, 83, 580-586.
- Goodwillie, C. 1999. Wind pollination and reproductive assurance in *Linanthus parviflorus* (Polemoniaceae), a self-incompatible annual. **American Journal of Botany**, 86, 948-954.
- Grimaldi, D. & Engel, M.S. 2005. **Evolution of the Insects**. Cambridge, Cambridge University Press, 755pp.
- Hamrick, J.L.; Godt, M.J.W. & Sherman-Broyles, S.L. 1995. Gene flow among plant populations: evidence from genetic markers. p 215-232. In: Hoch, P.G. & Stevenson, A.G. (eds.). **Experimental and Molecular Approaches to Plant Biosystematics**. St. Louis, Missouri Botanical Garden, 391pp.
- Hesse, M. 1979. Ultrastructure and distribution of pollenkit in the insect and wind pollinated genus *Acer* (Aceraceae). **Plant Systematics and Evolution**, 131, 277-290.
- Honig, M.A.; Linder, H.P. & Bond, W.J. 1992. Efficacy of wind pollination: pollen load size and natural microgametophyte population in wind-pollinated *Staberoha banksii* (Restionaceae). **American Journal of Botany**, 79, 443-448.
- Hu, S.; Dilcher, D.L.; Jarzen, D.M. & Taylor, D.W. 2008. Early steps of angiosperm-pollinator coevolution. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA**, 102, 240-245.
- Hu, S.; Dilcher, D.L. & Taylor, D.W. 2012. Pollen evidence for the pollination biology of early flowering plants. Pp 165-236. In: Patiny, S. (ed.). **Evolution of plant-pollinator relationships**. Cambridge, Cambridge University Press, 477pp.
- Judd, W.S. & Olmstead, R.G. 2004. A survey of tricolpate (eudicot) phylogeny. **American Journal of Botany**, 91, 1627-1644.

- Juncosa, A.M. & Tomlinson, P.B. 1987. Floral development in mangrove Rhizophoraceae. **American Journal of Botany**, 74, 1263-1279.
- Karr, J.R. 1976. An association between a grass (*Paspalum virgatum*) and moths. **Biotropica**, 8, 284-285.
- Klavins, S.D.; Kellogg, D.W.; Krings, M.; Taylor, E.L. & Taylor, T.N. 2005. Coprolites in a Middle Triassic cycad pollen cone: evidence for insect pollination in early cycads? **Evolutionary Ecology Research**, 7, 479-488.
- Kondo, T.; Nishimura, S.; Naito, Y.; Tsumura, Y.; Okuda, T.; Ng, K.K.S.; Lee, S.L.; Muhammad, N.; Nakagoshi, N. & Isagi, Y. 2011. Can tiny thrips provide sufficient pollination service during a general flowering period in tropical rainforests? p 63-81. In: Isagi Y. & Suyama, Y. (eds.) **Single-pollen genotyping**. Tokyo, Springer, 139pp.
- Kono, M. & Tobe, H. 2007. Is *Cycas revoluta* (Cycadaceae) wind- or insect-pollinated? **American Journal of Botany**, 94(5), 847-855.
- Kosugue, K.; Satoko, I.; Katou, K. & Mimura, T. 2012. Circumnutation on the water surface: female flowers of *Vallisneria*. **Scientific Reports**, 3, 1133.
- Labandeira, C.C. 2006. Silurian to Triassic plant and insect clades and their associations: new data, a review, and interpretations. **Arthropod Syst. Phylogeny**, 64, 53-94.
- Labandeira C.C. 2013a. Deep-time patterns of tissue consumption by terrestrial insect herbivores. **Naturwissenschaften**, 100, 355-364.
- Labandeira, C.C. 2013b. A paleobiologic perspective on plant-insect interactions. **Current Opinion on Plant Biology**, 16, 414-421.
- Labandeira, C.C.; Kvacek, J. & Mostovski, M.B. 2007. Pollination drops, pollen and insect pollination of Mesozoic gymnosperms. **Taxon** 56: 663-695.
- Laushman, R.H. 1993. Population genetics of hydrophilous angiosperms. **Aquatic Botany**, 44, 147-158.
- Leitão-Filho, H.F. 1995. A vegetação da Reserva de Santa Genebra. Pp. 19-29. In: L.P.C. Morellato & H.F. Leitão-Filho (eds.). **Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra**. Campinas, Editora da Unicamp, 136pp.
- Les, D.H. 1988. Breeding systems, population structure, and evolution in hydrophilous angiosperms. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, 75, 819-835.
- Linder, H.P. & Midgley, J. 1996. Anemophilous plants select pollen from their own species from the air. **Oecologia (Berlin)**, 108, 85-87.
- Listabarth, C. 1993. Insect-induced wind pollination of the palm *Chamaedorea pinnatifrons* and pollination in the related *Wendlandiella* sp. **Biodiversity and Conservation**, 2, 39-50.
- Lloyd, D.G. & Webb, C.J. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. I. Dichogamy. **New Zealand Journal of Botany**, 24, 135-162.
- Londres, F. 2011. **Agrotóxicos no Brasil**. Rio de Janeiro, AS-PTA, 190pp.
- Lunau, K. 2004. Adaptive radiation and coevolution - pollination biology case studies. **Organisms, Diversity & Evolution**, 4, 207-224.
- Lupia, R.; Herendeen, P.; Jennifer, S. & Keller, A. 2002. A new fossil flower and associated coprolites: Evidence for angiosperm-insect interactions in the Santonian (late Cretaceous) of Georgia, U.S.A. **International Journal of Plant Sciences**, 163, 675-686.
- Machado, I.C. & Lopes, A.V. 2004. Floral traits and pollination systems in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. **Annals of Botany**, 94, 365-376.
- Mahabale, T.S. 1968. Spores and pollen grains of water plants and their dispersal. **Review of Palaeobotany and Palynology**, 7, 285-296.
- Marquis, R.J. 1988. Phenological variation in the neotropical understory shrub *Piper arieianum*: causes and consequences. **Ecology**, 69, 1552-1565.
- Martin, F.W. & Gregory, L.E. 1962. Mode of pollination and factors affecting fruit set in *Piper nigrum* L. in Puerto Rico. **Crop Science**, 2, 295-299.
- Maués, M.M. 2006. **Estratégias reprodutivas de espécies arbóreas e a sua importância para o manejo e conservação florestal: Floresta Nacional do Tapajós (Belterra-PA)**. 209pp. Tese (Doutorado em Ecologia) – Universidade de Brasília, Brasília.
- McKone, M.J. 1985. Reproductive biology of several brome grasses (*Bromus*): breeding systems, pattern of fruit maturation, and seed set. **American Journal of Botany**, 72, 1334-1339.
- Melampy, M.N. & Hayworth, A.M. 1980. Seed production and pollen vectors in several nectarless plants. **Evolution**, 34, 1144-1154.
- Meléndez-Ramírez V.; Parra-Tabla V.; Kevan P.G.; Ramírez-Morillo, I.; Harries, H.; Fernández-Barrera, M. & Zizumbo-Villareal, D. 2004. Mixed mating strategies and pollination by insects and wind in coconut palm (*Cocos nucifera* L. - Arecaceae): importance in production and selection. **Agricultural and Forest Entomology**, 6, 155-163.
- Midgley, J.J. & Bond, W.J. 1991. How important is biotic pollination and dispersal to the success of the angiosperms? **Philosophical Transactions of the Royal Society London B**, 333, 209-215.
- Niklas, K.J. 1985. The aerodynamics of wind pollination. **Botanical Review**, 51, 328-386.

- Niklas, K.J. 1992. **Plant Biomechanics: An Engineering Approach to Plant Form and Function**. Chicago, University of Chicago Press, 607pp.
- Ollerton, J.; Killick, A.; Lamborn, E.; Watts, S. & Whiston, M. 2007. Multiple meanings and modes: on the many ways to be a generalist flower. **Taxon**, 56, 717-728.
- Owen, J. & Gilbert, F.S. 1989. On the abundance of hoverflies (Syrphidae). **Oikos**, 55, 183-193.
- Pacini, E. 2000. From anther and pollen ripening to pollen presentation. p 19-43. In: Dafni, A.; Hesse, M. & Pacini, E. (eds.) **Pollen and Pollination**. Viena, New York, Springer, 336pp.
- Pansarin, L.M.; Pansarin, E.R. & Sazima, M. 2008. Facultative autogamy in *Cyrtopodium polyphyllum* (Orchidaceae) through a rain-assisted pollination mechanism. **Australian Journal of Botany**, 56, 263-267.
- Paquin, V. & Aarssen, L.W. 2004. Allometric gender allocation in *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae) has adaptive plasticity. **American Journal of Botany**, 91, 430-438.
- Passos, L.C. 1995. A polinização pelo vento. Pp. 54-56. In: Morellato, L.P.C. & Leitão-Filho, H.F. (eds.) **Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra**. Campinas, Editora da Unicamp, 136pp.
- Pedraza, D.F. 2004. Padrões alimentares: da teoria à prática - o caso do Brasil. **Mneme - Revista Virtual de Humanidades**, 3, 1-10.
- Peñalver, E.; Labandeira, C.C.; Barrón, E.; Delclòs, X.; Nel, P.; Nel, A.; Tafforeau, P. & Soriano, C. 2012. Thrips pollination of Mesozoic gymnosperms. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America USA**, 109, 8623-8628.
- Percival, M. 1965. **Floral biology**. Oxford, Pergamon Press, 243pp.
- Pettitt, J.M. 1981. Reproduction in seagrasses: pollen development in *Thalassia hemprichii*, *Halophila stipulacea* and *Thalassodendron ciliatum*. **Annals of Botany**, 48, 609-22.
- Philbrick, C.T. 1991. Hydrophily: phylogenetic and evolutionary considerations. **Rhodora**, 93, 36-50.
- Philbrick, C.T. & Anderson, G.J. 1992. Pollination biology in Callitrichaceae. **Systematic Botany**, 17, 282-292.
- Philbrick, C.T. & Les, D.H. 1996. Evolution of aquatic angiosperm reproductive systems. **BioScience**, 46, 813-826.
- Primack, R.B. 1978. Evolutionary aspects of wind pollination in the genus *Plantago* (Plantaginaceae). **New Phytologist**, 81, 449-458.
- Proctor, M.; Yeo, P. & Lack, A. 1996. **The natural history of pollination**. London, Harper Collins Publishers, 479pp.
- Ramírez, N. 1995. Producción y costo de frutos y semillas entre modos de polinización en 232 especies de plantas tropicales. **Revista de Biología Tropical**, 43, 151-159.
- Regal, P.J. 1982. Pollination by wind and animals: ecology of geographic patterns. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 13, 497-524.
- Ren, D. 1998. Flower-associated Brachycera flies as fossil evidence for Jurassic angiosperms. **Science**, 280, 85-88.
- Ren, D.; Labandeira, C.C.; Santiago-Blay, J.A.; Rasnitsyn, A.P.; Shih, C.K.; Bashkuev, A.; Logan, M.A.V.; Hotton, C.L. & Dilcher, D.L. 2009. A probable pollination mode before angiosperms: Eurasian, long proboscis scorpionflies. **Science**, 326, 840-847.
- Renner, S.S. & Ricklefs, R.E. 1995. Dioecy and its correlates in the flowering plants. **American Journal of Botany**, 82, 596-606.
- Reusch, T.B. 2000. Pollination in the marine realm: microsatellites reveal high outcrossing rates and multiple paternity in eelgrass *Zostera marina*. **Heredity**, 85, 459-464.
- Ríos, L.D.; Fuchs, E.J.; Hodel, D.R. & Cascante-Marín, A. 2014. Neither insects nor wind: ambophily in dioecious *Chamaedorea* palms (Arecaceae). **Plant Biology** (ahead of print), doi:doi:10.1111/plb.12119.
- Rodríguez, A.F.M.; Yuste, M.C.A. & Moreno, J.L. 2005. **Polinización de cultivos**. Madrid, Ediciones Multi-Prensa, 232pp.
- Rosário Filho, N.A. 1997. Reflexões sobre polinose: 20 anos de experiência. **Revista Brasileira de Alergia e Imunopatologia**, 20, 210-213.
- Sasikumar, B.; George, J.K. & Ravindran, P.N. 1992. Breeding behaviour of black pepper. **Indian Journal of Genetics**, 52, 17-21.
- Schlueter, M.A. & Guttman, S.I. 1998. Gene flow and genetic diversity of turtle grass, *Thalassia testudinum* banks ex könig, in the lower Florida Keys. **Aquatic Botany**, 61, 147-164.
- Semple, K.S. 1974. Pollination in Piperaceae. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, 61, 868-871.
- Shelton, A.O. 2008. Skewed sex ratios, pollen limitation, and reproductive failure in the dioecious seagrass *Phyllospadix*. **Ecology**, 89, 3020-3029.
- Silberbauer-Gottsberger, I. & Gottsberger, G. 1988. A polinização de plantas do cerrado. **Revista Brasileira de Biologia**, 48, 651-663.
- Soderstrom, T.R. & Calderon, C.E. 1971. Insect pollination in tropical forest grasses. **Biotropica**, 3, 1-16.
- Stelleman, P. 1984. Reflections of the transition from wind pollination to ambophily. **Acta Botanica Neerlandica**, 33, 497-508.

- Sullivan, G. & Titus, J.E. 1996. Physical site characteristics limit pollination and fruit set in the dioecious hydrophilous species *Vallisneria americana*. **Oecologia**, 108, 285-292.
- Sutherland, S. 1986. Patterns of fruit-set: what controls fruit-flower ratios in plants? **Evolution**, 40, 117-128.
- Tanaka, N.; Uehara, K. & Murata, J. 2004. Correlation between pollen morphology and pollination mechanisms in the Hydrocharitaceae. **Journal of Plant Research**, 117, 265-276.
- Taylor, D.W. & Hu, S. 2010. Coevolution of early angiosperms and their pollinators: evidence from pollen. **Palaeontographica**, 283, 103-135.
- Taylor, D.W. & Millay, A.M. 1979. Pollination biology and reproduction in early seed plants. **Review of Palaeobotany and Palynology**, 27, 329-355.
- Taylor, D.W. & Rickey, L.J. 1990. An aptian plant with attached leaves and flowers - implications for angiosperm origin. **Science**, 247, 702-704.
- Torretta, J.P. & Basilio, A.M. 2009. Dispersión polínica y éxito reproductivo de cuatro especies arbóreas de un bosque xerófito de Argentina. **Revista de Biología Tropical**, 57, 283-292.
- Totland, Ø. & Sottocornola, M. 2001. Pollen limitation of reproductive success in two sympatric alpine willows (Salicaceae) with contrasting pollination strategies. **American Journal of Botany**, 88, 1011-1015.
- Traverse, A. 2010. **Paleopalynology**. London, Springer, 813 pp.
- Urzay, J.; Smith S.G.L.; Thompson, E. & Glover, B.J. 2009. Wind gusts and plant aeroelasticity effects on the aerodynamics of pollen shedding: a hypothetical turbulence-initiated wind-pollination mechanism. **Journal of Theoretical Biology**, 259, 785-792.
- van der Valk, H.; Koomen, I.; Nocelli, R.C.F.; Ribeiro, M.F.; Freitas, B.M.; Carvalho, S.M.; Kasina, J.M.; Martins, D.J.; Maina, G.; Ngaruiya, P.; Gikungu, M.; Mutiso, M.N.; Odhiambo, C.; Kinuthia, W.; Kipyab, P.; Blacquièrre, T.; van der Steen, J.; Roessink, I.; Wassenberg, J. & Gemmill-Herren, B. 2013. **Aspects determining the risk of pesticides to wild bees: risk profiles for focal crops on three continents**. Italy, FAO, 68pp.
- van Tussenbroek, B.I.; Monroy-Velazquez, L.V. & Solis-Weiss, V. 2012. Mesofauna foraging on seagrass pollen may serve in marine zoophilous pollination. **Marine Ecology Progress Series**, 469, 1-6.
- Whitehead, D.R. 1969. Wind-pollination in the angiosperms: evolutionary and environmental considerations. **Evolution**, 23, 28-35.
- Williams, C.G. 2013. Forest tree pollen dispersal via the water cycle. **American Journal of Botany**, 100, 1184-1190.
- Willis, K.J. & McElwain, J.C. 2002. **The evolution of plants**. Oxford, Oxford University Press, 378pp.
- Wragg, P.D. & Johnson, S.D. 2011. Transition from wind pollination to insect pollination in sedges: experimental evidence and functional traits. **New Phytologist**, 191(4), 1128-1140.
- Yamasaki, E. & Sakai, S. 2013. Wind and insect pollination (ambophily) of *Mallotus* spp. (Euphorbiaceae) in tropical and temperate forests. **Australian Journal of Botany**, 61, 60-66.
- Zandonella, P. 1984. Transport du pollen par les agents physiques: anémogamie et hydrogamie. Pp. 91-96. In: P. Pesson & J. Louveaux (eds.) **Pollinisation et productions végétales**. Paris, Institut National de la Recherche Agronomique, 663pp.



Foto: Mardiore Pinheiro

* Capítulo 9 *

Polinização por abelhas

Mardiore Pinheiro¹, Maria Cristina Gaglianone², Carlos Eduardo Pereira Nunes³,
Maria Rosângela Sigrist⁴ e Isabel Alves dos Santos⁵

¹ Universidade Federal da Fronteira Sul – Rua Major Antonio Cardoso, 590 – CEP: 97900-00 – Cerro Largo-RS – Brasil. e-mail: mardiore.pinheiro@gmail.com

² Laboratório de Ciências Ambientais, Centro de Biociências e Biotecnologia, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro – Av. Alberto Lamego, 2.000 – Campos dos Goytacazes-RJ – Brasil.

³ Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Departamento de Biologia Vegetal, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas – Campinas-SP – Brasil – Caixa postal 6109.

⁴ Laboratório de Botânica, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal do Mato Grosso do Sul – Campo Grande – MS – Brasil – Caixa postal 549.

⁵ Departamento de Ecologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo – CEP: 05508-900 – São Paulo-SP – Brasil.

As abelhas formam um grupo diverso e numeroso, com mais de 16 mil espécies e modo de vida variando de solitário a social. A grande maioria alimenta-se exclusivamente de recursos florais, estabelecendo relações estreitas com as angiospermas ao longo da evolução de ambos os grupos. Assim, flores e abelhas polinizadoras apresentam inúmeros casos de adaptação recíproca. Além de servirem como fonte de alimento (pólen, néctar e óleo), recursos florais são fundamentais para as abelhas por serem utilizados como componentes das células de cria (óleo, resina), na construção dos ninhos (resina) e no comportamento reprodutivo (perfumes). Neste capítulo são abordados aspectos da biologia e do comportamento de abelhas, apresentados exemplos de interações com flores de angiospermas e discutido o papel destes insetos na polinização da flora em formações vegetais brasileiras.

Introdução

A diversidade morfológica e comportamental dos diferentes grupos de abelhas torna possível a estes insetos explorar grande variedade de tipos florais, ao passo que a maioria das espécies de angiospermas possui flores visitadas e polinizadas, principalmente ou exclusivamente, por abelhas.

As interações deste grupo de polinizadores com variados tipos de flores desafiam a abordagem clássica de síndrome de polinização (Faegri & van der Pijl 1979). Flores melitófilas (i.e., antese diurna, presença de odor, de plataforma de pouso, predomínio de cor azul, amarela ou púrpura e presença de guias de recursos florais) podem também ser visitadas e polinizadas por outros grupos de polinizadores, enquanto flores ditas como não melitófilas podem também ser visitadas e polinizadas por abelhas.

Por outro lado, muitas vezes a coleta de recursos florais requer caracteres ajustados com a morfologia da flor, resultando em interações estreitas entre certos tipos de flores e grupos de abelhas com adaptações morfológicas e/ou comportamentais específicas para a coleta dos recursos. Por exemplo, o pólen pode estar “escondido” em partes florais para evitar o desperdício com visitantes não polinizadores. Neste caso, as abelhas polinizadoras legítimas possuem caracteres especiais para alcançar e retirar este pólen. Da mesma maneira, flores com corola longa apresentam o néctar na base do tubo, exigindo uma língua longa para atingir o fundo (Alves dos Santos 2001), bem como comportamento adequado do polinizador para manipular a flor.

Outros recursos florais, como óleos, resinas e perfumes, são explorados exclusivamente por certos grupos de abelhas, com comportamentos específicos e estruturas morfológicas adequadas para coleta,

localizadas principalmente nas pernas. Óleos e resinas estão primariamente associados à construção dos ninhos, embora os óleos também possam ser misturados ao pólen no alimento larval, provavelmente como fonte energética. Recursos florais destinados à alimentação da cria e à construção do ninho são exclusivamente coletados por fêmeas. Já os perfumes são usados somente por machos de abelhas da tribo Euglossini (Apidae), também chamadas de abelhas-das-orquídeas (Eltz *et al.* 2005b).

Neste capítulo serão apresentados aspectos da biologia, do comportamento e da polinização de flores por abelhas. Além disso, abordaremos o papel das abelhas na polinização de plantas de diferentes ambientes vegetais, bem como mencionaremos sobre a importância da preservação deste grupo de vetores de pólen.

Biologia e comportamento de abelhas

Entre os agentes polinizadores bióticos, as abelhas merecem papel de destaque, pois dependem das flores (ou dos recursos florais) para sua sobrevivência, tendo dessa forma estabelecido relações estreitas com as angiospermas ao longo de sua evolução. Além disso, estes insetos formam um grupo numeroso e diverso, com mais de 16 mil espécies descritas no mundo (Michener 2007). No Brasil estima-se que a apifauna reúne 1.678 espécies descritas em cinco famílias: Colletidae, Andrenidae, Halictidae, Megachilidae e Apidae (Silveira *et al.* 2002; Moure *et al.* 2007). As Figs. 9.1 e 9.2 ilustram alguns exemplos da diversidade da fauna de abelhas no Brasil.

As espécies de abelhas variam em tamanho (2-50 mm), forma, coloração (Figs. 9.1 A,C,E,K), hábitos de nidificação e modo de vida. Existem desde abelhas

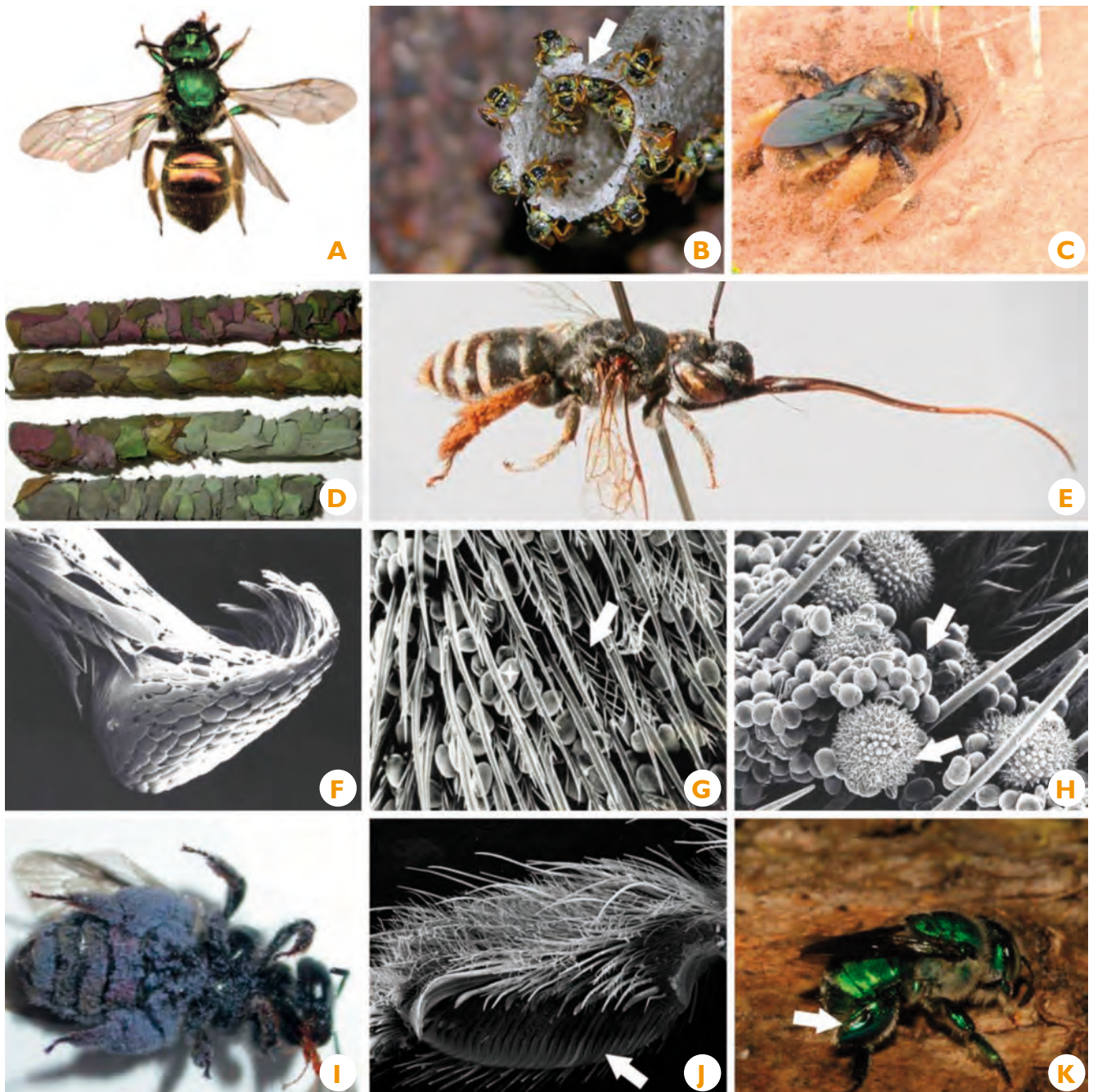


Figura 9.1 Aspectos da biologia e morfologia de abelhas. (A) Fêmea de Halictidae, com tegumento de coloração tipicamente metálica. (B) Indivíduos da espécie eusocial *Tetragonisca angustula* pousados em estrutura que forma a entrada do ninho (seta). (C) Fêmea de *Epicharis dejeanii* iniciando escavação de ninho em solo arenoso. (D) Ninhos de *Megachile* construídos com folhas e pétalas. (E) Fêmea de *Ancyloscelis gigas* com a longa probóscide estendida, estrutura adaptada para coleta de recurso em flores de néctar com tubo floral comprido. (F) Ponta da glossa (flabelum) de *Florilegus fulvipes* com papilas sensitivas. Nas abelhas com língua longa, o néctar é sugado e sobe por capilaridade entre as estruturas que compõem a probóscide. (G) Pelos plumosos (seta) característicos dos Apiformes, estruturas que favorecem a aderência dos grãos de pólen (asterisco) à escopa. (H) Grãos de pólen (setas) presos entre os pelos da escopa de *Lanthanomelissa completa*. (I) Fêmea de *Hexanthea missionica*, com carga monofloral de grãos de pólen de *Petunia integrifolia* na escopa. (J) Basitarso anterior de *Centris bicolor*, com cerdas modificadas (seta), formando um pente para raspar os elaióforos e coletar óleo floral. (K) Fenda tibial (seta) na perna posterior do macho de *Euglossa*. Autores das imagens: Isabel Alves dos Santos (A, C, D, E, F, H e I), Clemens Schlindwein (G), Paulo C. Fernandes (B), Antonio Aguiar (J), Carlos E. P. Nunes (K).

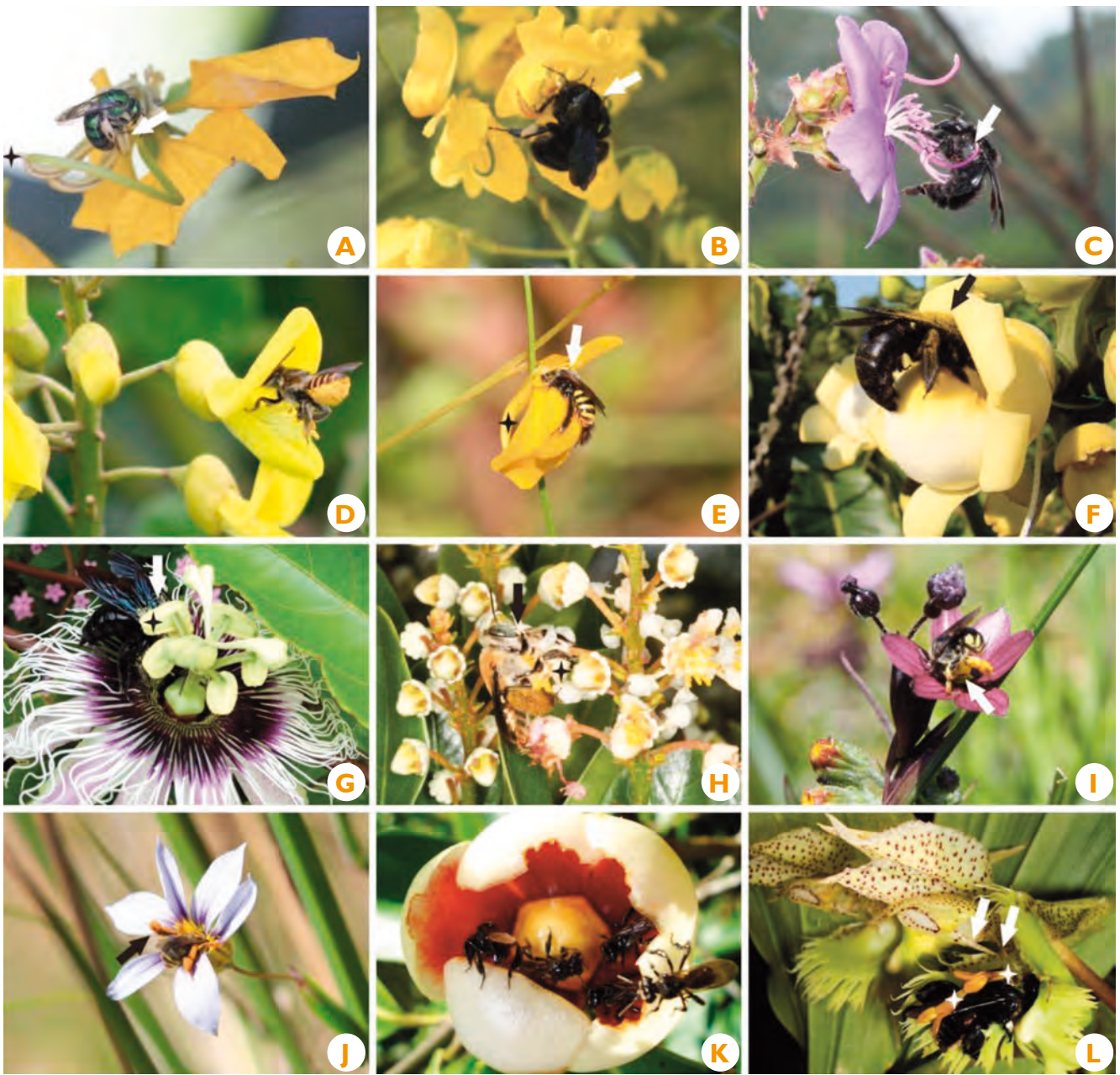


Figura 9.2 Abelhas visitando flores. (A) *Augochloropsis* sp. vibrando antera poricida (seta) de *Senna macranthera*. O tamanho do estilete afasta o estigma (asterisco) e o tamanho da abelha impede que ela polinize a flor. (B) *Bombus morio* vibrando anteras de *S. multijuga*. Durante a visita, o estigma (seta) toca o dorso do tórax da abelha, mesmo local onde o pólen para reprodução é depositado. (C) *Bombus pauloensis* vibrando anteras de *Tibouchina langsdorffiana*. O pólen para reprodução geralmente é depositado na região dorsolateral (seta) do corpo da abelha, mesmo local que contata o estigma da flor. (D) *Megachile* sp. tomando néctar em flor com câmara nectarífera de *Sophora tomentosa*. (E) *Arhysoceble picta* tomando néctar em flor de *Utricularia*. Note que, para acessar o néctar, além de abrir passagem entre os lábios da corola, a abelha necessita de uma língua de comprimento compatível com o comprimento do esporão (asterisco). Durante a visita a abelha toca as estruturas reprodutivas da flor (seta) e realiza a polinização. (F) *Xylocopa frontalis* tomando néctar em flor com capuz de *Bertholletia excelsa*. Note a presença de pólen (seta) no tórax da abelha, local que também toca o estigma da flor. (G) *X. frontalis* tomando néctar em *Passiflora alata*. O contato do dorso do tórax (seta) com as estruturas reprodutivas (neste caso, antera – asterisco) deve-se ao grande tamanho da abelha. (H) *Centris caxiensis* coletando óleo em flor de *Byrsonima gardneriana*. A abelha prende-se à ungrícula da flor com a mandíbula (seta),

enquanto as pernas anteriores raspam elaióforos epiteliais (asterisco). **(I)** *Lanthanomelissa betinae* coletando óleo floral em flor de *Sisyrinchium luzula*. Note que a abelha está raspando, com o basitarso anterior (seta), os elaióforos tricomáticos concentrados na base dos filetes. **(J)** *L. clementis* coletando óleo floral em flor de *S. micranthum*. Note a escopa (seta) repleta de pólen e óleo. **(K)** Abelhas Meliponini coletando resina em flor masculina de *Clusia*. **(L)** Macho de *Eufriesea violascens* coletando perfume em flor masculina de *Catasetum fimbriatum*. Note as estruturas em forma de antena (setas) responsáveis por projetar os polinários (asteriscos) no tórax da abelha. Autores das imagens: Vinícius L. G. de Brito (C), Marcelo C. Cavalcante (F), Clemens Schindwein (H), Carlos E. P. Nunes (L), Mardiore Pinheiro (A, B, C, D, E, G, I, J e K).

totalmente solitárias até altamente eussociais. As espécies sociais são as mais conhecidas e estudadas, pois muitas são utilizadas comercialmente, como é o caso da abelha-do-mel *Apis mellifera* (L.) e de várias espécies de abelhas-sem-ferrão da fauna brasileira, conhecidas como meliponíneos, sendo alguns exemplos *Melipona quadrifasciata* Lep. (mandacari), *Trigona spinipes* (Fab.) (irapuá) e *Tetragonisca angustula* (Latr.) (jataí) (Fig. 9.1 B).

As abelhas eussociais vivem em colônias organizadas, onde há uma rainha e dezenas ou milhares de operárias (Michener 1974). Estas dividem os trabalhos de cuidados da colmeia, como limpeza, construção de células de cria, defesa e coleta do alimento. A rainha é o único indivíduo reprodutivo, além dos machos, que normalmente ficam por pouco tempo na colônia. Todas as operárias são irmãs, filhas da rainha. As operárias forrageiras buscam pólen e néctar nas flores e estocam esses recursos em potes ou favos no ninho (Roubik 1989). Este armazenamento de alimento permite que a colmeia seja perene e permaneça ativa mesmo em períodos de pouca floração ou de clima desfavorável. Geralmente os ninhos de abelhas sociais são construídos em cavidades (p. ex., ocos de árvores utilizados por abelhas do gênero *Melipona*) ou suspensos em árvores (p. ex., *Apis* e *Trigona*) (Nogueira Neto 1997).

Contrastando com o modo de vida social, existem muitas espécies de abelhas solitárias. Neste caso há apenas uma fêmea responsável por todas as tarefas

do ninho, desde a sua fundação, defesa e provisãoamento, além da oviposição (Batra 1984; Alves dos Santos 2002). A fundação inclui a localização de um sítio adequado para construção do ninho, podendo ser no solo, em barrancos, em troncos de árvores, cupinzeiros, cavidades preexistentes, entre outros (Stephen *et al.* 1969). Ao encontrar o local, a fêmea inicia a escavação de um túnel (Fig. 9.1 C), que pode ser linear ou ramificado, ou, então, no caso de alguns grupos, utiliza uma cavidade já feita por outro organismo. Em seguida, a abelha constrói as células de cria, reforçando a parede do túnel com areia, resina, óleo, pedaços de folhas ou pétalas (Fig. 9.1 D) (Laroca *et al.* 1987; Camillo *et al.* 1995). A fêmea faz várias viagens para coletar alimento nas flores e provisionar as células de cria. Em cada célula coloca um ovo sobre ou em meio ao alimento e fecha-a, deixando o imaturo protegido durante o seu desenvolvimento. Isso se repete várias vezes durante todo o período reprodutivo da fêmea. Geralmente, depois de um a dois meses, ela morre e não tem contato com sua prole. O ovo deixado na célula de cria eclode em uma larva, que se alimenta do pólen depositado dentro da célula, geralmente misturado com néctar ou óleos (no caso de abelhas especializadas), e sofre quatro a cinco mudas enquanto cresce. A larva madura passa pela metamorfose até a fase final, quando emerge na forma de adulto pronto para a reprodução. Uma vez inseminada, a fêmea recomeça o ciclo (McGinley 1989).

Apesar de numerosas em espécies, as abelhas solitárias foram, até o presente, menos estudadas. Essa escassez de conhecimentos bionômicos é resultante de, pelo menos, dois fatores: primeiro, as populações das espécies solitárias são, na maioria das vezes, esparsas e menores (Danks 1971) e, segundo, a grande dificuldade de se localizar seus sítios de nidificação (Jayasingh & Freeman 1980). Mesmo assim foram acumulados muitos conhecimentos acerca de espécies que nidificam em cavidades preexistentes (pois as mesmas podem ser capturadas em armadilha) (Krombein 1967; Garófalo *et al.* 2004) e espécies que formam grandes agregações, com alta densidade de ninhos dispostos no mesmo local (Rozen 1984). Tais agregações tendem a permanecer por vários anos na mesma área, o que facilita a sua localização, como é o caso de *Andrena fenningeri* Viereck acompanhada por mais de 10 anos por Batra (1999).

Entre o modo de vida solitário e social existem outros níveis de organização, como, por exemplo, comunal, subsocial, semissocial, entre outros (Michener 1974; Gaglianone 2000; Augusto & Garófalo 2004). A classificação se dá devido ao contato de gerações, ou seja, se há ou não sobreposição entre as gerações, divisão de trabalho, cooperação entre os indivíduos do grupo e presença de fêmea dominante (Michener 1969).

Mas, sociais ou solitárias, as espécies de abelhas possuem um cuidado parental com seus imaturos, o que difere de muitos outros insetos. Elas constroem os ninhos para abrigá-los e protegê-los durante o desenvolvimento e os abastecem com alimento suficiente para que completem todo o ciclo, garantindo, assim, o sucesso da sua prole. Este sucesso pode ser interrompido por alguns inimigos naturais, como: fungos, ácaros, vespas parasitoides e até mesmo outras espécies de abelhas denominadas cleptoparasitas (Alves dos Santos 2009). Neste caso, ocorre a morte

direta do ovo ou larva do hospedeiro, pois os imaturos das espécies cleptoparasitas irão usufruir da célula de cria construída e abastecida pela fêmea hospedeira (Rozen 2003). Outro tipo de parasitismo, denominado parasitismo social, ocorre através da invasão do ninho e roubo do alimento pelo invasor, em geral espécies sociais que atacam ninhos de outras espécies sociais de Apidae ou de Halictidae (Michener 2007).

Todas as espécies de abelhas se alimentam de recursos florais, entre eles néctar e pólen. O néctar representa a fonte de energia para os adultos e imaturos e as abelhas utilizam a probóscide para obter este recurso (Figs. 9.1 E,F). O pólen representa a principal fonte proteica e é disponibilizado para os imaturos dentro da célula de cria. A coleta deste recurso pelas fêmeas adultas requer manipulação das flores, tanto para a retirada do pólen contido nas anteras como para acondicioná-lo em estrutura de transporte, de forma a não perdê-lo durante o percurso até o ninho (Figs. 9.1 G,H).

Dependendo das fontes exploradas para coletar o pólen, as espécies de abelhas podem ser classificadas em diferentes graus de especialização, que incluem aquelas que coletam pólen somente em poucas espécies de plantas do mesmo gênero ou da mesma família (espécies de abelhas oligoléticas) (Fig. 9.1 I), até as que utilizam espécies de plantas de táxons diversos como fontes deste recurso (espécies de abelhas poliléticas) (Cane & Sipes 2006). Espécies oligoléticas são encontradas principalmente entre abelhas solitárias das famílias Colletidae, Andrenidae e várias tribos de Apidae, (Schlindwein 1998). Muitas das espécies sociais são poliléticas, pois precisam de fontes de alimento o ano todo para sustentar suas colônias perenes. Como abelhas oligoléticas dependem de fontes específicas de pólen para alimentar as larvas, as interações com suas plantas preferidas devem ser alvo de conservação. Em algumas situações as associações

são obrigatórias para reprodução tanto das abelhas quanto das plantas (Milet-Pinheiro & Schlindwein 2010; Carvalho & Schlindwein 2011).

Abelhas e polinização

A dependência das abelhas por recursos florais e das plantas pelo serviço de polinização propiciou o surgimento de adaptações recíprocas, observadas na morfologia e comportamento das abelhas e nos diferentes tipos de flores. A seguir serão descritos alguns exemplos.

Abelhas e flores de pólen

Entre as angiospermas, aproximadamente 20 mil espécies disponibilizam somente pólen como recurso para os visitantes florais ou, além do pólen, uma pequena quantidade de néctar (Willmer 2011). Em ambos os casos o pólen é o recurso primário para atração dos polinizadores (Endress 1994), sendo este tipo de flor denominado por Vogel (1978) como flor de pólen (Capítulo 6).

Dentro desta categoria existe um grupo especial de flores cujo pólen está armazenado em anteras poricidas e é explorado exclusivamente por abelhas que coletam pólen através da vibração da musculatura indireta das asas. Este comportamento de coleta foi descrito por Michener (1962) e denominado de *buzz pollination* (polinização por vibração), já que emite um zumbido, e na maioria das vezes resulta em polinização (Figs. 9.2 B,C). Buchmann (1985) sugeriu que o comportamento de vibração nas abelhas teria a função original de termorregulação, como ocorre em vários grupos atuais de insetos. Ao longo da evolução, este comportamento teria sofrido modificações na sua função, levando as abelhas a utilizá-lo para a vibração

das flores. Assim, com a vantagem de coletar mais pólen pela vibração, comparativamente à manipulação das anteras, o comportamento de coleta por vibração teria sido adotado por alguns táxons de abelhas. No Brasil, as espécies de abelhas que vibram pertencem a táxons filogeneticamente não relacionados das famílias Apidae (como Centridini, Bombini, Xylocopini, Exomalopsini, Euglossini e *Melipona* – Meliponini, por exemplo), Halictidae (Augochlorini), Colletidae (Colletinae e Caupolicani) e Andrenidae (Oxaeini) Nunes-Silva *et al.* (2010).

Segundo Endress (1994), do ponto de vista de evolução floral, características como anteras longas, tubulares e poricidas podem ser consideradas como adaptações das plantas à coleta de pólen por vibração. Neste sentido, a proteção do pólen, a seleção de visitantes e a promoção da polinização com a deposição mais precisa de pólen no corpo do visitante serviriam como vantagens adaptativas para garantir o sucesso reprodutivo das plantas.

Para coletar pólen em flores de anteras poricidas, a abelha agarra-se a uma antera (Fig. 9.2 A, seta) ou ao conjunto de estames (Figs. 9.2 B,C) e vibra a musculatura do tórax. A vibração é transmitida para as estruturas florais e faz com que os grãos de pólen, geralmente pequenos e secos, sejam liberados das anteras para a superfície abdominal e/ou torácica da abelha. Embora o pólen de anteras poricidas seja coletado somente por vibração, nem todas as abelhas que coletam pólen através deste mecanismo atuam como polinizadoras das flores que visitam (Fig. 9.2 A). A polinização por vibração ocorrerá se o visitante tocar o estigma com a parte do corpo que recebeu a carga polínica, o que dependerá do comportamento na flor e do tamanho corporal em relação a posição, tamanho e arranjo dos estames e posição e tamanho do estilete. Flores de *Senna* (Fabaceae) e *Tibouchina* (Melastomataceae), por exemplo, são

polinizadas por abelhas grandes, como *Bombus morio* (Swederus) e *B. pauloensis* Friese (Figs. 9.2 B,C). Espécies com anteras poricidas ocorrem principalmente nas famílias Fabaceae (Caesalpinioideae, Figs. 9.2 A,B), Melastomataceae (Fig. 9.2 C) e Solanaceae. Descrições detalhadas do mecanismo de polinização em flores com anteras poricidas podem ser consultadas em Buchmann (1983), Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger (1988), Bezerra & Machado (2003), Fracasso & Sazima (2004), Wolowski & Freitas (2010).

A coleta de pólen e a polinização por vibração não está restrita a flores com anteras poricidas, podendo ocorrer também em flores com anteras rimosas, como, por exemplo, espécies de Myrtaceae (Proença & Gibbs 1994), do gênero *Swartzia* (Faboideae, Fabaceae) (Lopes & Machado 1996) e de Begoniaceae (Wyatt & Sazima 2011). Flores com anteras rimosas polinizadas por vibração compartilham características como androceu polistêmone, pólen seco e pequeno. Para coletar pólen nestas flores as abelhas agarram um grupo de estames com as pernas e vibram. Segundo Buchmann (1985), a habilidade de coletar mais pólen por unidade de tempo, aplicando a vibração nas anteras, pode ter conduzido as abelhas a utilizar a vibração em flores com anteras de deiscência longitudinal.

Mecanismos de polinização mais complexos, envolvendo flores de pólen, estão associados à presença de estames de diferentes tipos na mesma flor (heteranteria). Este dimorfismo do androceu ocorre em algumas espécies com anteras rimosas (p. ex., espécies de *Swartzia*) ou poricidas (p. ex., *Senna macranthera* [DC. ex Collad.] H.S. Irwin & Barneby, *S. multijuga* [Rich.] H.S. Irwin & Barneby e *Tibouchina langsdorffiana* [Bonpl.] Baill.) (Figs. 9.2 A-C) de famílias filogeneticamente não relacionadas, e muitas vezes as abelhas vibradoras realizam a polinização destas flores (Vogel 1974; Buchmann 1983).

O fato de o pólen ser utilizado como recurso alimentar pelas abelhas é uma desvantagem para a planta, já que este consumo deixa menos pólen disponível para a reprodução, fenômeno denominado na literatura como “dilema do pólen” (Westerkamp 1997a). Segundo Vallejo-Marín *et al.* (2009), este conflito é reduzido quando o pólen é disponibilizado em diferentes estames, resultando em uma separação funcional, ou seja, em pólen para o visitante e pólen para reprodução. Assim, do ponto de vista evolutivo, a heteranteria tem sido considerada uma resposta das plantas para assegurar a reprodução com economia de recurso (Vogel 1974; Buchmann 1983; Vallejo-Marín *et al.* 2009). Durante a coleta por vibração, o pólen para reprodução é depositado em um local do corpo do visitante (região dorsal e/ou dorsolateral), que contata o estigma da flor (Fig. 9.2 B, seta) e de onde normalmente não é retirado pela abelha. Enquanto isso, o pólen para alimentação do visitante é depositado na região ventral do corpo da abelha, de onde pode ser retirado e transportado para o ninho. Informações adicionais sobre polinização por vibração em flores heterânteras com anteras poricidas podem ser consultadas em Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger (1988), Westerkamp (2004), Costa *et al.* (2007), Wolowsky & Freitas (2010) e, a respeito de flores com anteras rimosas, em Lopes & Machado (1996). Westerkamp (2004) descreveu, para as flores da tribo Cassiinae (Faboideae, Fabaceae), o mecanismo de polinização por ricochete, através do qual o pólen das anteras de reprodução é ejetado para a pétala lateral da flor e daí remetido para o dorso do corpo das abelhas (local que contata o estigma).

As flores de espécies dos gêneros *Senna*, *Cassia* e *Chamaecrista* (Faboideae, Cassiinae), além de heterânteras, também são enantioestílicas, ou seja, apresentam estigmas deflexionados à direita ou à esquerda, em posição oposta aos estames de reprodução (Gottsberger

& Silberbauer-Gottsberger 1988). Embora, a função da enantiostilia na polinização ainda não seja clara (Dulberger 1981; Barrett 2002), a deflexão do pistilo em direção oposta as anteras maiores pode reduzir a geitonogamia e facilitar a polinização entre flores de diferentes indivíduos (Jesson & Barret 2005).

Abelhas e flores de néctar

Flores de néctar produzem este recurso como principal atração para visitantes florais. Do ponto de vista evolutivo, o surgimento de estruturas produtoras de néctar nas flores das angiospermas pode ter a função de desviar a atenção dos visitantes florais do pólen, garantindo maior quantidade deste recurso na reprodução sexuada das plantas (Willmer 2011).

O néctar floral é secretado por glândulas com tamanho, forma e posição variados dentro da flor (Capítulo 6) e está diretamente envolvido com a polinização, pois, além de ser um atrativo, geralmente é produzido e/ou acumulado em local específico, de modo a garantir o contato do visitante com as estruturas reprodutivas durante a visita. A atratividade gerada pelo néctar foi também comprovada através de experimentos com suplementação deste recurso, que resultaram em aumento da taxa de visitação floral (Mitchell & Waser 1992).

Flores nectaríferas possuem morfologia bastante variada, com tamanho que vai de pequeno (p. ex., flores de Asteraceae, Celastraceae e Salicaceae) a grande (p. ex., flores de Bignoniaceae, Gesneriaceae, Marantaceae), e com corola de diversas formas, como prato, estandarte, goela, campânula e tubo (Capítulo 2). Dependendo da morfologia floral, flores de néctar podem ser visitadas e polinizadas por diversos grupos de polinizadores ou, ao contrário, possuir um sistema de polinização especialista (Capítulo 17). Em flores

tubulares de tamanho pequeno, como as flores de Asteraceae, ou com corola do tipo prato, como as flores de Celastraceae e Salicaceae, o néctar é facilmente acessado por diversos grupos de insetos, incluindo abelhas, borboletas, moscas, vespas e, eventualmente, besouros, os quais podem atuar como polinizadores. Por outro lado, em flores do tipo estandarte, goela, com esporão, capuz ou tubo floral comprido, o néctar é produzido e/ou acumulado em porções profundas da corola e o pólen fica mais ou menos protegido. Para acessar o recurso, o visitante precisa ter dimensão (comprimento e largura do corpo e comprimento da língua) e comportamento intrafloral adequados, atributos que possibilitem acionar os mecanismos de polinização (Figs. 9.2 D-F). Flores deste tipo são predominantemente polinizadas por abelhas (Endress 1994; Neal *et al.* 1998) e ocorrem em diversas famílias de angiospermas, como Bignoniaceae, Fabaceae (Faboideae), Lamiaceae, Lecythidaceae, Marantaceae, Orchidaceae, Verbenaceae, Utriculariaceae, entre outras.

Em flores do tipo estandarte, como, por exemplo, *Sophora tomentosa* L. (Fabaceae, Faboideae), o néctar é acumulado em uma câmara nectarífera (Brito *et al.* 2010). Para atingir o recurso as abelhas precisam pousar sobre a ala e/ou quilha e forçar a cabeça entre a base das peças florais (estandarte, peças da quilha e da ala) (Fig. 9.2 D). Durante este movimento, o peso do corpo da abelha e a força aplicada para abrir passagem entre as pétalas promovem o deslocamento da quilha para baixo, ao mesmo tempo em que expõem as anteras (ou somente o pólen) e o estigma, que contactam o corpo da abelha na porção ventral do tórax e/ou abdômen. Deste modo, somente as abelhas com dimensões e comportamento propícios são polinizadoras. Descrições detalhadas de mecanismos de polinização de flores do tipo estandarte podem ser consultadas em Westerkamp (1997b).

Na polinização de flores bilabiadas do tipo goela é necessário que as abelhas contatem, com o dorso do corpo, as estruturas reprodutivas, que estão localizadas próximas ao lábio superior da flor (Westerkamp & Claben-Bockhoff 2007). Para tanto, somente agem como polinizadores os visitantes com altura do corpo adequada para contatar o estigma e as anteras, quando pousados no lábio inferior da flor. No caso de flores com lábio superior e inferior próximos o suficiente para fechar a passagem para o nectário (p. ex., flores de Utriculariaceae), o polinizador tem que afastar os lábios da corola para acessar o néctar, sendo que o contato com as estruturas reprodutivas da flor (Fig. 9.2 E, seta) e, conseqüentemente, a polinização decorrem deste comportamento.

Em flores com capuz, como é o caso de *Bertholletia excelsa* Bonpl. e *Lecythis lurida* (Miers) S.A. Mori (Lecythidaceae), o néctar somente é acessado por abelhas de grande porte, como *Xylocopa frontalis* Olivier (Fig. 9.2 F) e algumas espécies de *Centris*, *Eulaema* e *Eufriesea*, que conseguem imprimir força para afastar o capuz formado pelo prolongamento do androceu. Durante a tomada de néctar as abelhas tocam as estruturas reprodutivas e polinizam as flores (Mori & Prance 1990; Maués 2002; Aguiar & Gaglianone 2008; Santos & Absy 2010; Cavalcante *et al.* 2012).

Flores tubulares exigem adaptações específicas do aparelho bucal para o acesso ao néctar e são, portanto, polinizadas principalmente por abelhas de língua longa, como espécies das famílias Apidae (p. ex. *Ancylloscelis gigas* Friese) (Fig. 9.1 E) e Megachilidae. Abelhas com língua longa também são importantes polinizadores de flores que apresentam néctar depositado em câmaras (p. ex., Convolvulaceae, Passifloraceae, Fabaceae) ou em esporões, como em Utriculariaceae (Fig. 9.2 E, asterisco) e Orchidaceae. Em Passifloraceae, o tamanho do corpo da abelha é determinante na polinização. Como as estruturas

reprodutivas estão afastadas do nectário, somente abelhas com altura do tórax suficientemente grande para tocá-las (Fig. 9.2 G) atuam como polinizadores (Sazima & Sazima 1989; Varassin & Silva 1999; Gaglianone *et al.* 2010). Além disso, as flores de *Passiflora* (p. ex. *Passiflora alata* Curtis) são dicógamas (protândricas); na fase masculina, os estames estão flexionados para baixo e a abelha contata as anteras (Fig. 9.2 G, asterisco) com o dorso do tórax (Fig. 9.2 G, seta); na fase feminina, os ramos dos estiletes flexionam-se abaixo das anteras e a abelha contata o estigma da flor. Já em flores de várias espécies de Convolvulaceae, os estames fecham a passagem para a câmara nectarífera e o néctar somente pode ser acessado pelas abelhas que possuem língua longa o suficiente para alcançar o fundo da corola (Pinheiro & Schlindwein 1998; Pick & Schlindwein 2011). Entre as abelhas de língua longa, fêmeas e machos de Euglossini, cuja língua pode ultrapassar o tamanho do corpo, são importantes polinizadores de flores nectaríferas da região Neotropical (Roubik 1992).

Nas flores que restringem o acesso ao néctar, somente os visitantes que tocam as estruturas reprodutivas conseguem atingir este recurso, no entanto alguns visitantes podem acessar o néctar por via ilegítima, através da perfuração da parede externa do cálice e/ou corola, atuando como pilhadores de néctar. Este comportamento foi descrito para abelhas como *Xylocopa* (Correia *et al.* 2005), *Oxaea* (Camargo *et al.* 1984; Aguiar & Gaglianone 2008) e *Trigona* (Sazima & Sazima 1989). Os efeitos da ação dos visitantes ilegítimos são a princípio negativos, pois estas abelhas, além de não promoverem a polinização, provocam a diminuição do volume de néctar das flores, fazendo com que os polinizadores evitem as flores perfuradas. Por outro lado, a diminuição do volume de néctar das flores pode mediar positivamente a interação com polinizadores, uma vez que estes podem responder

à escassez do recurso efetuando visitas mais rápidas em cada flor e, conseqüentemente, aumentando a frequência de flores visitadas e polinizadas, bem como o fluxo de pólen na população (Gentry 1978; Maloof & Inouye 2000). Esta mediação positiva dos visitantes ilegítimos foi discutida por autores como Camargo *et al.* (1984), que descreveram o comportamento e a morfologia do aparelho bucal de *Oxaea flavescens* Klug, que, com maxilas muito desenvolvidas, perfura a parte externa da flor para retirar o néctar, sem polinizar as flores. Entretanto, o comportamento legítimo desta mesma espécie em outros tipos florais, onde atua como polinizador, indica a sua plasticidade comportamental relativa à coleta do néctar.

Abelhas e flores de óleo

Desde que Vogel (1969) registrou óleos florais como mais um recurso coletado pelas abelhas, muitas informações científicas subsequentes discutiram as adaptações morfológicas recíprocas entre as plantas produtoras de óleo e as abelhas que utilizam este recurso floral.

Segundo Renner & Schaefer (2010), este recurso floral é encontrado entre 1.500 e 1.800 espécies de plantas, pertencentes a 11 famílias de angiospermas (Capítulo 6). Os óleos são secretados por glândulas epiteliais ou tricômicas, denominadas elaióforos (Vogel 1974). Detalhes da morfologia e localização destas glândulas são encontrados em Vogel & Machado (1991), Cocucci & Vogel (2001), Sérsic (2004), Pansarin *et al.* (2009) e Chauveau *et al.* (2011).

Na região Neotropical abelhas solitárias especializadas das tribos Centridini, Tapinotaspidini e Tetrapediini utilizam óleo floral misturado ao pólen para alimentar as larvas (Vogel 1974; Simpson & Nef

1981; Cane *et al.* 1983). Outros usos do óleo estão relacionados ao revestimento das paredes internas e do fechamento das células de cria, à aderência, nas escopas das abelhas, de materiais de construção do ninho (partículas de solo e pequenos pedaços de madeira), bem como à cimentação destes materiais (Cane *et al.* 1983; Vinson *et al.* 1996; Alves dos Santos *et al.* 2007).

A maioria das interações entre abelhas e flores de óleo não é necessariamente específica, pois as abelhas geralmente coletam este recurso em mais de uma fonte floral, enquanto as flores podem ser polinizadas por mais de uma espécie de abelha (Machado 2004). Além disso, como flores de óleo geralmente não oferecem néctar, as abelhas necessitam de outras fontes deste recurso. Contudo é inegável a existência de adaptações morfológicas das flores de óleo em relação à morfologia de abelhas coletoras deste recurso e vice-versa. De modo geral, as estruturas morfológicas adaptadas para coleta de óleo – cerdas modificadas nos basitarsos anteriores (Fig. 9.1 J), médios, ou anteriores e médios, ou ainda no abdômen – estão associadas ao tipo de elaióforo (epitelial ou tricômico) e também à posição do mesmo na flor. Um exemplo disso pode ser observado nas flores de Malpighiaceae (p. ex., *Byrsonima gardneriana* A. Juss.) (Fig. 9.2 H) e abelhas da tribo Centridini (Apidae): as flores de óleo desta família possuem corola em forma de prato, cinco pétalas livres unguiculadas (com a unguícula da pétala superior mais larga) e quatro ou cinco pares de glândulas na superfície dorsal das sépalas; as abelhas da tribo Centridini (p. ex., *Centris caxiensis* Ducke) (Fig. 9.2 H), por sua vez, possuem adaptações morfológicas para coleta de óleo nos dois primeiros pares de pernas, o que possibilita a manipulação concomitante de pelo menos quatro pares de glândulas da flor. Na literatura esta adaptação é denominada arranjo *four-legged* (Vogel 1974). Além

disso, conforme comportamento de coleta descrito por Sazima & Sazima (1989), as abelhas alinham-se nas flores prendendo-se com a mandíbula na unguícula da pétala superior (Fig. 9.2 H, seta), podendo assim manter as quatro primeiras pernas livres para manipular os elaióforos (Fig. 9.2 H, asterisco), posicionados ao alcance de cada uma das pernas. Ao pousarem sobre a flor nesta posição, as abelhas contatam as anteras e o estigma com o ventre e realizam a polinização. Este comportamento é bastante comum entre espécies de *Epicharis*, cujas fêmeas foram registradas coletando óleo exclusivamente em espécies de Malpighiaceae (Gaglianone 2001). Além das adaptações morfológicas, foram descritas também associações entre os períodos de atividade dos adultos e os períodos de floração (Gaglianone 2003). As flores de Malpighiaceae podem também ser importantes fontes de pólen para estas abelhas; como exemplo é possível citar o comportamento oligolético de *Epicharis nigrita* Friese em flores de *Byrsonima intermedia* A. Juss observado por Gaglianone (2005). Estas abelhas coletam pólen por vibração nas mesmas flores, logo após rasparem os elaióforos com as pernas anteriores e medianas, misturando estes recursos que servirão de alimento para as larvas nas células de cria.

De modo distinto, o uso das pernas anteriores e medianas para coleta de óleo não é o único comportamento observado em abelhas do gênero *Centris*. Em flores de outras plantas produtoras de óleos, como *Angelonia* (Plantaginaceae), fêmeas de *Centris* coletam este recurso utilizando somente as pernas anteriores, que alcançam os elaióforos localizados em duas depressões da corola (Vogel & Machado 1991; Machado *et al.* 2002; Machado 2004; Martins *et al.* 2013). Em alguns casos, a posição dos elaióforos dentro da corola exige ainda outras adaptações morfológicas dos polinizadores, como o aumento no comprimento das pernas. Esta associação foi descrita

para duas espécies de *Angelonia* (*A. cornigera* Hook. e *A. pubescens* Benth.) e *Centris hyptidis* Ducke, cujas estruturas morfológicas para coleta de óleo estão presentes somente nas pernas anteriores (Vogel & Machado 1991). Detalhes do mecanismo de polinização de flores de *Angelonia* foram descritos por Vogel & Machado (1991), Machado *et al.* (2002) e, recentemente, novos relatos em Martins *et al.* (2013).

Os primeiros exemplos da correlação morfológica entre abelhas coletoras de óleos, com pernas anteriores muito longas, associadas a flores com elaióforos de localização profunda na corola, foram descritos na África, entre abelhas do gênero *Rediviva* (Melittidae) e espécies de *Diascia* (Scrophulariaceae), cujos elaióforos são encontrados em esporões (Vogel & Michener 1985; Steiner & Whitehead 1988; 1990; 1991). De acordo com Steiner & Whitehead (1990; 1991), o comprimento dos esporões das flores de *Diascia* e o alongamento das pernas de *R. pallidula* Whitehead & Steiner e *R. neliana* seriam frutos de um processo coevolutivo.

As estruturas coletoras de óleos em Tapinotaspidini, localizadas nas pernas na maior parte dos gêneros, variam em associação a tipos de elaióforos distintos em flores de Iridaceae, Scrophulariaceae e Solanaceae (tricomáticos), Malpighiaceae, Melastomataceae e Orchidaceae (epiteliais) (Cocucci *et al.* 2000). Fêmeas do gênero *Tapinotaspoides* possuem cerdas especializadas no abdômen, que utilizam para a coleta em tricomas extraflorais (Melo & Gaglianone 2005). Entretanto a natureza destas secreções não foi analisada e as interações de *Tapinotaspoides* com flores de óleo ainda precisam ser melhor investigadas. Abelhas do gênero *Lanthanomelissa* são os principais polinizadores das flores de óleo de *Sisyrinchium* (Cocucci & Vogel 2001; Truylio *et al.* 2002). Para a coleta dos lipídeos em flores do tipo prato, como, por exemplo, de *S. luzula* Klotzsch ex Kaltt, as abelhas deste gênero

(p. ex., *L. betinae* Urban) apoiam o abdômen sobre a coluna estaminal e, colocando as unhas das pernas médias e posteriores sobre as tépalas, giram sobre as anteras realizando movimentos circulares ao redor do elaióforo (localizado na região inferior dos filetes), ocasião em que raspam a superfície dos tricomas com os basitarsos das pernas anteriores (Fig. 9.2 I, seta). Por outro lado, para coletar óleo em flores do tipo campânula, como as flores de *S. micranthum* Cav., fêmeas de *Lanthanomelissa* (p. ex., *L. clementis* Urban) entram no tubo formado pelas tépalas (Fig. 9.2 J) e giram sobre toda a superfície interna da corola, enquanto raspam o óleo dos tricomas na região inferior dos filetes. Uma análise da carga polínica de fêmeas de *Lanthanomelissa*, incluindo *L. discrepans* Holmberg, *L. betinae* e *L. clementis*, evidenciou quase a totalidade de pólen de *Sisyrinchium* (M. Pinheiro, dados inéditos), sugerindo que as espécies de *Lanthanomelissa* são oligoléticas em flores deste gênero.

Elaióforos epiteliais são também explorados por abelhas da tribo Tetrapediini (Apidae), cuja morfologia dos pentes de cerdas coletoras de óleos difere do observado em Centridini e alguns Tapinotaspidini (Alves dos Santos *et al.* 2006). O comportamento de coleta de óleos por *Tetrapedia* foi descrito em flores de Malpighiaceae, onde as fêmeas quase sempre pousam sobre o cálice e assumem uma posição invertida sobre os elaióforos (Neff & Simpson 1981; Rego & Albuquerque 1989), o que dificulta o contato da abelha com anteras e estigma. A ausência de grãos de pólen de Malpighiaceae no conteúdo larval de células de cria de *Tetrapedia diversipes* Klug confirmou esta observação para ninhos estudados em área de floresta atlântica (Menezes *et al.* 2012).

Uma revisão de interações registradas em ecossistemas brasileiros entre flores de óleos e abelhas especializadas na coleta deste recurso pode ser consultada em Machado (2004).

Abelhas e flores de resina

Entre os diversos recursos utilizados pelas abelhas, as resinas florais são exploradas somente por um grupo restrito de espécies das famílias Apidae (tribos Meliponini e Euglossini) e Megachilidae (tribo Anthidiini). As resinas florais foram detectadas em espécies de três famílias: Clusiaceae, Euphorbiaceae e Calophyllaceae (Capítulo 6). Este recurso serve para dar forma e consistência às paredes das células e de outras estruturas dos ninhos, além de ter função antimicrobiana e impermeabilizante, auxiliando na proteção contra patógenos e invasores (Armbruster 1984; Lovkam & Braddock 1999). Diferente das resinas secretadas por partes vegetativas das plantas, as resinas florais são mais líquidas, podendo ser coletadas e utilizadas neste estado por um tempo relativamente longo (Roubik 1989). As fêmeas coletam este recurso com as mandíbulas e o manipulam com as pernas anteriores e médias até a transferência para as posteriores, onde as resinas são transportadas para os ninhos (Gastauer *et al.* 2011). A resina pode também ser transportada presa às mandíbulas na forma de uma pequena bola, ainda macia e maleável, como observado para as abelhas Anthidiini (Alves dos Santos 2004).

As interações mais conhecidas mediadas por este recurso foram descritas para abelhas coletoras de resinas em flores dos gêneros *Clusia* (Clusiaceae) e *Dalechampia* (Euphorbiaceae). A maioria das espécies de *Clusia* oferece resinas florais como recurso em flores estaminadas e pistiladas de diferentes indivíduos (Armbruster 1984). Em alguns casos, flores pistiladas não produzem resina, mas a semelhança morfológica com as flores estaminadas (produtoras de resina) assegura a visitação aos dois tipos florais, em um processo de polinização denominado de polinização por engodo (Capítulo 15). Os principais polinizadores de *Clusia* são fêmeas de Euglossini e,

com menor frequência, abelhas-sem-ferrão (Fig. 9.2 K) e abelhas Anthidiini. É o caso de *Clusia nemorosa* G. Mey. (Lopes & Machado 1998), *Clusia arrudea* Planch. & Triana (Carmo & Franceschinelli 2002), *Clusia hilariana* Schltld. e *Clusia spiritu-sanctensis* G. Mariz & B. Weinberg (Cesário 2007). Durante as visitas a estas flores, as abelhas pousam diretamente sobre as anteras ou sobre os estigmas e iniciam a coleta das resinas, movimentando-se sobre as estruturas reprodutivas. Neste comportamento, sujam-se com pólen na região ventral, transferindo-o entre as flores. A dioecia e a não ocorrência de apomixia na maioria das espécies estudadas implica na dependência destas plantas aos polinizadores. Meliponini e Anthidiini gastam maior tempo durante a coleta, movimentando-se pouco entre flores e, devido ao seu tamanho corporal, muitas vezes não tocam as estruturas reprodutivas, o que diminui sua eficiência na polinização (Kaminsky & Absy 2006; Cesário 2007).

Em *Dalechampia*, flores masculinas e femininas estão reunidas em uma inflorescência do tipo pseudanto, circundada por duas brácteas grandes e coloridas que geram a impressão de o conjunto de flores ser uma única flor. Uma grande glândula de resina está localizada entre as flores masculinas e a bráctea superior do pseudanto. Os principais polinizadores das flores de *Dalechampia* são fêmeas de Euglossini, que visitam a inflorescência exclusivamente para coletar resina (Armbruster & Webster 1979). As abelhas pousam sobre as flores femininas e masculinas, contatando simultaneamente as estruturas reprodutivas com a região ventral e pernas, e imediatamente iniciam a retirada da resina com as mandíbulas. O material coletado é transferido para as corbículas para ser transportado ao ninho (Armbruster & Herzig 1984; Sazima *et al.* 1985).

Abelhas e flores de perfume

Flores de perfume produzem recursos atrativos que são coletados por machos de abelhas Euglossini, os principais polinizadores dessas flores. Tais recursos são constituídos por diversos compostos, na forma de ceras ou óleos perfumados. Existem cerca de 200 espécies de Euglossini (Nemésio 2009) agrupadas em cinco gêneros (*Euglossa*, *Exaerete*, *Aglae*, *Eufriesea*, *Eulaema*). Esta subtribo apresenta distribuição neotropical, ocorrendo em todos os estados brasileiros (Moure *et al.* 2007). São abelhas de médio a grande porte (≥ 12 mm de comprimento) (*sensu* Frankie *et al.* 1983), popularmente conhecidas como abelhas-das-orquídeas, nome recebido graças a sua interação com flores da família Orchidaceae. O sistema de polinização envolvendo a coleta de fragrâncias por machos Euglossini é denominado androeuglossinofilia ou euglossinofilia (Van der Pijl & Dodson 1969). As flores visitadas pelos machos oferecem odores com misturas de seis a doze compostos majoritários (Dodson *et al.* 1969; Cancino & Damon 2007) e que incluem fragrâncias florais bem conhecidas pelos perfumistas, como cineol, mircenol, ocimeno, pineno, eugenol, limoneno, linalol e, raramente, monoterpreno óxido de transcarvona (Capítulo 6). Componentes dessas fragrâncias florais são muito atrativos aos machos Euglossini. Por exemplo, algumas gotas de eugenol ou cineol em papel filtro, exposto em uma floresta brasileira, podem atrair dezenas de machos em questão de minutos, de modo que estes e outros compostos são utilizados como iscas para amostragem dessas abelhas (Roubik & Ackerman 1987; Singer & Sazima 2004).

Além de Orchidaceae, outras famílias de angiospermas oferecem fragrâncias como Araceae (*Anthurium*, *Spathiphyllum*), Euphorbiaceae (*Dalechampia*), Gesneriaceae e Solanaceae, com variados graus de especificidade planta-polinizador. Sazima

et al. (1993) estudaram três espécies de *Solanum* (*Solanum circinatum* Bohs, *S. diploconos* (Mart.) Bohs, *S. sciadostylis* (Sendtn.) Bohs) que produzem fragrâncias distintas entre si em glândulas do conectivo das anteras, sendo polinizadas por três espécies diferentes de Euglossini. Estas abelhas, ao raspar as glândulas para coletar as gotículas de perfume nestas flores, promovem a liberação do pólen das anteras poricidas, disparando um mecanismo pneumático que lança jatos de pólen no ventre das abelhas. Em Araceae, espécies de *Anthurium* e *Spathiphyllum* produzem fragrâncias em porções específicas da inflorescência (espádice) que é visitada por machos de Euglossini de diversas espécies, sendo que essas abelhas podem assumir diferentes níveis de importância como polinizadoras dessas plantas (Croat 1980; Montalvo & Ackerman 1986; Hentrich *et al.* 2007). Algumas espécies de lianas do gênero *Dalechampia* (Euphorbiaceae) também oferecem fragrâncias como recurso floral e também são consideradas androeuglossinófilas (Armbruster 1993).

Os perfumes e outras substâncias odoríferas coletadas pelos machos são utilizados como feromônios (Eltz *et al.* 2005a). Por outro lado, fêmeas não coletam odores nas flores, acarretando importante diferença nos serviços de polinização entre os sexos. Assim, há espécies vegetais polinizadas exclusivamente por machos que buscam fragrâncias (Dressler 1982; Rocha-Filho *et al.* 2012) cujas flores podem apresentar até mesmo morfologia pouco comum em relação às flores de outras angiospermas. Como exemplos de flores de perfume com morfologia incomum têm-se espécies de *Coryanthes*, *Catasetum* (Fig. 9.2 L) e *Dalechampia*.

Machos de abelhas-das-orquídeas, entretanto, podem usar outras fontes que contenham compostos voláteis, como folhas (Ramalho *et al.* 2006), resinas de cascas de árvores e outros materiais, incluindo fezes (Williams & Whitten 1983; Whitten *et al.* 1993).

Machos de Euglossini coletam as fragrâncias com estruturas semelhantes a escovas presentes nos tarsos anteriores. Estas estruturas coletoras funcionam como esfregões e esponjas, pois servem para raspar e absorver por capilaridade os perfumes coletados. As gotículas coletadas são então transferidas para uma raque de cerdas nas pernas médias e, finalmente, para dentro de uma pequena fenda presente em cada uma das tíbias posteriores, que são ocas e funcionam como “frascos de perfume” (Fig. 9.1 K). Essas aberturas abrigam finos pelos plumosos que recebem o material coletado e o transferem por um canal para uma grande câmara no interior da tíbia, onde os odores ficam armazenados. Essa câmara possui várias fendas ou cavidades, cada uma com massa de pelos plumosos que retêm os líquidos odoríferos. Nesses frascos, os machos carregam buquês de perfumes atrativos coletados e processados por eles, podendo um único macho carregar até 60 µl (Vogel 1966).

Inicialmente, acreditava-se que os perfumes fossem utilizados diretamente para fins reprodutivos, como feromônios sinalizadores para as fêmeas (Dressler 1982; Williams 1982), entretanto a relação dos perfumes coletados com a reprodução dessas abelhas pode não ocorrer de maneira tão simples e direta, uma vez que as fêmeas não são atraídas diretamente às essências nas flores.

Na coleta de odor os machos podem percorrer rotas mais ou menos fixas (*traplines*) entre as fontes florais (Janzen 1971), sendo que uma mesma rota pode ser usada por mais de um macho em diferentes intervalos de tempo (Eltz *et al.* 2005b). Em certos locais da rota, os machos podem descansar sobre a vegetação ou agitar as asas para então levantar voo e voar em círculos por instantes. Os machos executam movimentos específicos e intrincados com as pernas durante os voos circulares e transferem o perfume dos recipientes das tíbias posteriores para o tufo de pelos

das tíbias médias, onde o odor é ventilado e soprado ao ar pelo movimento das asas (Eltz *et al.* 2005b). Essas observações demonstram que as fragrâncias são usadas em um comportamento específico, em que os machos emitem borrifos de perfume ao ar. Contudo permanece incompreendido se esse sinal odorífero é direcionado a outros machos, às fêmeas ou a ambos os sexos. Isto porque, após os borrifos, alguns machos frequentemente se aproximam presumivelmente atraídos pelo perfume. Ademais, estes machos podem formar agregações-dormitório em folhas de plantas (Silva *et al.* 2011), embora não se saiba o papel dos perfumes na formação destas agregações. Eventualmente, fêmeas são atraídas às rotas de coleta de odor dos machos, particularmente aos locais de liberação dos perfumes, porém ainda há dúvida se o atrativo é olfativo (as essências) ou visual pela presença de pequena arena (*lek*) de machos vistosos pairando no ar e voando em círculos (Eltz *et al.* 2005a).

Como a maioria dos casos de androeuglossinofilia foi estudada em espécies de Orchidaceae, este grupo vegetal assume papel importante no conjunto de conhecimento deste sistema, incluindo alguns dos mais complexos mecanismos de polinização registrados nas angiospermas, que fascinam estudiosos desde Darwin (1877) até hoje. Flores de orquídeas androeuglossinófilas produzem conspícua quantidade de perfume sob a forma de gotículas de óleo ou de materiais cerosos que são acumulados sobre partes da flor. Os machos, por sua vez, seriam os únicos a realizar o serviço de polinização nestas espécies, uma vez que a maioria das espécies que evoluíram este sistema de polinização é incapaz de autopolinização espontânea e não possui outros vetores de pólen (Ackerman 1983). Diferentes gêneros de Orchidaceae apresentam distintas estratégias para fixação dos polinários (massas de pólen com estruturas de fixação ao polinizador)

nas abelhas, garantindo precisão milimétrica em partes distintas do corpo do polinizador e posterior deposição no estigma de outra flor da mesma espécie. Deste modo evitam a transferência interespecífica de pólen e a competição por polinizadores (Dressler 1968; Ramirez *et al.* 2011). Por exemplo, espécies de *Stanhopea* e *Gongora* liberam as gotículas de óleo perfumado em um local da flor que obriga os machos a ficarem de pernas para o alto quando tentam coletá-lo, de modo que, em algum momento, estes insetos escorregam na superfície lisa do labelo e caem sobre as anteras localizadas logo abaixo (Pansarin & Amaral 2009).

Em *Catasetum*, as flores são unissexuais e ocorre um sistema ainda mais complexo de fixação dos polinários nas abelhas. Por exemplo, *Catasetum fimbriatum* (C.Morren) Lindl.) (Fig. 9.2 L) possuem flores pendentes, com flor masculina, mais colorida e vistosa, e flor feminina, esverdeada e em forma de capacete, mas ambas com odores similares, pois compartilham a maior parte dos componentes das fragrâncias (Hill *et al.* 1972; Cancino & Damon 2007). As flores masculinas possuem um disco grande e pegajoso ligado às polínias e ao capuz da antera (parte da antera que cobre as polínias) que se projeta em duas estruturas em forma de antenas (Fig. 9.2 L setas), as quais, ao serem tocadas durante a visita da abelha, funcionam como gatilhos que disparam a polínia em direção ao dorso torácico do inseto, tal como observado no macho de *Eufriesea violascens* Mocsáry (Fig. 9.2 L, polínias apontadas com asteriscos). A mesma abelha, ao visitar uma flor feminina, com aparência diferente da flor masculina, mas com o mesmo odor, é obrigada a ficar de pernas para o alto para coletar os odores. Então, as polínias descem de seu dorso por ação da gravidade, alojando-se no estigma pegajoso e se desligando da substância elástica que as conectava ao polinizador (Dodson 1965).

As espécies de Euglossini coletam diferentes misturas (ou buquês) de fragrâncias, cada qual espécie-específica. Para coletar essa mistura, a abelha necessita, às vezes, visitar distintas fontes de várias espécies vegetais, orquidáceas ou não. Eltz *et al.* (2005a) mostraram que determinada espécie de abelha é menos atraída à espécie de planta que já tenha visitado, indicando fraca constância de visitas. Pemberton & Wheeler (2006) documentaram a naturalização de uma espécie de *Euglossa* na Flórida, EUA, onde não ocorrem orquídeas ou outros grupos de plantas androeuglossinófilas, evidenciando que machos não dependem somente dessas plantas para se reproduzir. Portanto, apesar de várias espécies de orquídeas dependerem exclusivamente de uma ou poucas espécies de Euglossini para a reprodução sexual, não é possível afirmar que todas as espécies dessas abelhas dependam exclusivamente de orquídeas para compor os perfumes que podem ser utilizados na reprodução. Assim, poderíamos concluir que este mutualismo entre machos de espécies de Euglossini e espécies com flores de perfume configura uma dependência assimétrica na qual plantas dependem das abelhas como polinizadores exclusivos, mas as abelhas não necessariamente vivem apenas da coleta de odores nessas plantas. Essa aparente assimetria torna o estudo da evolução e o entendimento destas interações ainda mais intrigantes.

Polinização por abelhas em diferentes formações vegetais brasileiras: síntese dos estudos

A dependência das abelhas em relação aos recursos florais e suas adaptações morfológicas e comportamentais, como evidenciada nos itens anteriores, permite que estes insetos visitem vários tipos de flores e

atuem como polinizadores efetivos de grande número de espécies de plantas. Por isso em várias formações vegetais há predomínio de flores polinizadas por abelhas.

A seguir será discutido o papel das abelhas na polinização da flora nas principais formações vegetais brasileiras para as quais existem dados disponíveis. A maioria das informações sobre a polinização por abelhas em comunidades vegetais brasileiras foi obtida de estudos que incluíram outros grupos de polinizadores (exceto Gottsberger *et al.* 1988) e nos quais os autores realizaram observações do comportamento de visita às flores associadas à análise morfofuncional das unidades de polinização (flores ou inflorescências), uma vez que nem todo animal que visita uma flor é um polinizador.

O primeiro estudo no Brasil com o perfil citado foi realizado por Gottsberger *et al.* (1988) em dunas costeiras de São Luís, no Maranhão, no qual os autores registraram em detalhes a polinização de oito espécies vegetais, a maioria polinizada por abelhas de médio/grande porte (≥ 12 mm de comprimento) (*sensu* Frankie *et al.* 1983) de diversos gêneros (p. ex., *Centris*, *Euglossa*, *Eulaema*, *Xylocopa*). Posteriormente, Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger (1988) fizeram uma síntese dos estudos de comunidades plantas-polinizadores realizados até então no mundo e no Brasil. Estes autores apresentaram os primeiros resultados relativos ao sistema e vetores envolvidos na polinização em vegetação de cerrado (sentido amplo) obtidos de modo sistemático durante treze anos entre as décadas de 1970 e 1980 em Botucatu, no estado de São Paulo, com observações adicionais em áreas de Minas Gerais e Mato Grosso.

Na compilação de doze estudos desenvolvidos em diversos estados desde a década de 1990, destacam-se as diversas formações de Cerrado, formações

semiáridas, campestres e litorâneas (Tab. 9.1). Para a região Norte e dezessete estados brasileiros não foram registrados dados publicados ou disponíveis de estudos de polinização em comunidades, fato que pode

ser parcialmente explicado pela enorme dimensão territorial brasileira e a elevada diversidade de tipos de formações florestais, savânicas e campestres no Brasil (IBGE, 1992).

Tabela 9.1 Percentual de espécies polinizadas por abelhas (grande-médio, pequeno porte), diversos pequenos insetos (d.p.i.) e demais categorias de polinizadores e número de espécies vegetais amostradas em diferentes formações vegetais em sete Estados da Federação brasileira e Distrito Federal (DF): **1.** duna costeira, Maranhão (MA) (Gottsberger *et al.* 1988), **2.** cerrado sentido amplo, principalmente em São Paulo (SP) (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger 1988), **3.** cerrado sentido restrito, Distrito Federal (DF) (Oliveira & Gibbs 2000; 2002), **4.** cerrado sentido restrito, Mato Grosso (MT) (Borges 2000 *apud* Barbosa & Sazima 2008), **5.** cerrado sentido restrito, Minas Gerais (MG) (Silva *et al.* 2012), **6.** mata de galeria (MG) (Oliveira & Gibbs 2002), **7.** campo sujo de cerrado, MG (modificado de Barbosa & Sazima 2008), **8.** campo sujo de cerrado, Mato Grosso do Sul (MS), Goiás (GO), (MT) (Aoki 2011), **9.** campo de altitude, Rio de Janeiro (RJ) (Freitas & Sazima 2006), **10.** campo sulino, Rio Grande do Sul (RS) (Pinheiro 2005), **11.** Caatinga, Pernambuco (PE) (Machado & Lopes 2004), **12.** vegetação secundária (“capoeira”) em área de Mata Atlântica (PE) (Kimmel *et al.* 2010), **13.** vegetação de Chaco úmido (Savana Estépica Arbórea) (MS) (Souza 2011), **14.** Restinga (RJ) (Ormond *et al.* 1991 *apud* Barbosa & Sazima 2008). Porte da abelha: médio-grande (≥ 12 mm), pequeno (< 12 mm). Informação não apresentada: ?.

Tipo de vegetação (sigla unidade Federação do Brasil)	Tempo de estudo (meses)	Método de amostragem	Grupo de polinizador					Nº de espécies de plantas
			Abelhas (%)			d.p.i. (%)	Demais Grupos (%)	
			médio- grande	pequeno	total			
1. duna costeira (MA)	1	transecto	78	11	89	-	11	9
2. cerrado sentido amplo (SP)	156	caminhada aleatória	-	-	69	-	31	279
3. cerrado sentido restrito (DF)	15	quadrante centrado	32	-	-	49	19	59
4. cerrado sentido restrito (MT)	24	caminhada aleatória	40	-	-	20	32	109
5. cerrado sentido restrito (MG)	24	transecto	-	-	89	-	11	178
6. mata de galeria (MG)	?	?	23		-	52	25	102
7. campo sujo de cerrado (MG)	?	?	21	21	42	7	51	133

Tabela 9.1 Continuação.

8. campo sujo de cerrado (MS/GO/MT)	12	parcela	-	-	62	22	16	170
9. campo de altitude (RJ)	27	transecto	25	31	56	-	44	106
10. campo sulino (RS)	12	parcela	-	-	41	52	7	128
11. Caatinga (PE)	?	?	31	13	44	12	44	147
12. “capoeira” (PE)	24	parcela	15	7	22	56	22	61
13. vegetação chaquenha (MS)	12	transecto	19	40	59	3	38	77
14. restinga (RJ)	?	?	-	-	60	2	38	151

Os estudos levantados divergiram quanto a período e métodos de amostragem, tamanho da área amostral, número de espécies amostradas e categoria de polinizadores (Tab. 9.1). Entretanto, na maioria das formações vegetais amostradas, o percentual de espécies polinizadas por abelhas foi sempre elevado ou maior do que as demais categorias de polinizadores, com exceção da categoria “diversos pequenos insetos” (d.p.i.) (*sensu* Bawa *et al.* 1985) (Tab. 9.1). Dependendo do estudo, as abelhas pequenas (< 12 mm de comprimento) (*sensu* Frankie *et al.* 1983) foram inseridas nesta categoria (p. ex., Oliveira & Gibbs 2000; 2002), que inclui também besouros, borboletas, moscas e/ou vespas. Isto porque as flores de espécies polinizadas por pequenos insetos são geralmente pequenas (< 10 mm de comprimento), brancas ou com coloração verde ou amarelo claro, pouco especializadas, sendo os recursos florais de fácil acesso a ampla variedade de insetos (Bawa *et al.* 1985).

O percentual de espécies polinizadas por abelhas variou de 22% a 89%, sendo geralmente menor

nos estudos que trazem somente a categoria “abelhas médio-grandes” e que incluem as abelhas pequenas no grupo d.p.i. (Oliveira & Gibbs 2000; 2002; Kimmel *et al.* 2010). Entretanto Bawa *et al.* (1985) sugerem que as espécies vegetais incluídas na categoria d.p.i. provavelmente são efetivamente polinizadas por pequenas abelhas. Assim, se juntarmos a categoria d.p.i. e as abelhas, o percentual de espécies potencialmente polinizadas por estes himenópteros nas formações vegetais apresentadas pode variar de 49% a 89%.

Na maioria das formações vegetais estudadas, exceto em mata de galeria (Oliveira & Gibbs 2002) e campo sujo (Barbosa & Sazima 2008), o percentual de espécies polinizadas por abelhas foi maior que a somatória das categorias de polinizadores, excluindo a categoria d.p.i. (Tab. 9.1). Os dados reforçam a afirmativa de vários autores de que as abelhas constituem o mais importante e predominante grupo de polinizadores na maioria das comunidades vegetais (Kremen *et al.* 2007; Imperatriz-Fonseca *et al.* 2011).

A polinização por abelhas de médio-grande porte merece destaque em nove dos estudos compilados que trazem esta informação (Tab. 9.1) e cujo percentual variou de 15% a 78%, com maiores valores para duna, cerrado sentido restrito e caatinga e menores para a formação chaquenha e vegetação secundária (“capoeira”) e nas quais predominou a polinização por abelhas pequenas provavelmente incluídas em d.p.i. (Tab. 9.1). De acordo com Frankie *et al.* (1983), as flores polinizadas por abelhas de médio-grande porte são relativamente grandes, coloridas, zigomorfas, hermafroditas, diurnas e geralmente duram um dia, características que ocorrem, por exemplo, em representantes de Bignoniaceae, Fabaceae (Caesalpinioideae, Faboideae), Malpighiaceae, Passifloraceae, dentre outras. Por outro lado, nas espécies polinizadas por abelhas pequenas, as flores são geralmente pequenas, brancas ou com coloração pálida e actinomorfas; podem ser dioicas e flores nectaríferas produzem menor quantidade de néctar que as flores polinizadas por abelhas de médio-grande porte (Frankie *et al.* 1983).

Na maioria dos estudos as espécies com flores nectaríferas predominaram em relação aos demais recursos florais para os quais existem registros (pólen, óleo, resina), exceto em campo sujo de cerrado (Aoki 2011), onde foi registrado maior percentual de espécies políferas, provavelmente em função da elevada riqueza de membros das famílias Myrtaceae e Leguminosae-Mimosoideae, com destaque para o gênero *Mimosa*. Nas formações vegetais amostradas, o percentual de espécies nectaríferas variou entre 47,3% e 87,5%, mas geralmente com valores superiores a 50%, e geralmente sendo similares entre formações vegetais equivalentes (Tab. 9.2). Espécies com flores nectaríferas ocorrem na maioria das famílias de angiospermas, daí a enorme diversidade morfológica das flores que oferecem este recurso. De

modo geral, Leguminosae se destacou em riqueza de espécies nectaríferas na maioria das formações não campestres (*e.g.*, cerrado sentido restrito, capoeira, chaco e caatinga), com Asteraceae ocupando o segundo lugar, situação que se inverte quando consideramos as formações campestres (p. ex., campo sujo e sulino). Acanthaceae, Lamiaceae, Malvaceae e/ou Rubiaceae também merecem destaque como fonte de néctar floral em alguns tipos de vegetação, como, por exemplo, em caatinga, chaco e formações campestres.

Espécies com flores de pólen ocuparam o segundo lugar em percentual de ocorrência (exceto Aoki 2011), que variou entre 9,1% e 45,4%, mas com valor médio geralmente acima de 20% (Tab. 9.2). Neste tipo floral destacam-se as espécies com anteras poricidas de Leguminosae-Caesalpinioideae e Melastomataceae, mas também com flores com anteras rimosas e do tipo pincel, como as de Myrtaceae e Leguminosae-Mimosoideae. Flores de óleo ocuparam invariavelmente o terceiro lugar em percentual de ocorrência de espécies, com destaque para membros de Malpighiaceae, principalmente em vegetação de cerrado, exceto em campos de altitude (Freitas & Sazima 2006) e campo sulino (Pinheiro 2005), onde membros de Iridaceae disponibilizam óleo floral. Na caatinga (Machado & Lopes 2004) e no chaco (Souza 2011) destaca-se também Plantaginaceae. Flores de resina foram registradas somente nos estudos realizados em restinga (Ormond *et al.* 1991 *apud* Barbosa & Sazima 2008) e vegetação de caatinga (Machado & Lopes 2004), sendo nesta última representadas por espécie de *Clusia*.

Mediante esta compilação de estudos fica evidente a importância das abelhas como polinizadores nas diferentes formações ou comunidades vegetais brasileiras; entretanto as lacunas de conhecimentos são grandes, considerando-se a falta de dados

Tabela 9.2 Percentual de espécies polinizadas por abelhas e/ou diversos pequenos insetos que oferecem como principal recurso floral néctar, pólen, óleo e resina em espécies vegetais amostradas em diferentes formações vegetais em sete Estados da Federação brasileira e Distrito Federal (DF): **1.** duna costeira, Maranhão (MA) (Gottsberger *et al.* 1988), **2.** cerrado sentido amplo, principalmente em São Paulo (SP) (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger 1988), **3.** cerrado sentido restrito, Distrito Federal (DF) (Oliveira & Gibbs 2000; 2002), **4.** cerrado sentido restrito, Mato Grosso (MT) (Borges 2000 *apud* Barbosa & Sazima 2008), **5.** cerrado sentido restrito, Minas Gerais (MG) (Silva *et al.* 2012), **6.** mata de galeria (MG) (Oliveira & Gibbs 2002), **7.** campo sujo de cerrado, MG (modificado de Barbosa & Sazima 2008), **8.** campo sujo de cerrado, Mato Grosso do Sul (MS), Goiás (GO), (MT) (Aoki 2011), **9.** campo de altitude, Rio de Janeiro (RJ) (Freitas & Sazima 2006), **10.** campo sulino, Rio Grande do Sul (RS) (Pinheiro 2005), **11.** Caatinga, Pernambuco (PE) (Machado & Lopes 2004), **12.** vegetação secundária (“capoeira”) em área de Mata Atlântica (PE) (Kimmel *et al.* 2010), **13.** vegetação de Chaco úmido (Savana Estépica Arbórea) (MS) (Souza 2011), **14.** Restinga (RJ) (Ormond *et al.* 1991 *apud* Barbosa & Sazima 2008).

Tipo de vegetação (sigla unidade Federação do Brasil)	Principal recurso floral (% de espécies)			
	Néctar	Pólen	Óleo	Resina
1. duna costeira (MA)	87.5	12.5	0	0
2. cerrado sentido amplo (SP)	69.2	25.3	5.5	0
3. cerrado sentido restrito (DF)	73.3	22.2	4.5	0
4. cerrado sentido restrito (MT)	70.6	22	7.4	0
5. cerrado sentido restrito (MG)	59.5	30.4	10.1	0
6. mata de galeria (MG)	-	-	-	-
7. campo sujo de cerrado (MG)	78.4	15.7	5.9	0
8. campo sujo de cerrado (MS/GO/MT)	43.7	45.4	10.9	0
9. campo de altitude (RJ)	71.1	25	3.9	0
10. campo sulino (RS)	57.9	38.2	3.9	0
11. Caatinga (PE)	74.3	15.3	9	1.4
12. “capoeira” (PE)	76.6	23.4	0	0
13. vegetação chaquenha (MS)	86.4	9.1	4.5	0
14. restinga (RJ)	74.5	16	7	2.5

publicados para mais da metade dos estados brasileiros ou biomas importantes, como, por exemplo, Mata Atlântica, Amazônia e Pantanal, entre outros. Além disso, esbarramos na falta de padronização

metodológica que limita análises de dados mais elaboradas. Sugerimos então que novos estudos sejam conduzidos, em especial nos estados e biomas que não possuem publicações.

Abelhas como polinizadores: importância e perspectivas

A síntese apresentada mostra a importância das abelhas como polinizadores nas diferentes formações ou comunidades vegetais brasileiras. Os animais polinizadores são componentes chave na manutenção da biodiversidade global, pois fornecem serviço ecológico imprescindível (atuam na primeira etapa da reprodução sexuada das angiospermas) e, portanto, são fundamentais na manutenção das comunidades naturais e produtividade agrícola (Potts *et al.* 2010). Entretanto, sua preservação requer a conservação de *habitats* naturais, com locais e materiais adequados para nidificação, e com recursos alimentares diversificados, constituídos, por exemplo, por espécies fornecedoras de néctar, pólen, óleo e resina. A conservação dos vetores de pólen é de grande importância, uma vez que atuam na base da cadeia alimentar dos biomas (Imperatriz-Fonseca *et al.* 2012). Neste contexto, as abelhas tornam-se ainda mais relevantes, pois são os polinizadores primários de muitas espécies agrícolas e nativas (Potts *et al.* 2010). Para o Brasil são descritas 1.678 espécies de abelhas, ou seja, pouco mais de 30% da riqueza atualmente catalogada para a região neotropical (5.016 spp.) (Silveira *et al.* 2002; Moure *et al.* 2007; Freitas *et al.* 2009).

Diversos fatores ameaçam as abelhas nativas nos neotrópicos, no Brasil e no mundo. Entre eles estão as atividades antrópicas que promovem a fragmentação de *habitats*, o uso excessivo de herbicidas e pesticidas, a coleta predatória de mel, a ocupação de grandes extensões territoriais por monoculturas e a introdução e propagação de espécies exóticas (Freitas *et al.* 2009, Potts *et al.* 2010) (Capítulo 23). A perda global de polinizadores, em especial abelhas, gerou, no ano 2000, a “Iniciativa Internacional para a Conservação e Uso

Sustentável de Polinizadores”, tendo sido elaborado, dois anos mais tarde, o “Plano de Ação da Iniciativa Internacional para a Conservação e Uso Sustentável dos Polinizadores”. No Brasil, a “Iniciativa Brasileira de Polinizadores” foi instituída em 16 de março de 2005 através da Portaria Interministerial nº 218, com o objetivo de trabalhar desde a conscientização popular sobre a relevância dos serviços ambientais prestados pelos polinizadores na agricultura e na conservação ambiental, formação de recursos humanos e capacitação, desenvolvimento de políticas favoráveis, até o fortalecimento das pesquisas relativas aos polinizadores para o preenchimento das lacunas de conhecimento acadêmico e aplicações práticas (Imperatriz-Fonseca *et al.* 2004).

Considerando o aqui exposto, temos o desafio de conservar a fauna de abelhas nativas para garantir os serviços de polinização e também a flora que mantém esta fauna, em especial em formações vegetais de biomas ameaçados. Especial atenção deve ser dada aos biomas com lacunas sobre o conhecimento da polinização por abelhas, seja por heterogeneidade das formações florestais e dos biomas brasileiros, seja pela falta de grupos de pesquisas e/ou publicações, entre outros. Outro grande desafio é a padronização metodológica para análises de dados mais elaboradas, como, por exemplo, comparações das redes de interações, entre os estudos.

Agradecimentos

Agradecemos a Marlies Sazima por ter iniciado os estudos de polinização no Brasil e pelos permanentes exemplo, ensino e incentivo; ao Conselho Nacional de Pesquisa (CNPq), à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (Fapesp), à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (Faperj) e à Coordenação de Aperfeiçoamento de

Pessoal de Ensino Superior (Capes) pelo apoio financeiro; aos editores, pela oportunidade de redigir este capítulo; aos revisores, pelos preciosos comentários e sugestões; a Vinícius Lourenço Garcia de Brito, Clemens Schlindwein, Marcelo Cassimiro Cavalcante, Paulo César Fernandes, Antonio Aguiar pela gentileza de disponibilizarem imagens para as figuras; e também ao A. Aguiar, pela identificação das espécies de Tapinotaspidini.

Referências bibliográficas

- Ackerman, J.D. 1983. Specificity and mutual dependency of the orchid-euglossine bee interaction. **Biological Journal of the Linnean Society**, 20, 301-314.
- Aguiar, W.M. & Gaglianone, M.C. 2008. Comportamento de abelhas visitantes florais de *Lecythis lurida* (Lecythidaceae) no norte do estado do Rio de Janeiro. **Revista Brasileira de Entomologia**, 52, 277-282.
- Alves dos Santos, I. 2001. Morphological Innovation on Bees for collecting pollen. **Acta Microscopica** Supplement C, 201-202.
- Alves dos Santos, I. 2002. A vida de uma abelha solitária. **Ciência Hoje**, 179, 60-62.
- Alves dos Santos, I. 2004. A biologia de nidificação de *Anthodioctes megachiloides* Holmberg 1903 (Anthidiini, Megachilidae, Apoidea). **Revista Brasileira de Zoologia**, 21, 739-744.
- Alves dos Santos, I. 2009. Cleptoparasite bees, with emphasis on the oil bees hosts. **Acta Biológica Colombiana**, 14, 107-114.
- Alves dos Santos, I.; Naxara, S.R.C. & Patrício, E.F.L.R.A. 2006. Notes on the morphology of *Tetrapedia diversipes* Klug 1810 (Tetrapediini, Apidae), an oil collecting bee. **Brazilian Journal of Morphological Sciences**, 23, 425-430.
- Alves dos Santos, I.; Machado, I.C. & Gaglianone M.C. 2007. História natural das abelhas coletoras de óleo. **Oecologia Brasiliensis**, 11, 544-557.
- Aoki, C. 2011. **O fogo no Parque Nacional das Emas: efeitos na comunidade vegetal, fauna antófila e redes de interação**. Tese de Doutorado, PPG em Ecologia e Conservação, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul. 127p.
- Armbruster, W.S. 1984. The role of the resin in Angiosperm pollination: ecological and chemical considerations. **American Journal of Botany**, 71, 1149-1160.
- Armbruster, W.S. 1993. Evolution of plant pollination systems: hypotheses and tests with the neotropical vine *Dalechampia*. **Evolution**, 47, 1480-1505.
- Armbruster, W.S. & Herzig, A.L. 1984. Partitioning and sharing of pollinators by four sympatric species of *Dalechampia* (Euphorbiaceae) in Panama. **Annals of the Missouri Botanical Garden** 71: 1-16.
- Armbruster, W.S. & Webster, G.L. 1979. Pollination of two species of *Dalechampia* (Euphorbiaceae) in Mexico by euglosine bees. **Biotropica**, 11, 278-283.
- Augusto, S.C. & Garófalo, C.A. 2004. Nesting biology and social structure of *Euglossa* (*Euglossa*) *townsendi* Cockerell (Hymenoptera, Apidae, Euglossini). **Insectes Sociaux**, 51, 400-409.
- Barbosa, A.A. & Sazima, M. 2008. Biologia reprodutiva de plantas herbáceo-arbustivas de uma área de campo sujo. p. 292-318. In: Sano, S.M.; Almeida, S. & Ribeiro, J.F. (eds.) **Cerrado: ecologia e flora**. Volume I. Brasília, Embrapa Informação Tecnológica, 406pp.
- Barrett, S. C. H. 2002. Sexual interference of the floral kind. **Heredity**, 88, 154-159.
- Batra, S.W.T. 1984. Solitary bees. **Scientific American**, 259, 120-127.
- Batra, S.W.T. 1999. Biology of *Andrena* (*Scapteropsis*) *fenningeri* Viereck (Hymenoptera: Andrenidae), Harbinger of spring. **Proceedings of the Entomological Society of Washington**, 101, 106-122.
- Bawa, K.S.; Bullock, S.H.; Perry, D.R.; Coville, R.E. & Grayum, M.H. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. **American Journal of Botany**, 72, 346-356.
- Bezerra, E.L.S. & Machado, I.C. 2003. Biologia Floral e sistema de polinização de *Solanum stramonifolium* Jacq. (Solanaceae) em remanescente de Mata Atlântica, Pernambuco. **Acta Botânica Brasileira**, 17, 247-257.
- Brito, V.L.G.; Pinheiro, M. & Sazima, M. 2010. *Sophora tomentosa* e *Crotalaria vitellina* (Fabaceae): biologia reprodutiva e interações com abelhas na restinga de Ubatuba, São Paulo. **Biota Neotropica**, 10, 185-192.
- Buchmann, S. 1983. Buzz pollination in angiosperms. Pp. 73-113 In: Jones, C.E. & Little, R.J. (eds.) **Handbook of experimental pollination biology**. New York, Van Nostrand & Reinhold, 557pp.
- Buchmann, S. 1985. Bees used vibration to aid pollen collection from non-poroidal flowers. **Journal of Kansas Entomology Society**, 53, 517-525.
- Camargo, J.M.F.; Gottsberger, G. & Silberbauer-Gottsberger, I. 1984. On the phenology and flower visiting behavior of *Oxaea flavescens* (Klug) (Oxaeinae Andrenidae, Hymenoptera) in São Paulo, Brazil. **Beiträge zur Biologie der Pflanzen**, 59, 159-179.

- Camillo, E.; Garófalo, C.A.; Serrano, J.C. & Muccillo, G. 1995. Diversidade e abundância sazonal de abelhas e vespas solitárias em ninhos armadilhas (Hymenoptera, Apocrita, Aculeata). **Revista Brasileira de Entomologia**, 39, 459-470.
- Cancino, A.D.M. & Damon, A. 2007. Fragrance analysis of euglossine bee pollinated orchids from Soconusco, south-east Mexico. **Plant Species Biology**, 22, 129-134.
- Cane, J.H.; Eickwort, G.C.; Wesley, F.R. & Spielholz, J. 1983. Foraging grooming and mating behaviours of *Macropis nuda* (Hymenoptera: Melittidae) and use of *Lysimachia ciliata* (Primulaceae) oils in larval provisions and cell lining. **American Naturalist**, 110, 257-264.
- Cane J. H. & Sipes S. 2006. Characterizing floral specialization by bees: analytical methods and a revised lexicon for oligolecty. Pp. 99-122. In: Waser, N.M. & Ollerton, J. (eds.). **Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization**. Chicago, The University of Chicago Press, 445pp.
- Carmo, R. M. & Franceschinelli, E. V. 2002. Polinização e biologia floral de *Clusia arrudae* Planchon & Triana (Clusiaceae) na Serra da Calçada, município de Brumadinho, MG. **Revista Brasileira de Botânica**, 25, 351-360.
- Carvalho, A. & Schlindwein, C. 2011. Obligate association of an oligolectic bee and a seasonal aquatic herb in semi-arid north-eastern Brazil. **Biological Journal of the Linnean Society**, 102, 355-368.
- Cavalcante, M.C.; Oliveira, F.F.; Maués, M.M. & Freitas, B.M. 2012. Pollination Requirements and the Foraging Behavior of Potential Pollinators of Cultivated Brazil Nut (*Bertholletia excelsa* Bonpl.) Trees in Central Amazon Rainforest. **Psyche**, 2012, 1-9.
- Cesário, L.F. 2007. **Recompensas florais e visitantes de *Clusia hilariana* Planch. & Triana e *Clusia spiritus-sanctensis* Mariz & Weinberg em áreas de restinga**. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais). Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro.
- Chauveau, O.; Eggers, L.; Raquin, C.; Silvério, A.; Brown, S.; Couloux, A.; Cruaud, C.; Kaltchuk-Santos, E.; Yockteng, R.; Souza-Chies, T.T. & Nadot, S. 2011. Evolution of oil-producing trichomes in *Sisyrinchium* (Iridaceae): insights from the first comprehensive phylogenetic analysis of the genus. **Annals of Botany**, 107, 1287-1312.
- Cocucci, A.A.; Sérsic, A. & Roig Alsina, A. 2000. Oil collecting structures in Tapinotaspidini: their diversity, function and probable origin. **Mitteilungen Muenchener Entomologischen Gesellschaft**, 90, 51-74.
- Cocucci, A.A. & Vogel, S. 2001. Oil-producing flowers of *Sisyrinchium* species (Iridaceae) and their pollinators in southern South America. **Flora**, 196, 26-46.
- Correia, M.C.R.; Pinheiro, M.C.B. & Lima, H.A. 2005. Biologia floral de *Arrabidaea conjugata* (Vell.) Mart. (Bignoniaceae). **Acta Botanica Brasilica**, 19, 501-510.
- Costa, C.B.N.; Lambert, S.M.; Borba, E.L. & Queiroz, L.P. 2007. Post-zygotic Reproductive Isolation Between Sympatric Taxa in the *Chamaecrista desvauxii* Complex (Leguminosae-Caesalpinioideae). **Annals of Botany**, 99, 625-635.
- Croat, T.B. 1980. Flowering behavior of the neotropical genus *Anthurium* (Araceae). **American Journal of Botany**, 67, 888-904.
- Danks, H. V. 1971. Biology of some stem-nesting aculeate Hymenoptera. **Transactions of the Royal Entomological Society of London**, 122, 323-399.
- Darwin, C.R. 1877. **The Various Contrivances by Which Orchids are Fertilized by Insects**. London, William Clowes and Sons, 300 pp.
- Dodson, C.H. 1965. Studies on orchid pollination: the genus *Coryanthes*. **American Orchid Society Bulletin**, 34, 680-687.
- Dodson, C.H.; Dressler, R.L.; Hills, G.H.; Adams, R.M. & Williams, N.H. 1969. Biologically active compounds in orchid fragrances. **Science**, 164, 1243-1249.
- Dressler, R.L. 1968. Pollination in euglossine bees. **Evolution**, 22, 202-210.
- Dressler, R.L. 1982. Biology of the orchid bees (Euglossini). **Annual Reviews of Ecology and Systematics**, 13, 373-394.
- Dulberger, R. 1981. The floral biology of *Cassia didymobotrya* and *C. auriculata* (Caesalpinaceae). **American Journal of Botany**, 68, 1350-1360.
- Eltz, T.; Roubik, D.W. & Lunau, K. 2005a. Experience-dependent choices ensure species-specific fragrance collection in male orchid bees. **Behavior Ecology and Sociobiology**, 59, 149-156.
- Eltz, T.; Sager, A. & Lunau, K. 2005b. Juggling with volatiles: exposure of perfumes by displaying male orchid bees. **Journal of Comparative Physiology A**, 191, 575-581.
- Endress, P.K. 1994. **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**. Oxford, Pergamon Press. Furness, 511 pp.
- Faegri, K. & van der Pijl, L. 1979. **The principles of pollination ecology**. New York, Pergamon Press, 244 pp.
- Fracasso, C.M. & Sazima, M. 2004. Polinização de *Cambessedesia hilariana* (Kunth) D.C. (Melastomataceae): sucesso reprodutivo versus diversidade, comportamento e frequência de visitas de abelhas. **Revista Brasileira de Botânica**, 27, 797-804.

- Frankie, G.W.; Haber, W.A.; Opler, P.A. & Bawa, K.S. 1983. Characteristics and organization of the large bee pollination system in the Costa Rican dry forest. Pp. 411-447. In: Jones, C.E. & Little R.J. (eds.) **Handbook of experimental pollination biology**. New York, Van Nostrand Reinhold Company Inc., 558 pp.
- Freitas, L. & Sazima, M. 2006. Pollination biology in a tropical high-altitude grassland in Brazil: interactions at the community level. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, 93, 465-516.
- Freitas, B.M.; Imperatriz-Fonseca, V.L.; Medina, L.M.; Kleinert, A.M.P.; Galetto, L.; Nates-Parra, G. & Quezada-Euán, J.J. 2009. Diversity, threats and conservation of native bees in the Neotropics. **Apidologie**, 40, 332-346.
- Gaglianone, M.C. 2000. Behavior on flowers, structures associated to pollen transport and nesting biology of *Perditomorpha brunerii* and *Cephalurgus anomalus* (Hymenoptera: Colletidae, Andrenidae). **Revista de Biologia Tropical**, 48, 89-99.
- Gaglianone, M.C. 2001. **Bionomia de *Epicharis*, associações com Malpighiaceae e uma análise filogenética e biogeográfica das espécies dos subgêneros *Epicharis* e *Epicharana* (Apidae, Centridini)**. Tese de doutorado. FFCLRP/USP, Ribeirão Preto, Brasil. 188p.
- Gaglianone, M.C. 2003. Abelhas da tribo Centridini na Estação Ecológica de Jataí (Luiz Antonio, SP): composição de espécies e interações com flores de Malpighiaceae. p. 279-284. In: G.A.R. Melo & I. Alves dos Santos, (orgs.). **Apoidea neotropica: Homenagem aos 90 anos de Jesus Santiago Moure**. Criciúma, Editora UNESC, 320pp.
- Gaglianone, M.C. 2005. Nesting biology, seasonality, and flower hosts of *Epicharis nigrita* (Friese, 1900) (Hymenoptera: Apidae: Centridini), with a comparative analysis for the genus. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, 40, 191-200.
- Gaglianone, M.C.; Rocha, H.H.S.; Benevides, C.R.; Junqueira, C.N. & Augusto, S.C. 2010. Importância de Centridini (Apidae) na polinização de plantas de interesse agrícola: o maracujá-doce (*Passiflora alata* Curtis) como estudo de caso na região sudeste do Brasil. **Oecologia Australis**, 14, 152-164.
- Garófalo, C.A.; Martins, C.F. & Alves dos Santos, I. 2004. The Brazilian solitary bee species caught in trap nests. p. 77-84. In: Freitas, B.M. & Pereira, J.O.P. (eds.) **Solitary bees: conservation, rearing and management for pollination**. Fortaleza, Imprensa Universitária, 285pp.
- Gastauer M.; Campos L.A.O. & Wittmann D. 2011. Handling sticky resin by stingless bees (Hymenoptera, Apidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, 55, 234-240.
- Gentry, A.H. 1978. Bignoniaceae. In: Maguire, B. & Huang, Yung-Chau. The Botany of the Guayana Highland. Part X. **Mem. New York Bot. Gard**, 29, 245-283.
- Gottsberger, G. & I. Silberbauer-Gottsberger. 1988. Evolution of flowers structures and pollination in neotropical Cassiinae (Caesalpiniaceae) species. **Phyton**, 28, 293-320.
- Gottsberger, G.; Camargo, J.M.F. & Silberbauer-Gottsberger, I. 1988. A bee-pollinated tropical community: The beach dune vegetation of Ilha de São Luís, Maranhão, Brazil. **Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie**, 109, 469-500.
- Hentrich, H.; Kaiser, R. & Gottsberger, G. 2007. Floral scent collection ate the perfume flowers of *Anthurium rubrinervium* (Araceae) by the kleptoparasitic orchid bee *Aglae cerulea* (Euglossini). **Ecotropica**, 13, 149-155.
- Hill, H.G.; Williams, N.H. & Dodson, C.H. 1972. Floral fragrances and isolating mechanisms in the genus *Catasetum* (Orchidaceae). **Biotropica**, 4, 61-76.
- IBGE, 1992. **Manual técnico da vegetação brasileira**. Rio de Janeiro, Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 92pp.
- Imperatriz-Fonseca, V.L.; Contrera, F.A.L. & Kleinert, A.M.P. 2004. **A meliponicultura e a Iniciativa Brasileira dos Polinizadores**. XV Congresso Brasileiro de Apicultura. Natal, RN.
- Imperatriz-Fonseca, V.L.; Alves dos Santos, I.; Santos-Filho, P.S.; Engels, W.; Ramalho, M.; Wilms, W.; Aguilár, J.B.V.; Pinheiro-Machado, C.A.; Alves, D.A. & Kleinert, A.M.P. Checklist of bees and honey plants from São Paulo State, Brazil. 2011. **Biota Neotropica**, 11, 1-25.
- Imperatriz-Fonseca, V.L.; Canhos, D.A.L.; Alves, D.A. & Saraiva, A.M. 2012. Polinizadores e polinização - um tema global. p. 25-45. In: Imperatriz-Fonseca, V.L.; Canhos, D.A.L.; Alves, D. A. & Saraiva, A.M. (eds.) **Polinizadores no Brasil: contribuição e perspectivas para a biodiversidade, uso sustentável, conservação e serviços ambientais**. São Paulo, Edusp, 485pp.
- Janzen, D.H. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. **Science**, 171, 2035.
- Jayasingh, D.B. & Freeman B.E. 1980. The comparative populations dynamics of eight solitary bees and wasps (Aculeata: Apocrita: Hymenoptera) trap-nested in Jamaica. **Biotropica**, 12, 214-219.
- Jesson, L.K. & Barrett, S.C.H. 2005. Experimental tests of the function of mirror-image flowers. **Biological Journal of the Linnean Society**, 85, 167-179.
- Kaminsky A.C. & Absy, M.L. 2006. Bees visitors of three species of *Clusia* (Clusiaceae) flowers in Central Amazonia. **Acta Amazonica**, 36, 259-264.
- Kimmel, T.M.; Nascimento, L.M.; Piechowski, D.; Sampaio, E.V.S.B.; Rodal, M.J.N. & Gottsberger, G. 2010. Pollination and seed dispersal modes of woody species of 12-year-old secondary forest in the Atlantic Forest region of Pernambuco, NE Brazil. **Flora**, 205, 540-547.

- Kremen, C.; Williams, N.M.; Aizen, M.A.; Gemmill-Herren, B.; Leubn, G.; Minckley, R.; Packer, L.; Potts, S.G.; Roulston, T.; Steffan-Dewenter, I.; Vazquez, D.P.; Winfree, R.; Adams, L.; Crone, E.E.; Greenleaf, S.S.; Keitt, T.H.; Klein, A.M.; Regetz, J. & Ricketts, T.H. 2007. Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. **Ecology Letters**, 10, 299-314.
- Krombein, K.V. 1967. **Trap-nesting wasps and bees: life histories, nests and associates**. Washington, Smithsonian Press, 510 pp.
- Laroca, S.; Schwartz Filho, D.L. & Zanella, F.C.V. 1987. Ninho de *Austromegachile habilis* e Notas Sobre A Diversidade de *Megachile* (Apoidea, Megachilidae) Em Biótopos Neotropicais. **Acta Biológica Paranaense**, 16, 93-105.
- Lopes, A.V. & Machado, I.C. 1996. Biologia floral de *Swartzia pickelii* Killip ex Ducke (Leguminosae-Papilionoideae) e sua polinização por *Eulaema* spp. (Apidae-Euglossini). **Revista Brasileira de Botânica**, 19, 17-24.
- Lopes, A.V. & Machado, I.C. 1998. Floral biology and reproductive ecology of *Clusia nemorosa* (Clusiaceae) in northeastern Brazil. **Plant Systematics and Evolution**, 213, 71-90.
- Lovkam, J. & Braddock, J.F. 1999. Anti-bacterial function in the sexually dimorphic pollinator rewards of *Clusia grandiflora* (Clusiaceae). **Oecologia**, 119, 534-540.
- Machado, I.C. 2004. Oil-collecting bees and related plants: a review of the studies in the last twenty years and case histories of plants occurring in NE Brasil. Pp. 255-280. In: Freitas, B.M. & Pereira, J.O.P. (eds.). **Solitary bees: conservation, rearing and management for pollination**. Fortaleza, Imprensa Universitária. 313pp.
- Machado, I.C. & Lopes, A.V. 2004. Floral traits and pollination systems in the caatinga, a Brazilian tropical dry forest. **Annals of Botany**, 94, 365-376.
- Machado, I.C.; Vogel, S. & Lopes, A.V.F. 2002. Pollination of *Angelonia cornigera* Hook. (Scrophulariaceae) by long-legged oil-collecting bees in NE Brazil. **Plant Biology**, 4, 352-359.
- Maloof, J.E. & Inouye, D.W. 2000. Are nectar robbers cheaters or mutualists? **Ecology**, 81, 2651-2661.
- Martins, A.C; Aguiar, J.C.A. & Alves dos Santos, I. 2013. Interaction between oil-collecting bees and seven species of Plantaginaceae. **Flora**, 208, 401-411.
- Maués, M.M. 2002. Reproductive phenology and pollination of the brazil nut tree (*Bertholletia excelsa* Humb.& Bonpl.) in Eastern Amazônia. Pp. 245-254. In: B.M. Freitas & J.O.P. Pereira (eds.). **Solitary bees: conservation, rearing and management for pollination**. Fortaleza, Imprensa Universitária, 313pp.
- McGinley, R.J. 1989. A Catalog and Review of Immature Apoidea (Hymenoptera). **Smithsonian Contributions to Zoology**, 494, 1-19.
- Melo, G.A.R. & Gaglianone, M.C. 2005. Females of *Tapinotaspoides*, a genus in the oil-collecting bee tribe Tapinotaspidini, collect secretions from non-floral trichomes (Hymenoptera, Apidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, 49, 167-168.
- Menezes, G.B.; Gonçalves-Esteves, V.; Bastos, E.M.A.F.; Augusto, S.C. & Gaglianone, M.C. 2012. Nesting and use of pollen resources by *Tetrapedia diversipes* Klug (Apidae) in Atlantic Forest areas (Rio de Janeiro, Brazil) in different stages of regeneration. **Revista Brasileira de Entomologia**, 56, 86-94.
- Michener, C.D. 1962. An interesting method of pollen collecting by bees from flowers with tubular anthers. **Review Biology Tropical**, 10, 167-175.
- Michener, C.D. 1969. The social behavior of bees. **Annual Review of Entomology**, 14, 299-342.
- Michener, C.D. 1974. **The social behaviour of the bees. A comparative study**. Cambridge. Belknap Press. 404 pp.
- Michener, C.D. 2007. **The bees of the world**. Baltimore. London, Johns Hopkins Univ. Press, 953pp.
- Miler-Pinheiro, P. & Schlindwein, C. 2010. Mutual reproductive dependence of distylic *Cordia leucocephala* (Cordiaceae) and oligolectic *Cebalurgus longipalpis* (Halictidae, Rophitinae) in the Caatinga. **Annals of Botany**, 106, 17-27.
- Mitchell, R.J. & Waser, N.M., 1992. Adaptive significance of *Ipomopsis aggregata* nectar production: pollination success of single flowers. **Ecology**, 73, 633-638.
- Montalvo, A.M. & Ackerman, J.D. 1986. Relative pollinator effectiveness and evolution of floral traits in *Spathiphyllum friedrichsthalii* (Araceae). **American Journal of Botany**, 73, 1665-1676.
- Mori S. A. & Prance, G. T. 1990. Taxonomy, ecology and economic botany of the brazil nut (*Bertholletia excelsa*, Humb & Bonpl: Lecythidaceae), Pp.130-150. In: Prance, G.T. & Balick, M.J. (eds.) **New directions in the study of plants and people (Advances in economic botany)**. New York, The New York Botanical Garden Press, 278pp.
- Moure, J.S.; Urban D. & Melo G.A.R. (orgs.). 2007. **Catalogue of the bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region**. Curitiba, Sociedade Brasileira de Entomologia, 1058pp.
- Neal, P.R.; Dafni, A. & Giurfa, M. 1998. Floral symmetry and its role in plant-pollinator systems: terminology, distribution and hypotheses. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 29, 345-373.

- Neff, J.L. & Simpson, B.B. 1981. Oil-collecting structures in the Anthophoridae (Hymenoptera): morphology, function, and use in systematic. **Journal of the Kansas Entomological Society**, 54, 95-123.
- Nemésio, A. 2009. Orchid bees (Hymenoptera: Apidae) of the Brazilian Atlantic Forest. **Zootaxa**, 2041, 1-242.
- Nogueira Neto, P. 1997. **Vida e criação de abelhas indígenas sem ferrão**. São Paulo, Editora Nogueirapis, 446pp.
- Nunes-Silva, P.; Hrncir, M. & Imperatriz-Fonseca, V. 2010. A polinização por vibração. **Oecologia Australis**, 14, 140-153.
- Oliveira, P.E. & Gibbs, P.E. 2000. Reproductive biology of woody plants in a cerrado community of central Brazil. **Flora**, 195, 311-329.
- Oliveira, P.E. & Gibbs, P.E. 2002. Pollination and reproductive biology in Cerrado plant communities. p. 329-347. In: Oliveira, P.S. & Marquis, R.J. (eds.). **The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of Neotropical savanna**. New York, Columbia University Press, 398pp.
- Pansarin, E.R. & Amaral, M.C.E. 2009. Reproductive biology and pollination of southeastern Brazilian *Stanhopea* Frost ex Hook. (Orchidaceae). **Flora**, 204, 238-249.
- Pansarin, L.M.; Castro, M.M. & Sazima, M. 2009. Osmophore and elaiophores of *Grobya amberstiae* (Catantopidae, Orchidaceae) and their relation to pollination. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 159, 408-415.
- Pemberton, R.W. & Wheeler, G.S. 2006. Orchid bees don't need orchids: evidence from the naturalization of an orchid bee in Florida. **Ecology**, 87, 1995-2001.
- Pick, R.A. & Schlindwein, C. 2011. Pollen partitioning of three species of Convolvulaceae among oligolectic bees in the Caatinga of Brazil. **Plant Systematics and Evolution**, 293, 147-159.
- Pinheiro, M. 2005. **Fontes de recursos florais e biologia da polinização em uma comunidade campestre no sul do Brasil**. Tese de doutorado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre. 125pp.
- Pinheiro, M. & Schlindwein, 1998. A câmara nectarífera de *Ipomoea cairica* (Convolvulaceae) e abelhas de glossa longa como polinizadores eficientes. **Iheringia**, 51, 13-16.
- Potts, S.G.; Biesmeijer, J.C.; Kremen, C.; Neumann, P.; Schweiger, O. & Kunin, W.E. 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. **Trends in Ecology and Evolution**, 25, 345-353.
- Proença, C.E.B. & Gibbs, P.E. 1994. Reproductive biology of eight sympatric Myrtaceae from Central Brasil. **New Phytologist**, 126, 343-354.
- Ramalho, M.; Silva, M.; Silva, M.D.; Rosa, J.F. & Batista, M.L.S. 2006. Por que machos de abelhas *Eulaema nigrita* (Hymenoptera: Euglossini) coletam o mesófilo de folhas de *Guarea guidonia* (Meliaceae)? **Sitientibus - Série Ciências Biológicas**, 6, 277-281.
- Ramirez, S.R.; Eltz, T.; Fujiwara, M.K.; Gerlach, G.; Goldman-Huertas, B.; Tsutsui, N.D. & Pierce, N.E. 2011. Asynchronous diversification in a specialized plant-pollinator mutualism. **Science**, 333, 1742.
- Rego, M.M.C. & Albuquerque, P.M.C. 1989. Comportamento das abelhas visitantes de murici, *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth, Malpighiaceae. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**, 5, 179- 193.
- Renner, S.S. & Schaefer, H. 2010. The evolution and loss of oil-offering flowers: new insights from dated phylogenies for angiosperms and bees. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, 365, 423-435.
- Rocha-Filho, L.C.; Krug, C.; Silva, C.I. & Garófalo, C.A. 2012. Floral Resources Used by Euglossini Bees (Hymenoptera : Apidae) in Coastal Ecosystems of the Atlantic Forest. **Psyche ID 934951**, 13p.
- Roubik, D.W. 1989. **Ecology and natural history of tropical bees**. New York, Cambridge University Press, 528pp.
- Roubik, D.W. 1992. Loose niches in tropical communities: why are there so few bees and so many trees? Pp. 327-354. In: Hunter, M.D.; Ohgushi, T. & Price, P.W. (eds.). **Effects of resource distribution on animal-plant interactions**. San Diego, Academic Press, 505pp.
- Roubik, D.W. & Ackerman, J.D. 1987. Long-term ecology of euglossine orchid-bees (Apidae: Euglossini) in Panama. **Oecologia**, 73, 321-333.
- Rozen, J.G. 1984. Comparative nesting biology of the bee tribe Exomalopsini (Apoidea, Anthophoridae). **American Museum Novitates**, 2798, 1-37.
- Rozen, J.G. 2003. Eggs, ovariole numbers, and modes of parasitism of cleptoparasitic bees, with emphasis on Neotropical species (Hymenoptera: Apoidea). **American Museum Novitates**, 3413, 1-36.
- Santos, C.F. & Absy, M.L. 2010. Polinizadores de *Bertholletia excelsa* (Lecythidales: Lecythidaceae): Interações com abelhas sem ferrão (Apidae: Meliponini) e Nicho trófico. **Neotropical Entomology**, 39, 854-861.
- Sazima, I. & Sazima, 1989. M. Mamangavas e irapuás (Himenoptera, Apoidea): visitas, interações e consequências para a polinização do maracujá (Passifloraceae). **Revista Brasileira de Entomologia**, 33, 109-118.
- Sazima, M. & Sazima, I. 1989. Oil-gathering bees visit flowers of eglandular morphs of the oil-producing Malpighiaceae. **Botanica Acta**, 102, 106-111.
- Sazima, M.; Sazima, I. & Carvalho-Okano, R.M. 1985. Biologia floral de *Dalechampia stipulacea* (Euphorbiaceae) e sua polinização por *Euglossa melanotricha* (Apidae). **Revista Brasileira de Biologia**, 45, 85-93.
- Sazima, M.; Vogel, S.; Coccuci, A. & Hausner, G. 1993. The perfume flowers *Cyphomandra* (Solanaceae) pollination by euglossine bees, bellows mechanism, osmophores, and volatiles. **Plant Systematics and Evolution**, 187, 51-88.

- Schlindwein, C. 1998. Frequent oligolecty characterizing a diverse bee-plant community in a xerophytic bushland of subtropical Brazil. **Studies on the Neotropical Fauna & Environment**, 33, 46-59.
- Sérsic, A.N. 2004. Pollination Biology in the genus *Calceolaria* L. (Calceolariaceae). **Staphia**, 82, 1-121.
- Silberbauer-Gottsberger, I. & Gottsberger, G. 1988. A polinização de plantas do cerrado. **Revista Brasileira de Biologia**, 48, 651-663.
- Silveira, F.A.; Melo, G.A.R. & Almeida, E. 2002. **Abelhas brasileiras: sistemática e identificação**. Belo Horizonte, Ed. do autor, 253pp.
- Silva, M.D.; Andrade-Silva, A.C.R. & Silva, M. 2011. Long-term male aggregations of *Euglossa melanotricha* Moure (Hymenoptera: Apidae) on Fern Fronds *Serpocaulon triseriale* (Pteridophyta: Polypodiaceae). **Neotropical Entomology**, 40, 548-552.
- Silva, C.I.; Araújo, G. & Oliveira, P.E.A.M. 2012. Distribuição vertical dos sistemas de polinização bióticos em áreas de cerrado sentido restrito no Triângulo Mineiro, MG, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, 26, 748-760.
- Simpson, B.B. & Neff, J.L. 1981. Floral rewards: alternatives for pollen and nectar. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, 68, 3101-322.
- Singer, R.B. & Sazima, M. 2004. Abelhas Euglossini como polinizadoras de orquídeas na região de Picinguaba, São Paulo. Pp. 175-187. In: Barros F. & Kerbauy, G.B. (eds.) 2004. **Orquidologia sul-americana: uma compilação científica**. São Paulo, Secretaria do Meio Ambiente, 192 pp.
- Souza, C.S. 2011. **Fauna antófila diurna em formação chaquenha brasileira: composição e flora visitada**. Monografia de conclusão de curso de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul. Campo Grande. 31pp.
- Steiner, K.E. & Whitehead, V.B. 1988. The association between oil-producing flowers and oil-collecting bees in the Drakensberg of Southern Africa. **Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden**, 25, 259-277.
- Steiner, K.E. & Whitehead, V.B. 1990. Pollinator adaptation to oil-secreting flowers, *Rediviva* and *Diascia*. **Evolution**, 44, 1701-1707.
- Steiner, K.E. & Whitehead, V.B. 1991. Oil flowers and oil bees: further evidence for pollinator adaptation. **Evolution**, 45, 1493-1501.
- Stephen, W.P.; Bohart, G.E. & Torchio, P.F. 1969. **The biology and external morphology of bees**. Corvallis. Agricultural Experiment Station, Oregon State University, 144 pp.
- Truylio, B.; Harter-Marques & Engels, W. 2002. Biologia floral e polinização de *Sisyrinchium micranthum* (Iridaceae) na região do planalto das araucárias do Rio Grande do Sul. **Biociências**, 10: 11-24.
- Vallejo-Marín, M.; Manson, J.S.; Thomson, J.D. & Barrett, S.C.H. 2009. Division of labour within flowers: heteranthery, a floral strategy to reconcile contrasting pollen fates. **Journal of Evolutionary Biology**, 22, 828-839.
- Van der Pijl, L. & Dodson, C.H. 1969. **Orchid flowers: their pollination and evolution**. Coral Gables, University of Miami Press, 214 pp.
- Varassin, I.G. & Silva, A.G. 1999. A melitofilia em *Passiflora alata* Dryander (Passifloraceae), em vegetação de restinga. **Rodriguésia**, 50, 5-17.
- Vinson, S.B.; Frankie, G.W. & Willians, H.J. 1996. Chemical ecology of the genus *Centris* (Hymenoptera: Apidae). **Florida Entomologist**, 79, 109-129.
- Vogel, S. 1966. Scent organs of orchid flowers and their relation to insect pollination. Pp. 253-259. In: Garmo, L.R. (ed.). **Proceedings of the 5th World Orchid Conference**. Long Beach.
- Vogel, S. 1969. Flowers offering fatty oil instead nectar. In: **XI Proceedings International Botanic Congress**. Seattle, p.229.
- Vogel, S. 1974. Ölblumen und ölsammelnde Bienen. **Tropische und Subtropische Pflanzenwelt**, 7, 285-547.
- Vogel, S. 1978. Evolutionary shifts from reward to deception in pollen flowers. Pp. 89-96. In: A.J. Richards (ed.) **The pollination of flower by insects**. London, Academic Press, 213pp.
- Vogel, S. & Machado, I.C. 1991. Pollination of four sympatric species of *Angelonia* (Scrophulariaceae) by oil-collecting bees in NE Brazil. **Plant Systematics and Evolution**, 178, 153-178.
- Vogel, S. & Michener, C.D. 1985. Longe bee legs and oil-producing floral spurs, and a new *Rediviva* (Hymenoptera, Melittidae, Scrophulariaceae). **Journal of Kansas Entomological Society**, 58, 359-364.
- Westerkamp, C. 1997a. Flowers and bees and are competitors - not partners. Towards a new understanding of complexity in specialised bee flowers. **Acta horticulturae**, 437, 71-74.
- Westerkamp, C. 1997b. Keel blossoms: bee flowers with adaptations against bees. **Flora**, 192, 125-132.
- Westerkamp, C. 2004. Ricochet pollination in Cassias - and how bees explain enantiostry. Pp. 225-230. In: Freitas, B.M. & Pereira, J.O.P. (eds.) **Solitary bees: Conservation, rearing and management for pollination**. Fortaleza, Imprensa Universitária, 313pp.

- Westerkamp, C. & Claben-Bockhoff. 2007. Bilabiate flowers: the ultimate response to bees? **Annals of Botany**, 100, 361-374.
- Whitten, W.M.; Young, A.M. & Stern, D.L. 1993. Nonfloral sources of chemicals that attract male euglossine bees (Apidae: Euglossini). **Journal of Chemical Ecology**, 19, 3017-3027.
- Williams, N.H. 1982. The biology of orchids and euglossine bees. Pp. 119-171. *In*: Arditti, J. (ed.) **Orchid Biology, Reviews and Perspectives II**. Ithaca. Cornell University Press, 610pp.
- Williams, N.H. & Whitten, W.M. 1983. Orchid floral Fragrances and male euglossine bees: methods and advances in the last sesquidecade. **Biological Bulletin**, 164, 355-395.
- Willmer, P. 2011. **Pollination and floral ecology**. Princeton, Princeton University Press, 778 pp.
- Wolowski, M. & Freitas, L. 2010. Sistema reprodutivo e polinização de *Senna multijuga* (Fabaceae) em Mata Atlântica Montana. **Rodriguésia**, 61, 167-179.
- Wyatt, G.E. & Sazima, M. 2011. Pollination and reproductive biology of thirteen species of *Begonia* in the Serra do Mar State Park, São Paulo, Brazil. **Journal of Pollination Ecology**, 6, 95-107.



Foto: Leonardo Rê Jorge

* Capítulo 10 *

Polinização por lepidópteros

Reisla Oliveira¹, José Araújo Duarte Junior²,
André Rodrigo Rech³ e Rubem Samuel de Avila Jr.⁴

¹ Departamento de Biodiversidade, Evolução e Meio Ambiente, Universidade Federal de Ouro Preto, *campus* Morro do Cruzeiro – CEP: 35400-000 – Ouro Preto-MG – Brasil. e-mail: reislaxoliveira@gmail.com

² Secretaria de Educação e Cultura do Rio Grande do Norte – Rua Portugal, casa 26 – Nova Parnamirim – CEP: 59158-222 – Parnamirim-RN – Brasil.

³ Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas – Rua Monteiro Lobato, 255 – CEP: 13083-970 – Campinas-SP – Brasil.

⁴ Universidade Federal do Pampa, *campus* São Gabriel – Av. Antônio Trilha, 1.847 – CEP: 97300-000 – São Gabriel-RS – Brasil.

Mariposas e borboletas interagem de forma complexa com plantas de todos os ecossistemas brasileiros. Enquanto larvas podem causar danos substanciais às plantas hospedeiras, na busca por néctar, os adultos polinizam flores de centenas de espécies vegetais no país. Nesse capítulo fazemos uma introdução geral aos lepidópteros polinizadores e, em seguida, abordamos cada um dos grupos separadamente. Ao apresentarmos borboletas, mariposas em geral e esfingídeos discutimos suas particularidades ecológicas e as características principais das plantas com as quais interagem e potencialmente polinizam. Os esfingídeos (Lepidoptera, Sphingidae) representam o grupo mais estudado dentre esses insetos e portanto recebem maior atenção ao longo do texto. Características florais de plantas polinizadas por mariposas ultrapassam as definidas tradicionalmente pela síndrome de esfingofilia e são debatidas em detalhe. Buscamos ainda traçar um panorama do conhecimento atual sobre esse sistema de polinização no Brasil. Esperamos com esse capítulo evidenciar lacunas de conhecimento e motivar novos estudos com esse grupo que já serviu de modelo para discussão de importantes teorias evolutivas e ecológicas.

Introdução

Compreendendo as borboletas e mariposas, a ordem Lepidoptera é a segunda maior da classe Insecta, atrás apenas de Coleptera em número de espécies. Entre os Lepidoptera, os visitantes florais pertencem à divisão Ditrysia, a qual concentra mais de 90% das espécies da ordem (Willmer 2011). Os lepidópteros caracterizam-se pelos estádios larvais de hábito herbívoro, enquanto os adultos das espécies antófilas alimentam-se de néctar e, mais raramente, de pólen (Gilbert 1972). De maneira geral, as borboletas são organismos diurnos, enquanto as mariposas são majoritariamente noturnas ou crepusculares. Funcionalmente, mariposas podem ser separadas em dois grupos: o primeiro inclui mariposas da família Sphingidae (hawkmoths), que estão relacionadas à esfingofilia e normalmente adejam em frente às flores para acessar o néctar; o segundo grupo engloba as outras famílias de mariposas que estão relacionadas à falenofilia e visitam flores sem adejar, pousando sobre elas. Ambos os grupos diferem sensivelmente entre si devido ao modo de visitação às flores, à capacidade de voo e ao deslocamento, assim como quanto às características das flores que visitam (Oliveira *et al.* 2004).

Os lepidópteros são insetos holometabólicos (endopterygota) com quatro fases de vida: ovo, larva, pupa e adulto (Fig. 10.1). As fêmeas depositam os ovos na vizinhança ou diretamente sob folhas de plantas hospedeiras (Pittaway 1993, Kitching & Cadiou 2000). As larvas alimentam-se intensamente e depois de passarem por mudas sucessivas, as quais lhes possibilitam crescer, elas buscam um local para o novo estágio de vida, o de pupa. A fase pupal, na qual o animal não se alimenta, pode ser curta, de menos de duas semanas, em condições favoráveis, ou levar meses, quando as condições são adversas (Kitching & Cadiou 2000).

Exceto por membros da família Micropterigidae, lepidópteros tipicamente apresentam peças bucais modificadas e relacionadas ao consumo de alimentos fluidos (Scoble 1992, Gillott 2005). A partir da justaposição das duas gálea da maxila, cujas paredes são constituídas de estreitos arcos esclerotizados alternados com áreas membranosas, forma-se uma probóscide ou espirotromba, um tubo longo e flexível por onde flui o alimento (Gillott 2005) (Fig. 10.2). A extensão da probóscide se dá pela pressão de hemolinfa proveniente da cavidade da cabeça e do estipe e a contração, através do antagonismo dos músculos contratores e de relaxamento (Snodgrass 1993; Madden 1944). A maioria dos Lepidoptera é nectarívora, mas fluidos de animais mortos, de fezes e de frutos em decomposição também podem compor a dieta desses insetos.

O mecanismo de sucção ao longo de um tubo longo e fino impõe limites à viscosidade e concentração do fluido a ser ingerido. Para Lepidoptera em geral, o custo energético para ingestão de néctares com concentração de açúcares acima de 35% a 45% é proibitivamente alto (Josens & Farina 2001, Willmer 2011). Algumas mariposas da família Noctuidae, no entanto, podem se alimentar de néctar relativamente viscoso ao diluí-lo com saliva.

Embora apresente relativamente baixos teores de vitaminas e proteínas, o néctar é a principal fonte de energia para a dispendiosa atividade de voar (Capítulo 6). Por apresentarem longevidade de mais de seis meses, período de atividade consideravelmente longo para Lepidoptera, borboletas *Heliconius* e *Laparus* (Nymphalidae) complementam seus requerimentos de nitrogênio ingerindo pólen, cujas proteínas e aminoácidos também são incorporados aos ovos (Gilbert 1972, Penz & Krenn 2000). A quantidade de pólen ingerido por essas borboletas parece estar diretamente correlacionada com a intensidade de oviposição (Eberhard *et al.* 2007).

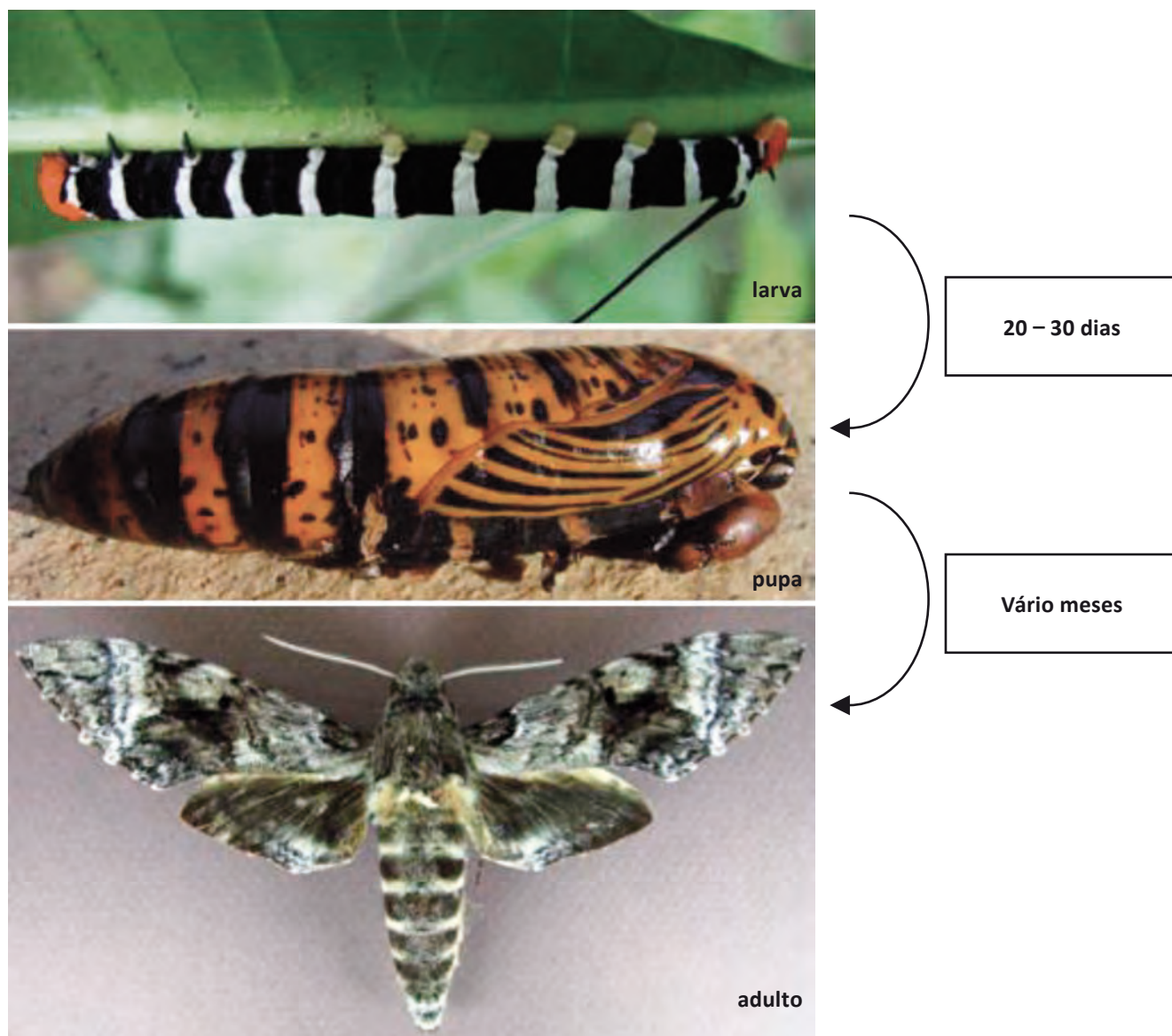


Figura 10.1 Fases de vida de indivíduos de *Pseudosphinx tetrio* (Linnaeus, 1771). Fêmeas depositam de 30 a 100 ovos em folhas da planta hospedeira. Adultos emergirão em vários meses, de casulos construídos sobre o solo.

No caso dos esfingídeos, o comprimento da probóscide está diretamente relacionado ao tamanho corpóreo, o que reflete sua demanda energética (Heinrich 1983), assim como suas adaptações à flora esfingófila (Agosta & Janzen 2005). Tal relação, entretanto, não é conhecida para borboletas antófilas, pelo menos em áreas mediterrâneas, nas quais o grupo já foi mais bem estudado (Stefanescu & Traveset 2009).

Polinização por borboletas

As borboletas foram tradicionalmente descritas como polinizadores pouco efetivos (Wiklund *et al.* 1979). Estudos autoecológicos e no nível de comunidade demonstraram que existe variação entre espécies de borboleta quanto à sua efetividade como polinizador (Bloch *et al.* 2006), contudo muitas espécies de plantas de diversas famílias, entre elas

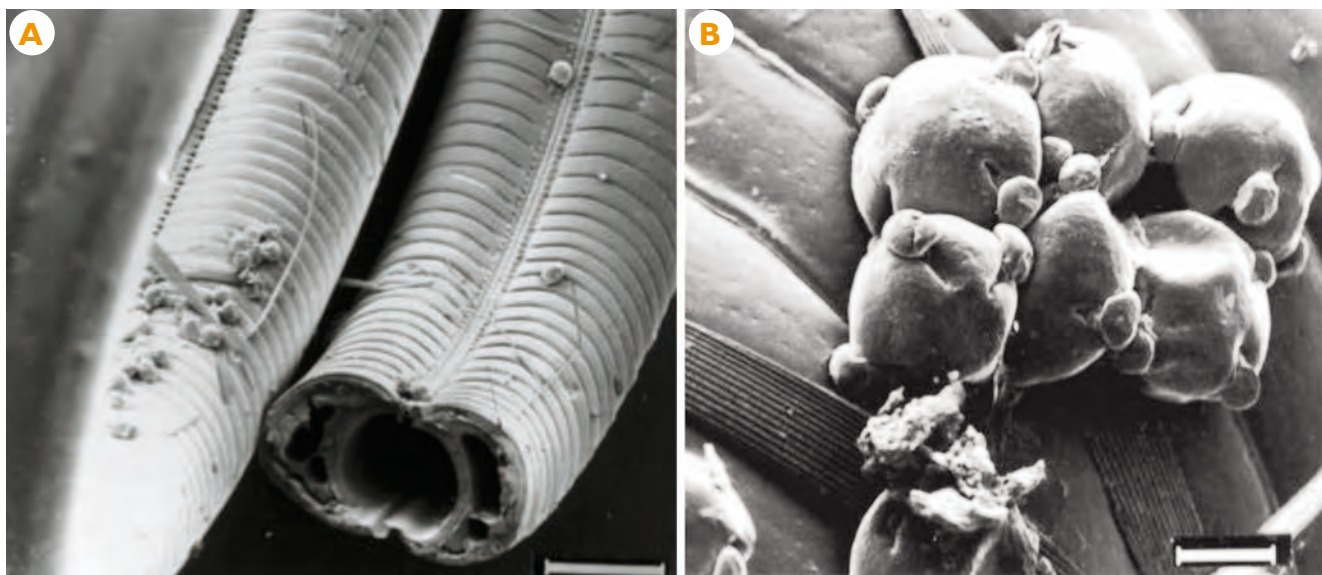


Figura 10.2 Seções da espirotromba de *Isognathus menechus* (Sphingidae) em microscopia eletrônica de varredura. Grãos de pólen de *Hancornia speciosa* (Apocynaceae) estão aderidos à porção ventral da peça bucal (Escala em (A) = 200µm; em (B) = 20µ). Fonte: Darrault & Schlindwein 2002.

Orchidaceae, Verbenaceae, Apocynaceae, Rubiaceae, Cucurbitaceae, Caryophyllaceae e Fabaceae, foram descritas como exclusivamente polinizadas por borboletas (Cruden & Hermann-Parker 1979, Willmer 2011). Além disso, há sugestão de que espécies que são efetivamente polinizadas por borboletas apresentem características florais convergentes, entre as quais a morfologia tubular, com plataforma de pouso ou organização em inflorescências compactas (Faegri e Pijl 1979, Willmer 2011), além de características relacionadas a cor, odor (Johnson e Bond 1994, Andersson *et al.* 2002, Andersson & Dobson 2003) e quantidade de aminoácidos presente no néctar (Rusterholz & Erhardt 2001, Mevi-Schütz & Herhardt 2005).

Entre espécies de gladiolos (*Gladiolus* spp, Iridaceae), por exemplo, a polinização por borboletas e mariposas evoluiu várias vezes independentemente, mas percebe-se um padrão de características convergentes nas plantas polinizadas por cada um dos

grupos (Goldblatt & Manning 2002). Esse padrão sugere que borboletas provavelmente não sejam polinizadores tão ineficientes como se pensou a princípio. Apoiando essa ideia, estudos têm progressivamente reconhecido borboletas como importantes vetores de polinização cruzada, dado que, em função do hábito gregário e da utilização das flores como repositórios energéticos, elas tendem a percorrer distâncias muito maiores do que abelhas, por exemplo (Waser 1982; Herrera 1987).

Diferentes famílias de borboletas apresentam padrões claros em diferentes graus de especialização com as flores que interagem (Stefanescu & Traveset 2009). Na região mediterrânea, espécies da família Pieridae são as mais generalistas, contrastando com Nymphalidae e Lycaenidae, as mais especializadas (Stefanescu & Traveset 2009). Além disso, os dados dos últimos autores corroboraram os de Tudor *et al.* (2004), mostrando que existe uma associação entre o *habitat* e o número de fontes de néctar, de modo

que borboletas que vivem em áreas abertas utilizam néctar de um número maior de espécies vegetais (Stefanescu & Traveset 2009).

Machos e fêmeas de borboletas podem diferir quanto ao seu comportamento de forrageio, sendo que fêmeas visitam flores de mais espécies e preferem plantas com néctar mais rico em glicose e aminoácidos, enquanto machos tendem a percorrer distâncias maiores e preferem néctar mais concentrado e rico em sacarose (Rusterholz & Erhardt 2001).

Polinização por mariposas

No primeiro parágrafo do seu livro *On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects, and on the good effects of intercrossing*, publicado em 1862, Charles Darwin escreveu:

“The object of following work is to show that the contrivances by which orchids are fertilized are as varied and almost as perfect as any of the most beautiful adaptations in the animal kingdom...”

O autor usou um bom adjetivo (belas) para caracterizar as adaptações entre flores e animais polinizadores, e o que sugere ao leitor prosseguir com a leitura da referida obra, sem dúvida nenhuma, é o fato de tratar de mecanismos rebuscados e fortemente relacionados à otimização do processo de polinização. Num dos trabalhos pioneiros da biologia da polinização, Sprengel (1793) já descrevia diversos mecanismos envolvidos na fertilização de uma série de espécies vegetais dentro deste contexto adaptativo (Capítulo 1). Na sua forma de entender, a grande variação nas características florais seria resultado de processos que promoveriam a otimização dos eventos reprodutivos das espécies vegetais na sua íntima associação com os diferentes grupos de polinizadores. Nesse trabalho

também foram relatadas observações ainda incipientes sobre flores polinizadas por insetos noturnos, como o menor destaque na coloração das corolas e na função do odor na atração dos insetos.

Polinizadores noturnos estão distribuídos em distintos grupos taxonômicos, porém, mariposas Sphingidae estão entre os exemplos mais bem estudados. Talvez o caso mais ilustrativo do papel das interações plantas-esfingídeos no contexto evolutivo seja o descrito para *Angraecum sesquipedale* (Orquidaceae) no início do século XIX. Charles Darwin, ao receber uma caixa contendo algumas flores de *A. sesquipedale*, previu que o enorme esporão nectarífero (cerca de 30 cm) deveria estar relacionado com um polinizador com aparato bucal tão longo quanto. A existência de tal espécie de polinizador foi confirmada mais de quarenta anos depois, com a descrição de *Xanthopan morgani* var. *praedicta* (Sphingidae, Sphinginae) em florestas de Madagascar (Rothschild & Jordan 1903). Este exemplo foi fundamental no debate acerca do mecanismo de seleção natural, uma vez que sugere adaptações recíprocas na configuração de características florais e atributos morfológicos dos polinizadores (Nilsson 1988; Micheneau *et al.* 2009).

No Brasil, os estudos sobre biologia da polinização iniciaram de forma sistemática na década de 1970. Sistemas de polinização que apresentavam vetores noturnos foram inauguralmente estudados por Sazima & Sazima (1975) com o estudo de uma espécie quiropterófila (visitada por morcegos), *Lafoensia pacari* (Lythraceae). Posteriormente, os mesmos autores estudaram outras espécies de antese noturna, como *Passiflora mucronata* (Passifloraceae) (Sazima & Sazima 1978, foto de capa desse livro) e *Marcgravia miryostigma* (Marcgraviaceae) (Sazima & Sazima 1980). O compartilhamento de características entre espécies quiropterófilas e esfingófilas acarreta a utilização de flores quiropterófilas por esfingídeos, os quais são então

considerados pilhadores ou visitantes ocasionais. Isto foi observado para *Couepia* (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger 1975), *Passiflora mucronata* (R. Avila Jr., obs. pess.), *Eriotheca* spp. (Avila Jr. *et al.* 2010) e *Bauhinia* (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger 1975), porém cabe ressaltar que o real papel de esfingídeos na polinização de espécies quiropterófilas merece uma atenção especial em alguns casos. Em espécies com flores polistêmones, como *Inga* (Fabaceae-Mimosoidae) (Avila Jr. *et al.* dados não publicados; Neto *et al.* 2007; Amorim *et al.* 2013), *Pseudobombax* (Malvaceae) (Avila Jr. *et al.* 2010), entre outras, esfingídeos talvez configurem muito mais do que simples pilhadores. Parte da falta de informações comparativas entre potenciais polinizadores noturnos se dá pelas dificuldades metodológicas e logísticas de se acessar satisfatoriamente a contribuição relativa de cada grupo na polinização de determinada espécie.

Oliveira *et al.* (2004) ampliaram a descrição do conjunto de espécies esfingófilas e falenófilas e as características destas interações no Brasil Central. A caracterização das relações entre esfingídeos e plantas em um contexto de comunidade, contudo, começou a ser abordada no Brasil, há cerca de uma década, através do levantamento de esfingídeos e plantas esfingófilas em um trecho do Tabuleiro Paraibano, uma ocorrência disjunta do Cerrado no Nordeste Brasileiro (Darrault & Schlindwein 2001). Em seguida, com emprego da mesma metodologia, foram conduzidos estudos no Cerrado (Amorim 2008) e na Floresta Atlântica (Avila Jr. *et al.*, 2010), no sudeste brasileiro. Estudos com lepidópteros diurnos, por outro lado, nunca chegaram a ter este tipo de atenção.

Mariposas não-esfingídeos

No grupo das mariposas não-esfingídeos, estão incluídas todas aquelas que, embora sejam boas

voadoras, não podem adejar. Incluem-se aí as famílias Noctuidae, Pyralidae e Geometidae (Willmer (2011)). Essas mariposas tendem a forragear em horários crepusculares, embora, sua atividade de visita possa se prolongar na noite, especialmente em ambientes tropicais (Oliveira *et al.* 2004). Entre as espécies de plantas estudadas por Oliveira *et al.* (2004) no Cerrado, onze apresentavam cor branca, sete eram creme e três, amareladas. Schremmer (1941) percebeu que, embora flores com coloração clara fossem visitadas no crepúsculo, apenas as brancas continuavam a receber visitas durante a noite. Muitas espécies de plantas com polinização noturna apresentam suas flores fechadas, sem odor ou recurso (néctar) durante o dia, como, por exemplo, *Cestrum* spp. (Solanaceae). Esse comportamento floral foi entendido como uma estratégia que evita visitas diurnas por animais que supostamente seriam menos eficazes ou até pilhadores (Stebbins 1970; Raguso & Picherstky 1994).

Entre as espécies visitadas por mariposas não-esfingídeos o odor é marcadamente mais forte do que o percebido em flores visitadas por borboletas (Willmer 2011), não apresentando os sesquiterpenos oxigenados encontrados no odor das flores polinizadas por esfingídeos (Knudsen e Tollsten 1993). O odor das plantas visitadas por mariposas não-esfingídeos foi classificado por Baker (1961) como adocicado e penetrante. Os odores parecem ter efeito diferente sobre o comportamento dos dois grupos de mariposas, funcionando como eliciadores do comportamento de busca visual para os esfingídeos e como guias de néctar para as demais mariposas (Brantjes 1973, 1978).

Da mesma forma que em borboletas, parece haver diferenças sexuais claras nas estratégias de forrageamento e visitação floral por mariposas não-esfingídeos (Janzen 1983). Para várias espécies

vegetais, machos são visitantes florais mais frequentes, chegando a ser até vinte vezes mais amostrados em flores do que fêmeas (Goss & Adams 1976; Nilsson 1978; Nilsson *et al.* 1990). Embora com padrões contrastantes de visitação, não foram encontradas evidências de que exista atração por engodo sexual e pseudocópula, uma vez que os odores florais não têm similaridade com feromônios de fêmeas (Knudsen & Tollsten 1993). Percebe-se aí um campo de pesquisas aberto para experimentação e estudos.

Entre as famílias com espécies sabidamente polinizadas por mariposas não-esfingídeos estão Rubiaceae, Apocynaceae, Fabaceae, Solanaceae, Onagraceae e Orquidaceae (Willmer 2011). No Brasil, várias espécies de orquídeas tiveram sua polinização associada àquelas mariposas, entre elas *Brassavola cebolleta* (Rech *et al.* 2010), *Habenaria parviflora* (Singer 2001), *Sauroglossum elatum* (Singer 2002), *Prescottia plantaginea* e *P. stachyodes* (Singer & Sazima 2001). Em Onagraceae, a polinização por essas mariposas evoluiu pelo menos quatro vezes independentemente, somando um total de mais de quarenta espécies polinizadas por mariposas não-esfingídeos (Raven 1979). Além disso, a mudança evolutivamente recente na polinização de *Clarkia breweri* de abelhas para mariposas foi acompanhada pela mudança drástica na produção de odores, o que reforça a importância desse componente em sistemas de polinização por mariposas (Raguso & Picherstky 1994).

Paradoxalmente, apesar de o volume de conhecimento acerca de Lepidoptera ser basicamente centrado em esfingídeos, três exemplos muito utilizados para o entendimento de relações de mutualismos envolvem mariposas que não são esfingídeos. Esses mutualismos ocorrem entre espécies de *Yucca* (Agavaceae) e mariposas da *yucca* (Pellmyr 2003),

as cactáceas *Senita* e mariposas do cacto (Holland e Fleming 2002) e *Silene* e os noctuídeos *Hadena* (Pettersson 1991). Nesses sistemas, a interação entre planta e polinizadores é bastante complexa e específica. Além dos polinizadores efetuarem a polinização ativa das plantas, eles ovipositam nos ovários, dentro dos quais suas larvas se desenvolvem. Dessa forma, existe um conflito entre os recursos disponibilizados pela planta para o desenvolvimento de seus embriões e as larvas de seus polinizadores que se alimentam das sementes em desenvolvimento (Rech & Brito 2012).

Polinização por esfingídeos

Flores polinizadas por esfingídeos compartilham características presumidamente associadas à atração desses animais, incluindo antese noturna, coloração pálida, néctar rico em sacarose e odor floral forte e adocicado. São usualmente grandes, tubulares, hipocrateriformes ou com longos calcares ou esporões, muitas vezes solitárias, pendentes ou dispostas horizontalmente (Vogel 1954; Baker 1961; Gregory 1964; Faegri & van der Pijl 1979; Silberbauer-Gottsberger & Gottsberg 1975; Haber & Frankie 1989; Silva & Sazima 1995) (Fig. 10.3).

A deposição do néctar na base de tubos estreitos e longos, muitas vezes cobertos internamente por pelos, restringe o acesso ao recurso floral aos visitantes com língua não apenas longa, mas forte o suficiente para transpor barreiras de pelos (Ghazoul 1997; Alexandersson & Johnson 2002; Darrault & Schlindwein 2005). As flores da mangabeira (*Hancornia speciosa*, Apocynaceae), por exemplo, são hipocrateriformes, com um tubo floral de até 4,3 cm de comprimento. Para acessar o néctar depositado no fundo do tubo, visitantes florais devem apresentar peças bucais com comprimento acima de 3,5 cm e

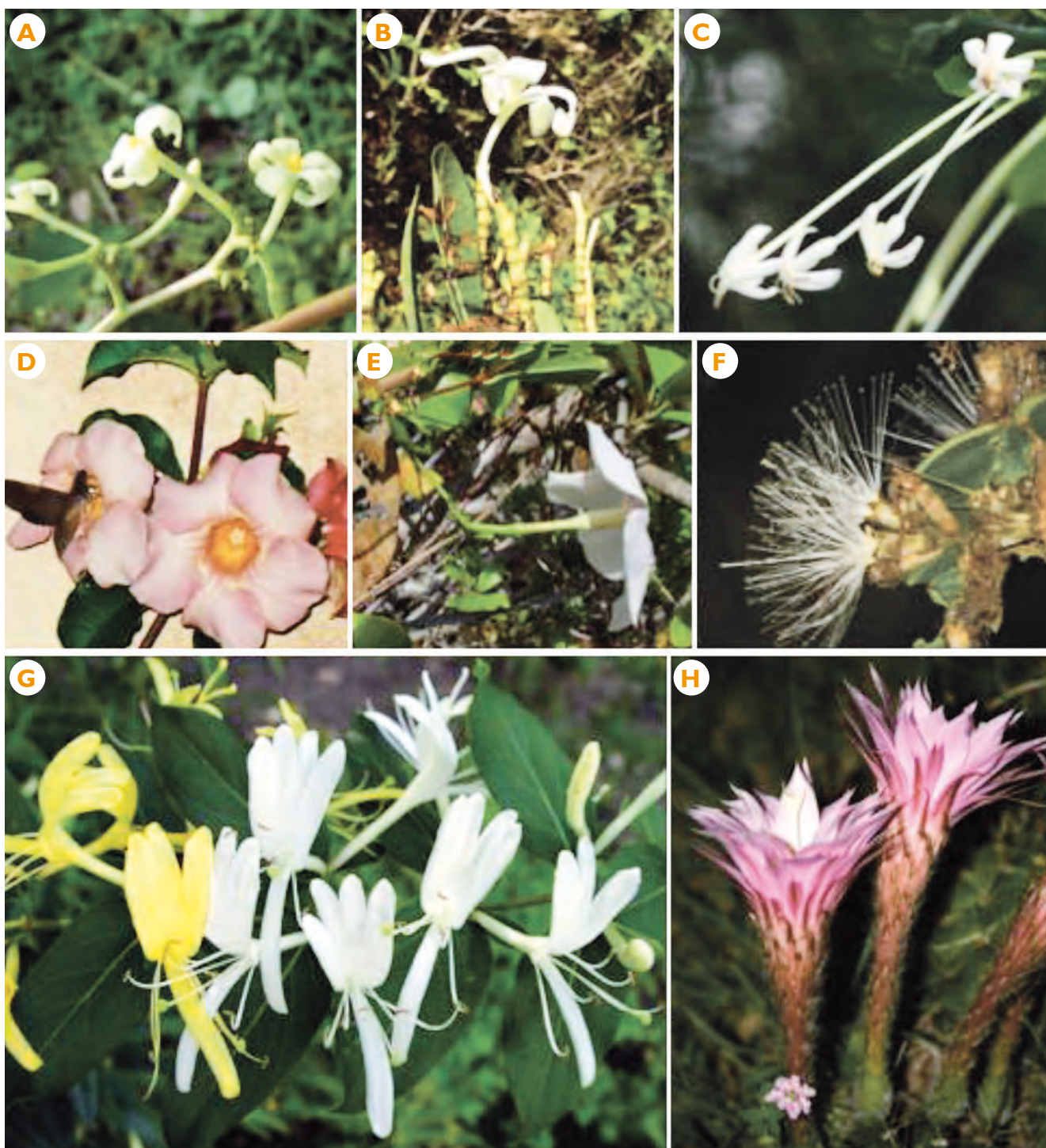


Figura 10.3 Flores esfingófilas no Brasil: (A) *Carica papaya* (Caricaceae); (B) *Himatanthus phagedaenicus* (Apocynaceae); (C) *Posoqueria latifolia* (Rubiaceae); (D, E) *Mandevilla* spp. (Apocynaceae); (H) *Lonicera japonica* (Caprifoliaceae); F- *Inga subnuda* subsp. *luschinatiana* (Fabaceae – Mimosoidae); (G) *Echinopsis oxygona* (Cactaceae). Fotos: Clemens Schlindwein (A, B, E, G) José Araújo Duarte Jr. (D), Reisla Oliveira (H), Rubem Avila Jr. (C, F).

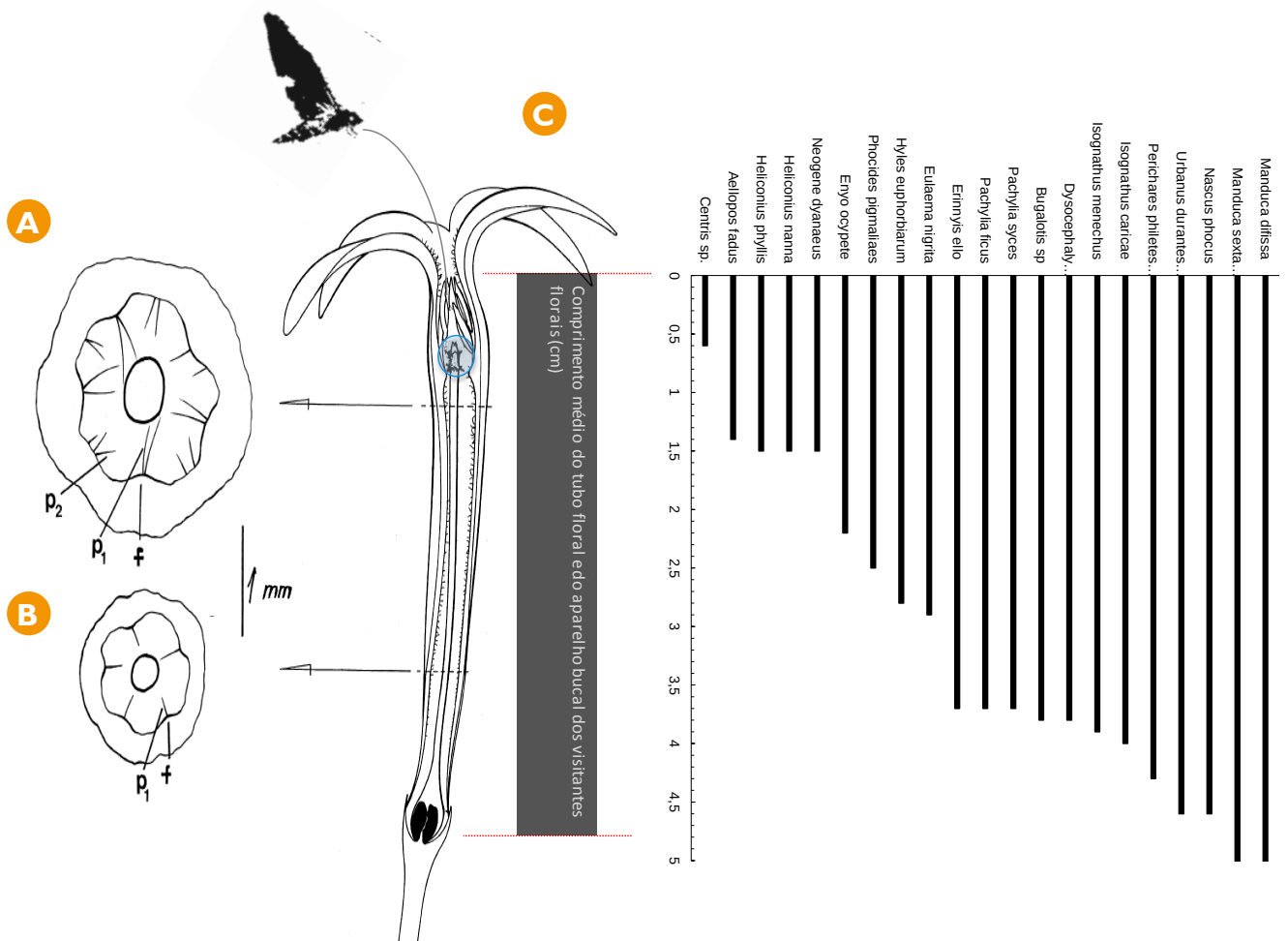


Figura 10.4 Flor de *Hancornia speciosa* (Apocynaceae) em seções transversais (A, B) e longitudinal (C). Para acessar o néctar, visitantes florais devem ter peças bucais com pelo menos 3,5 cm de comprimento e fortes o bastante para romper anéis de pelos inseridos logo abaixo da cabeça estigmática (indicada em azul), ao longo e entre os estiletes (p_1 , p_2). Estes anéis delimitam canais que guiam o aparelho bucal do visitante até a câmara nectarífera localizada na base do tubo floral (adaptado de Darrault & Schlindwein 2005). f = estiletes; p_1 = pelos sobre os estiletes; p_2 = pelos entre os estiletes.

fortes o suficiente para adentrar por aberturas de cerca de 1 mm, delimitadas por anéis de pelos inseridos ao longo de todo tubo floral (Darrault & Schlindwein 2005) (Fig. 10.4).

Esfingídeos adultos são exclusivamente nectarívoros, podem forragear por quilômetros e,

ao tomarem néctar, adejam ou pairam em frente às flores; comportamentos de forrageio que lhes impõem altas demandas energéticas (Linhart & Mendenhall 1977; Nilsson *et al.* 1992; Chase *et al.* 1996; Micheneau *et al.* 2010). De modo geral, flores esfingófilas secretam néctar copioso e rico em sacarose ao longo de toda a antese. Em uma

guilda de espécies esfingófilas estudadas na Floresta Atlântica do sudeste do Brasil, dez espécies vegetais que tiveram a composição química do néctar avaliada apresentaram convergência para o amplo predomínio de sacarose (Fig. 10.5). Há, contudo, uma grande variação intra e interespecífica no volume de néctar secretado. Em flores de *Petunia axillaris* (Solanaceae), por exemplo, a produção de néctar está diretamente associada ao tempo de visita dos esfingídeos às flores (Brandenburg *et al.* 2012); e indivíduos de *Plumeria rubra* (Apocynaceae) (Haber 1984), *Brassavola* (Orchidaceae), *Cestrum* (Solanaceae) (Haber & Frankie 1989, Rech *et al.* 2010) e *Himatanthus phagedinicus* (Apocynaceae) (Schlindwein *et al.* 2004) apresentam flores com pouco ou nenhum néctar. As flores de espécies esfingófilas que não produzem néctar florescem por longos períodos (acima de cinco meses), assemelham-se às de espécies simpátricas que oferecem o recurso, e com elas compartilham visitantes florais que eventualmente as polinizam “por engodo” (Capítulo 15).

Variações quanto à concentração de açúcares no néctar secretado também são comuns. Em uma mesma população, flores de distintos indivíduos podem apresentar grande variação neste atributo, o que foi evidenciado em *Crinum americanum* (Amaryllidaceae) (3% a 17% de açúcar) e *Epiphyllum phyllanthus* (Cactaceae), por exemplo (Avila Jr. 2009).

Em algumas espécies, esfingídeos nas fases adulta e larval utilizam a mesma planta hospedeira, a qual é fonte de tecido foliar e de néctar (Adler & Bronstein 2004). Nesses casos, a interação esfingídeos-planta torna-se uma relação entre herbívoro-polinizador e planta. Nestas relações conflituosas, plantas podem dispor de mecanismos que lhes possibilitem produzir frutos ainda que sob a

pressão de herbivoria. Plantas de tabaco, *Nicotiana* spp., por exemplo, apresentam nicotina no néctar. Tal composto secundário aumenta a mortalidade de larvas e inibe o desenvolvimento de pupas de *Manduca sexta* (Sphingidae), polinizador de várias espécies de *Nicotiana* e herbívoro especialista em Solanaceae. Nessas espécies, o dano foliar induz o aumento da concentração de nicotina no néctar, tornando-o repelente ou menos atrativo aos visitantes florais folívoros, sobretudo fêmeas de *M. sexta*. Estas não apenas reduzem drasticamente sua frequência de visita floral, como deixam de ovipositar nessas hospedeiras (Detzel & Wink 1993; Raguso *et al.* 2003; Adler *et al.* 2006; Kessler & Baldwin 2007; Sharp *et al.* 2009).

A transição de juvenis herbívoros a adultos mutualistas que ocorre em Lepidoptera pode ter implicações diretas sobre a ocorrência das espécies e a estrutura das comunidades nas quais estabelecem interações de polinização. Dessa forma, estudos tornar-se-ão mais realistas à medida que abarcarem a complexidade de ambos os estádios, larval e adulto, bem como suas respectivas dietas (Faegri & van der Pijl 1979).

Odor floral - pista para localização de recursos?

À longa distância, os voláteis florais aparentemente compõem um sinal crucial na atração dos esfingídeos, em sua maioria forrageadores noturnos (Tinbergen 1958; Brantjes 1978; Nilsson 1983; Dobson 1994). Contudo, são poucos os testes experimentais que demonstram o papel de odores específicos (Raguso 2006). Uma das motivações centrais para o estudo de odores de flores esfingófilas é a possibilidade de o odor ser uma dimensão

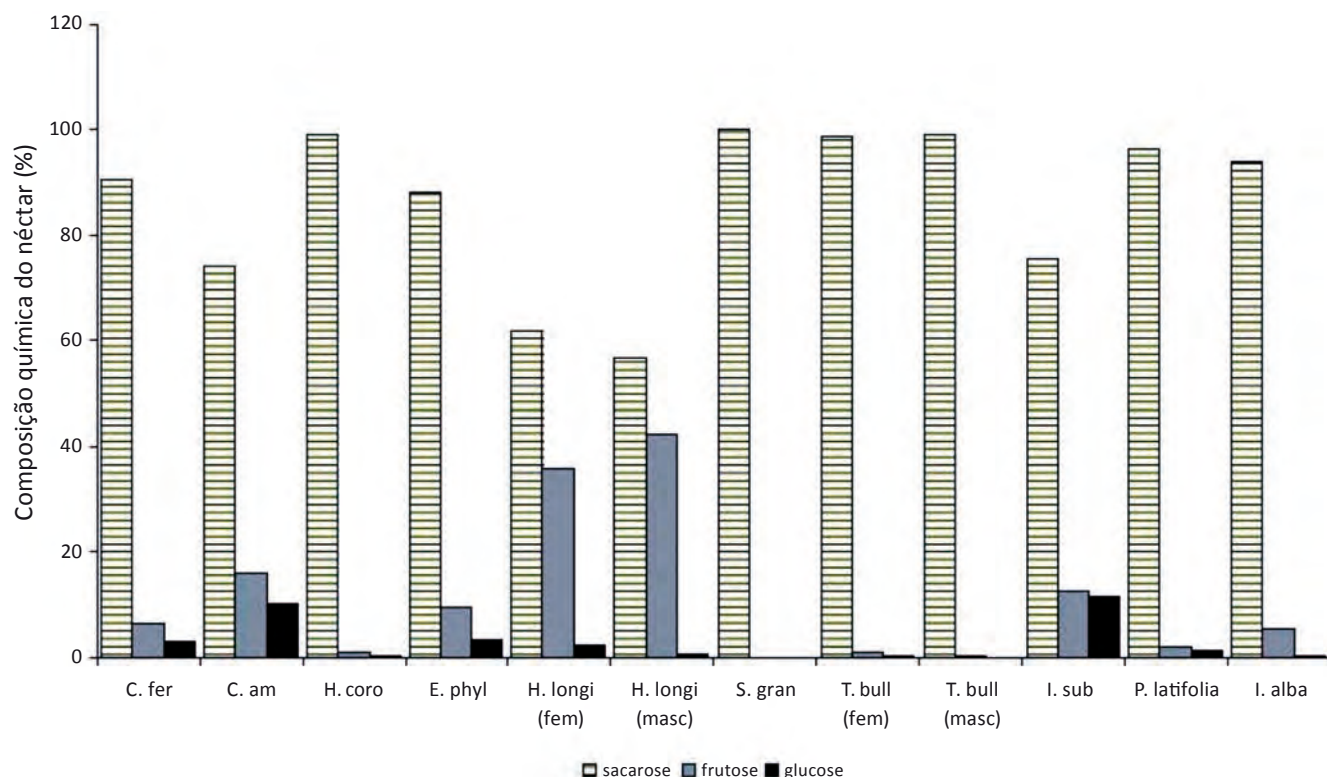


Figura 10.5 Constituição química do néctar secretado em 10 espécies esfingófilas no Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguba (Avila Jr. 2009). C.fer = *Cereus fernambuscensis*; C.am = *Crinum americanum*; H.coro = *Hedychium coronarium*; E.phyl = *Epyphilum phyllanthus*; I. long (fem) = *Isotoma longiflora*, flores em fase feminina; I. longi = *Isotoma longiflora*, flores em fase masculina; S.gran = *Solandra grandiflora*; T.bull (fem) = *Tocoyena bullata*, flores em fase feminina; T.bull (masc) = *Tocoyena bullata*, flores em fase masculina; I.sub = *Inga subnuda* subsp. *lushinatiana*; P.latifolia = *Posoqueria latifolia*; I.alba = *Ipomoea alba*.

dos fenótipos florais e de que, como para os traços morfológicos, tenha ocorrido uma convergência evolutiva de atributos olfatórios de plantas polinizadas pelo mesmo grupo de animais. De fato, a descoberta de compostos odoríferos de estrutura similar em espécies esfingófilas mais ou menos próximas filogeneticamente, e ocorrentes tanto em regiões tropicais quanto em temperadas, sugere que a composição do buquê floral tem sido selecionada de forma difusa, por um grupo específico de polinizadores, com preferências sensoriais similares (Knudsen & Tollsten 1993).

O avanço nas técnicas analíticas de cromatografia gasosa e espectrometria de massa possibilitou

que o odor, como atributo floral, fosse incorporado nos estudos de polinização. As análises químicas mostram que flores esfingófilas emitem predominantemente terpenos (como linalol), benzenoides (como benzoato de metila e acetato de benzila), compostos nitrogenados, jasmonatos, latonas e tiglatos, que, em conjunto, compõem a denominada “imagem floral branca” (Knudsen & Tollsten 1993; Nilsson 1983; Tollsten 1993; Kaiser 1993; Raguso & Pichersky 1995). Vários dos voláteis florais desempenham outras funções que não a reprodutiva, como a de estimular o comportamento alimentar e indicar sítios de postura de ovos. Mesmo que nas duas últimas décadas tenham sido publicados vários estudos com ecologia química, desconhecem-se

ainda as funções exatas do perfume floral. Não se sabe, por exemplo, quais dos seus componentes eliciam respostas comportamentais nos polinizadores e como o conjunto de sinais florais – odor, cor, textura, natureza do néctar – é utilizado pelos animais (Capítulo 19). Para tal, há necessidade primordial de biotestes com componentes específicos do buquê floral.

Quão estreitas são as relações entre esfingídeos e plantas?

Apesar da beleza e conspicuidade dos esfingídeos, levantamentos sistematizados da esfingofauna brasileira são pouco numerosos, em comparação com os de outros polinizadores, como as abelhas. O hábito noturno dessas mariposas e a necessidade de coleta ativa durante toda a noite ou emprego de armadilhas luminosas para sua amostragem dificultam a elaboração de listas de espécies de esfingídeos adultos e plantas associadas. Em uma contagem otimista, há menos de uma dezena desses inventários no Brasil (Darrault & Schlindwein 2002; Duarte Jr. 2006; Amorim 2008; Avila *et al.* 2010; Amorim *et al.* 2013). Já a escassez de informações sobre as relações de larvas com plantas hospedeiras deve-se, sobretudo, à dificuldade de encontrá-las se alimentando nas plantas, seja pela coloração críptica, comportamento de forrageio e/ou pelo curto tempo de atividade dos instares larvais (Moss 1920).

No nível de comunidade, relações esfingídeos-plantas esfingófilas têm sido inferidas a partir da análise do pólen aderido à superfície corpórea de mariposas atraídas às armadilhas luminosas (Haber & Frankie 1989; Darrault & Schlindwein 2002; Alarcón *et al.* 2008; Avila Jr. *et al.* 2010).

Tais estudos indicam o predomínio de relações difusas, mais generalistas entre esfingídeos e plantas, nas quais mariposas de uma espécie associam-se a um número abrangente de espécies de plantas fontes de néctar, não havendo evidências de relações estreitas ou espécie-específicas. No Tabuleiro paraibano, por exemplo, esfingídeos adultos de vinte espécies interagem com pelo menos trinta e seis espécies de plantas fontes de néctar. Indivíduos de uma espécie visitaram entre uma e vinte e três espécies vegetais em busca de alimento (Darrault & Schlindwein 2002). Em um trecho da Floresta Atlântica no Sudeste, sessenta e quatro tipos polínicos foram registrados nas espirotrombas de esfingídeos de quarenta e nove espécies (Avila Jr. *et al.* 2010).

Ainda que generalistas, por 1) transportarem grandes quantidades de pólen em áreas específicas do corpo, como espirotromba, olhos (Singer & Cocucci 1997, Moré *et al.*, 2012) e face ventral das asas (Moré *et al.* 2006); 2) por percorrerem longas distâncias favorecendo a fecundação cruzada de plantas raras ou espaçadas (Miller 1981; Haber & Frankie 1982); e 3) por apresentarem fidelidade floral (Darrault & Schlindwein 2002), esfingídeos são considerados um dos importantes grupos de polinizadores em muitas comunidades vegetais tropicais (Bawa 1990; Oliveira *et al.* 2004).

Apesar das relações no nível das espécies serem razoavelmente generalistas, os sistemas esfingófilos podem ser considerados funcionalmente especializados, uma vez que envolvem plantas com tubos florais ou cálcres extraordinariamente compridos e animais com espirotrombas igualmente longas (Rech & Brito 2012). Nesses casos, a morfologia floral impede a visita de qualquer outro animal que não tenha probóscides extremamente longas e finas. Exemplos extraordinários

dessas relações especializadas são conhecidos em Madagascar e envolvem uma ou poucas espécies de esfingídeos como polinizadores de orquídeas com cálcares de até 43 cm (Nilsson *et al.* 1985; 1992; Nilsson 1988; Wasserthal 1997). A evolução dessas “extravagâncias” morfológicas foram atribuídas por Darwin (1862) e Nilsson (1988; 1998) às pressões seletivas recíprocas exercidas pelos esfingídeos sobre as orquídeas que polinizam e vice-versa. Em um processo coevolutivo, esfingídeos de probóscides mais longas mediariam maior sucesso reprodutivo de orquídeas de cálcares mais longos. Essas, por sua vez apresentariam uma morfologia cada vez mais restritiva a visitas florais e recursos acessíveis apenas aos polinizadores efetivos. De fato, estudos realizados com orquídeas esfingófilas na América do Sul demonstraram que esfingídeos atuam como importantes agentes de seleção sobre a morfologia floral, mediando o aumento do comprimento do tubo floral (Capítulo 16). Como hipótese alternativa à de coevolução, Wasserthal (1997) propôs que espirotrombas extremamente longas agiriam como “órgão” de defesa dos esfingídeos por lhes permitir que, ao sugarem néctar, se mantenham distantes de eventuais predadores de emboscada que capturam visitantes florais.

A oferta e acessibilidade de néctar durante o dia possibilitam que plantas esfingófilas sejam secundariamente polinizadas por visitantes florais de hábito diurno, como borboletas, abelhas, beija-flores e moscas (p. ex., Darrault & Schlindwein 2005; Oliveira *et al.* 2004; Amorim & Oliveira 2006; Neto *et al.* 2007; Avila Jr. & Freitas 2010). Em alguns casos, flores apresentam morfologia, padrões de secreção de néctar e horário de antese que permitem a associação com polinizadores noturnos e diurnos, compondo um sistema misto de polinização em que

ambos os grupos de polinizadores contribuem para a reprodução da planta (Wolf *et al.* 2003; Amorim *et al.* 2013).

Em populações vegetais que diferem quanto aos traços florais, como morfologia da corola e fenologia reprodutiva, polinizadores incidentais que contribuam para o aumento do valor adaptativo da planta podem desempenhar uma pressão evolutiva ao selecionarem características florais que mais se ajustem às suas preferências (Introdução da Seção 3; Stebbins 1970; Aigner 2001). Indivíduos de diferentes populações de *Echinopsis ancistrophora* (Cactaceae) na Argentina, por exemplo, podem variar largamente quanto às suas características florais. Em populações cujos cactos apresentam longos tubos florais, antese noturna e néctar abundante, esfingídeos são os polinizadores mais eficientes. Em populações com flores de corola curta, indivíduos apresentam antese diurna, néctar menos volumoso e são polinizados por abelhas diurnas (Schlumpberger *et al.* 2009).

Exemplos de mecanismos de polinização e sistemas sexuais em espécies esfingófilas

Flores tubulares

Entre as flores esfingófilas com corolas tubulares (infundibuliformes ou hipocrateriformes) há grande variação quanto ao comprimento do tubo, o qual atua fortemente na restrição de acesso ao néctar. Este atributo morfológico foi tema de grande debate sobre o seu papel na evolução de sistemas especializados de polinização (Nilsson 1988). Alguns trabalhos recentes, porém, têm demonstrado a grande frequência de espécies vegetais com flores de comprimentos menores, acessíveis aos esfingídeos

e aos outros grupos de polinizadores. Em uma população de *Nicotiana glauca* (Solanaceae) do sul do Brasil, houve uma forte tendência de diminuição no comprimento das corolas ao longo de dois anos. Além disso, as taxas de sucesso reprodutivo foram maiores nos indivíduos que apresentavam flores em intervalos intermediários de comprimento da corola (Oleques & Avila Jr. 2014), sugerindo a possível ação de esfingídeos com probóscides mais curtas como polinizadores mais efetivos. Tal indício pode ser reflexo de um gradual declínio nos comprimentos de probóscides de esfingídeos em direção a maiores latitudes (Miller 1997).

Mecanismo de “catapulta”

Fritz Muller (1866) observou um interessante mecanismo em flores do gênero *Posoqueria* (Rubiaceae). Nessas flores com longos tubos forais, a zigomorfia é dada pela disposição das anteras excertas, fundidas, posicionadas logo à frente da estreita entrada do tubo. Seu mecanismo de polinização consiste, basicamente, na emissão de uma massa polínica acumulada em um estame central de um conjunto de anteras fusionadas (Fig. 10.6 B). Esse conjunto atua então como uma “catapulta” localizada na entrada do tubo floral, a qual é acionada pelo toque das probóscides dos esfingídeos (Fig. 10.6 A). Após o disparo, a entrada do tubo permanece fechada por parte do filete ejetado para cima (Fig. 10.6 C) (Hallé 1997; Delprete 2009). Em *Posoqueria latifolia* na Floresta Atlântica do sudeste do Brasil, após certo tempo do disparo, a entrada do tubo torna-se novamente acessível pelo rebaixamento do estame anteriormente ejetado para cima. Além disso, há indícios de que a produção de néctar é desencadeada com a ativação desse mecanismo (L. Galletto, obs. pess.), o qual merece observações mais detalhadas.

Anteras versáteis

Algumas espécies esfingófilas apresentam as anteras fixas aos filetes de maneira a possibilitar seu livre movimento de acordo com a movimentação do corpo dos esfingídeos durante o voo adejado em frente às flores. Isso é observado em espécies do gênero *Crinum* (Amaryllidaceae). O longo filete expõe as anteras a uma distância relativamente grande da entrada do tubo da corola infundibuliforme (Fig. 10.7 E). Durante a aproximação das flores, as asas e o corpo dos esfingídeos tocam bruscamente tais anteras, recebendo os grãos de pólen que, posteriormente, são transferidos para outras flores.

Dicogamia e dioícia

Flores de corola hipocrateriforme de diâmetros estreitos podem ser bastante eficientes na restrição do acesso ao néctar. Tal morfologia, porém, pode atuar de maneira negativa sobre o valor adaptativo (*fitness*) dos indivíduos se as partes reprodutivas não apresentarem mecanismos que evitem a autopolinização. Ainda que haja mecanismos genéticos que minimizem tais perdas, como os conhecidos sistemas de autoincompatibilidade homomórficos (Capítulo 3), a obstrução da superfície estigmática com pólen do mesmo indivíduo não viável pode reduzir a área estigmática propícia a receber outro pólen. Neste sentido, a separação temporal das fases masculina e feminina (dicogamia) configura uma estratégia que diminui os prejuízos da autopolinização. É o caso da herbácea ruderal *Isotoma grandiflora* (Campanulaceae), cujas flores apresentam corolas hipocrateriformes, bastante estreitas e protândricas, isto é, a fase masculina antecede a fase feminina. A partir de um mecanismo de “êmbolo”, o estigma ainda não receptivo se alonga por entre as anteras de deiscência voltadas para o interior do tubo, empurrando o pólen para fora num

mecanismo de apresentação secundária. Após dois dias, o estigma torna-se receptivo e amplia a área estigmática a partir da abertura dos dois grandes lobos (Figs. 10.7 A,B).

Em espécies do gênero *Tocoyena* (Rubiaceae), também protândricas, as estruturas reprodutivas são expostas ao mesmo tempo, porém apresentam os lóbulos estigmáticos completamente fechados e com os grãos de pólen já liberados e depositados sobre a face não receptiva do estigma quando da abertura das flores. Novamente, a protrandria gera uma apresentação secundária de pólen, no qual o órgão feminino da flor funciona como um pseudoestame, que harmoniza o sítio de exportação e recepção de pólen, já que o pólen é depositado na mesma posição da flor onde estará, posteriormente, a superfície estigmática receptiva (Figs. 10.7 C,D).

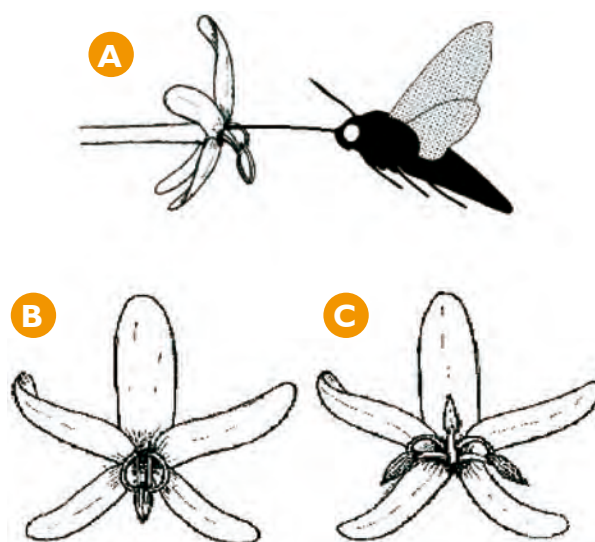


Figura 10.6 Flores de *Posoqueria* (Rubiaceae) apresentam mecanismo de polinização por “catapulta”. (A) Esfingídeo em visita a flores com anteras ainda intactas. (B) Visão frontal da flor com a disposição inicial das anteras antes da visita do polinizador. (C) Vista frontal da flor após visita do esfingídeo. Note que o estame central foi lançado para cima, obstruindo a entrada do tubo da corola (adaptado de Delprete 2009).



Figura 10.7 Fases da dicogamia (protandria) (A-D). (A) Fase masculina em flores de *Isotoma grandiflora* (Campanulaceae). (B) Fase feminina em flores de *Isotoma grandiflora* (Campanulaceae). Note o estigma exposto após crescimento de estilete entre as anteras fusionadas (êmbolo). (C) Fase masculina em flores de *Tocoyena bullata* (Rubiaceae). Note o centro da flor recoberto por pólen indicando mecanismos de apresentação secundária de pólen. (D) Fase feminina em flores de *Tocoyena bullata* (Rubiaceae). (E) Anteras versáteis em *Crinum americanum* (Amaryllidaceae). Fotos: Rubem Avila Jr.

Bawa (1980) relata que existem cerca de 2% de espécies vegetais dioicas e estas estariam associadas preferencialmente a vetores de pólen diversos e não especializados. Porém, no Brasil, reconhecem-se alguns taxa esfingófilos, ou seja, bastante especializados e que são dioicos, como é o caso de *Citharexylum mirianthum* (Verbenaceae) (Rocca & Sazima 2006), *Randia itatiaiae* (Rubiaceae) (Avila Jr. & Freitas 2011), *Amaioua guianensis* (Rubiaceae) (Amorim & Oliveira 2006), e casos mais complexos, como ocorre em *Carica papaya* (Caricaceae).

Plantas esfingófilas no Brasil

Sobretudo a partir da última década, intensificaram-se os esforços em se determinar a distribuição e frequência relativa dos diferentes sistemas de polinização nos ecossistemas brasileiros. Integrados, tais estudos compõem a base para avaliações futuras da manutenção dos sistemas de polinização, bem como da sua função ecológica frente às diferentes alterações das paisagens naturais no Brasil. Os sistemas de polinização são determinados a partir de observações em campo e categorização de atributos florais como cor, tamanho e tipo de recursos oferecidos aos visitantes. Os escassos estudos desta natureza evidenciam que os esfingídeos e outras mariposas polinizam aproximadamente 22% das espécies arbóreas mais comuns nos Cerrados (Oliveira *et al.* 2004) e que os sistemas esfingófilos compõem cerca de 7% dos modos de polinização em trechos da Caatinga (Machado & Lopes 2004), 5% na restinga e 7% em remanescentes de Mata Atlântica nordestina (Kimmel *et al.* 2010). Mas muito pouco se conhece da relação de borboletas e mariposas não-esfingídeos com as flores nativas. Percebe-se aí um campo vasto e aparentemente promissor de estudos para melhorar o entendimento dos sistemas de polinização e dos mecanismos evolutivos em ambientes tropicais.

A partir da análise do pólen depositado no corpo de esfingídeos e de estudos de polinização, foram reconhecidas plantas de pelo menos 137 espécies em 46 famílias relacionadas com esfingídeos no Brasil (atualizado de Avila Jr. *et al.* 2012). Espécies de Fabaceae (15%), Rubiaceae (14%), Apocynaceae (7%), Convolvulaceae (5%), Bromeliaceae (4%) e Malvaceae (4%) englobam mais da metade das espécies vegetais que oferecem néctar para essas mariposas. A síndrome típica de flores brancas, com longos tubos, de fragrância noturna forte e néctar copioso está presente em apenas uma parte das espécies. Algumas flores não apresentam corolas tubulares, não oferecem néctar e produzem odor quase imperceptível. Mesmo assim, horário da antese, coloração e odor das flores em geral são suficientes para separar flores esfingófilas das de outros polinizadores.

Métodos básicos do estudo de polinização de plantas esfingófilas

Captura de esfingídeos

Enquanto a observação de visitantes diurnos pode ser feita diretamente com técnicas usuais, o acompanhamento das interações noturnas entre esfingídeos e plantas é bastante difícil. Assim, obter informações como frequência de visitas e a espécie de esfingídeo visitante depende de ferramentas específicas. A avaliação conjunta da esfingofauna local torna-se premente em estudos de biologia da polinização de espécies esfingófilas. Nas últimas duas décadas, tem crescido o número de estudos sobre comunidades de esfingídeos realizados no Brasil, porém sem necessariamente incluir a relação com a guilda de espécies esfingófilas nos locais de estudo. Estudos que apresentam informações sobre relações entre esfingídeos e plantas esfingófilas têm em comum o emprego de armadilhas luminosas na atração destes insetos.

Esta armadilha consiste no uso de lâmpadas de luz mista (250 W) ou luz negra incidente em superfícies brancas, como panos ou paredes de edificações (Fig. 10.8 A) abastecidas via rede elétrica ou através de geradores elétricos portáteis. Existem ainda alguns relatos de captura de Sphingidae feita com armadilhas tipo “Luiz de Queiroz” (Fig. 10.8 B) em meio seco ou úmido. Neste caso, é conveniente fixar o material coletado em álcool absoluto e no escuro até a montagem e secagem dos mesmos (J.A. Teston, com. pess.). Em meio seco, acopla-se à armadilha um saco contendo um frasco com perfurações na tampa, provido de acetato de etila, em meio a tiras de jornal (Fig. 10.8 B).

Algumas dúvidas ainda existem quanto ao raio de ação destas armadilhas em ambientes com diferentes fisionomias vegetacionais. Tal questionamento é importante, tendo em vista que muitas vezes superestima-se a diversidade local com elementos regionais devido ao grande alcance que o raio de

luz pode ter em ambientes abertos. Após capturados com armadilha luminosa, os espécimes são mortos com injeção de amônia ou acetato de etila na porção ventral do tórax. Normalmente não se utilizam frascos mortíferos, pois a perda de escamas das asas altera substancialmente a sua coloração, dificultando a identificação do animal, tornando isso possível apenas através da análise da genitália. Com os espécimes recém-mortos, algumas importantes variáveis morfológicas podem ser obtidas. Podem-se avaliar, por exemplo, o comprimento da probóscide ou a presença de grão de pólen ou polínias, indicativos das interações estabelecidas pelo inseto.

Montagem do material

Após coletados, os espécimes devem ser montados em esticadores específicos utilizados para lepidópteros. Este equipamento consiste em duas superfícies levemente inclinadas ($\sim 10^\circ$) separadas por uma



Figura 10.8 Isca (A) e armadilha (B) luminosas empregadas na coleta de esfingídeos

canaleta, onde o corpo do animal é fixado. A largura desta canaleta deve ser maior do que a normalmente encontrada para lepidópteros diurnos, visto que os corpos dos esfingídeos são muito mais robustos. As asas posteriores devem estar plenamente à mostra, de maneira a facilitar a observação de coloração ou manchas específicas importantes na identificação. A secagem dos mesmos é feita em estufa a 60°C por dois ou três dias, dependendo do tamanho corporal. Fitas de papel são sobrepostas às asas anteriores e posteriores e fixadas com alfinetes para que as mesmas não se movimentem no processo de secagem. É importante ressaltar o posicionamento destas nos ápices das asas.

Filagens na observação e o uso da palinologia como evidência indireta

A inferência das interações entre plantas e esfingídeos fica bastante comprometida devido às dificuldades de observação à noite. Além disso, lepidópteros noturnos, especialmente esfingídeos, são muito pouco frequentes. Para observação de uma única visita a *Brassavola cebolleta*, Rech *et al.* (2010) fizeram cerca de 200 horas de observação focal. Nesse sentido, duas alternativas podem ser utilizadas para aumentar as chances de observar uma interação ou registrá-la indiretamente: a filmagem noturna e a palinologia. As câmeras filmadoras para registro de visitantes noturnos precisam ter capacidade de filmagem com infravermelho. Com essa técnica é possível aumentar sensivelmente o tempo e o número de indivíduos observados, uma vez que apenas um operador pode gerenciar várias câmeras ao mesmo tempo (Steen & Mundal 2013). Por meio de filmagens em *Platanthera bifolia*, além dos registros dos visitantes, foi também descrito o comportamento dos mesmos, aumentando assim a quantidade e a qualidade dos dados coletados (Steen & Mundal 2013).

A identificação dos grãos de pólen aderidos às diferentes partes do corpo de espécimes capturados pode ser feita em microscopia ótica. Lâminas de pólen são montadas com grãos frescos ou tratados com acetólise. A identificação dos grãos se faz por comparação com lâminas de uma palinoteca de referência local. O emprego da palinologia possibilitou que Haber & Frankie (1989) elaborassem a primeira abordagem da guilda de espécies esfingófilas nos Neotrópicos. No Brasil, a mesma metodologia foi utilizada por Darrault & Schilindwein (2002) em uma região savânica do nordeste, por Amorim (2008), para uma área de cerrado no sudeste e por Avila Jr. *et al.* (2010), em área de Floresta Ombrófila Atlântica no sudeste. A limitação taxonômica na análise polínica tende a subestimar o conjunto de plantas potencialmente visitadas por esfingídeos. Essa limitação pode diminuir à medida que aumenta a qualidade e precisão da palinoteca. Quando a palinoteca é organizada fenologicamente, é possível eliminar espécies de uma dada área cuja floração não ocorreria no período amostrado. No entanto algumas dúvidas sempre permanecerão, pois algumas espécies de Cactaceae, Mimosaceae e Solanaceae, por exemplo, não podem ser identificadas em nível específico, por apresentarem grão de pólen morfológicamente indistinguíveis na microscopia ótica.

Por fim, percebe-se que os estudos com polinização por Lepidoptera na região Neotropical têm um grande potencial para contribuir para o entendimento das relações ecológicas que permeiam a evolução dos mutualismos de polinização. Além disso, o conhecimento geral do sistema permitirá entender o que é necessário para que processo como um todo continue acontecendo. Esse conhecimento se torna ainda mais crítico frente a todas as mudanças naturais e antrópicas que vêm acontecendo. Se estudos mais

amplas abordando as interações esfingídeos-plantas são escassos na região Neotropical, estudos semelhantes abordando as interações borboletas-plantas são praticamente inexistentes, portanto existe uma grande lacuna no que se conhece sobre polinização por borboletas no Brasil e na região Neotropical. Dessa forma, finalizamos apontando a necessidade premente de mais estudos sobre as interações entre lepidópteros e as plantas com as quais interagem no Brasil.

Agradecimentos

Agradecemos aos editores pelo convite para redação do capítulo, à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela bolsa concedida a R.O. e à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) (Proc. 2009/54491-3) e à CAPES, pelas bolsas de estudos concedidas a A.R.R.

Referências bibliográficas

- Adler, L.S. & Bronstein, J.L. 2004. Attracting antagonists: Does floral nectar increase leaf herbivory? **Ecology**, 85, 1519-1526.
- Adler, L.S.; Wink, M.; Distl, M. & Lentz, A.J. 2006. Leaf herbivory and nutrients increase nectar alkaloids. **Ecology Letters**, 9, 960-967.
- Agosta, S.J. & Janzen, D.H. 2005. Body size distribution of large Costa Rican dry Forest moths and the underlying relationship between plant and pollinator morphology. **Oikos**, 108, 183-193.
- Aigner, P. 2001. Optimality modeling and fitness trade-offs : when should plants become pollinator specialists ? **Oikos**, 95, 177-184.
- Alarcón, R., Davidowitz, G., Bronstein, J.L. & Alarcon, R. 2008. Nectar usage in a southern Arizona hawkmoth community. **Ecological Entomology**, 33, 503-509.
- Alexandersson, R. & Johnson, S.D. 2002. Pollinator-mediated selection on flower-tube length in a hawkmoth-pollinated *Gladiolus* (Iridaceae). **Proceedings Biological sciences/ The Royal Society**, 269, 631-6.
- Amorim, F.W. 2008. **A comunidade de esfingídeos (Lepidoptera, Sphingidae) e plantas esfingófilas numa área de Cerrado no sudeste do Brasil: biogeografia e associações mutualísticas**. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Uberlândia, Programa de Pós - Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. 74p.
- Amorim, F. W.; Oliveira, P. E. 2006. Estrutura sexual e ecologia reprodutiva de *Amaioua guianensis* Aubl. (Rubiaceae), uma espécie dióica de formações florestais de cerrado. **Revista Brasileira de Botânica**, 29, 353-362.
- Amorim, F. W.; Galetto, L. & Sazima, M. 2013. Beyond the pollination syndrome: nectar ecology and the role of diurnal and nocturnal pollinators in the reproductive success of *Inga sessilis* (Fabaceae). **Plant biology**, 15, 317-27.
- Andersson, S. & Dobson, H.E.M. 2003. Behavioral foraging responses by the butterfly *Heliconius melpomene* to *Lantana camara* floral scent. **Journal of Chemical Ecology**, 29, 2302-2308.
- Andersson, S.; Nilsson, L.A.; Groth, I. & Bergström, G. 2002. Floral scent in butterfly-pollinated plants: possible convergence in chemical composition. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 140, 129-153.
- Avila Jr., R.S. 2009. **A guilda de plantas esfingófilas e a comunidade de Sphingidae em uma área de Floresta Atlânticas do Sudeste do Brasil**. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Avila Jr., R.S.; Cruz-Barros, M.A.V.; Correa, A.M. & Sazima, M. 2010. Caracterização dos tipos polínicos encontrados em esfingídeos (Lepidoptera, Sphingidae) em Floresta Atlântica do sudeste do Brasil: utilização de técnicas palinológicas no estudo de interações ecológicas. **Revista Brasileira de Botânica**, 33, 415-424.
- Avila Jr., R.S. & Freitas, L. 2011. Frequency of visits and efficiency of pollination by diurnal and nocturnal lepidopterans for the dioecious tree *Randia itatiaiae* (Rubiaceae). **Australia Journal of Botany**, 59, 176-184.
- Avila Jr., R.S. & Oliveira, R.; Pinto, C.E.; Amorin, F.W. & Schlindwein, C. 2012. **Relações entre esfingídeos (Lepidoptera, Sphingidae) e flores no Brasil: panorama e perspectivas de uso de polinizadores**. In: Imperatriz-Fonseca (ed.) *Polinizadores no Brasil*. São Paulo, Edusp.
- Baker, H.G. 1961. The adaptation of flowering plants to crepuscular and nocturnal pollinators. **Quarterly Review of Biology**, 36, 64-73.
- Bawa, K.S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. **Annual Review in Ecology and Systematics**, 11, 15-39.
- Bawa, K. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 21, 399-422.

- Bloch, D.; Werdenberg, N. & Erhardt, A. 2006. Pollination crisis in the butterfly-pollinated wild carnation *Dianthus carthusianorum*? **New Phytologists**, 169, 699-706.
- Brandenburg, A.; Kuhlmeier, C. & Bshary, R. 2012. Hawkmoth pollinators decrease seed set of a low-nectar *Petunia axillaris* line through reduced probing time. **Current Biology**, 22, 1635-1639.
- Brantjes, N.B.M. 1973. Sphingophilous flowers, function of their scent. In: Brantjes, N., (ed.). **Pollination and dispersal**. Nijmegen: Dept. Botany. pp. 27-46.
- Brantjes, N.B.M. 1978. Sensory responses to flowers in night-flying moths. In: Richards, A.J. (ed.). **The pollination of flowers by insects**. London, Academic Press, p. 13-19.
- Chase, M.R.; Moller, C.; Kesseli, R. & Bawa, K.S. 1996. Distant gene flow in tropical trees. **Nature**, 383, 398-399.
- Cruden, R.W. & Hermann-Parker, S.M. 1979. Butterfly pollination of *Caesalpinia pulcherrima* with observations on a psychophilous syndrome. **Journal of Ecology**, 67, 155-168.
- Darrault, R.O. & Schlindwein, C. 2002. Esfingídeos (Lepidoptera, Sphingidae) no Tabuleiro Paraibano, nordeste do Brasil: abundância, riqueza e relação com plantas esfingófilas. **Revista Brasileira de Zoologia**, 19, 429-443.
- Darrault, R.O. & Schlindwein, C. 2005. Limited fruit production in *Hancornia speciosa* (Apocynaceae) and pollination by nocturnal and diurnal insects. **Biotropica**, 37, 381-388.
- Darwin C. 1862. **On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects, and on the good effects of intercrossing**. London, John Murray.
- Delprete, P.G. 2009. Taxonomic History, Morphology, and Reproductive Biology of the Tribe Posoquerieae (Rubiaceae, Ixoroideae). **Annals of Missouri Botanical Garden**, 96, 79-89.
- Detzel, A. & Wink, M. 1993. Attraction, deterrence or intoxication of bees (*Apis mellifera*) by plant allelochemicals. **Chemoecology**, 4, 8-18.
- Dobson, H. 1994. **Floral volatiles in insect biology**. In: Bernays, E. (ed.) *Insect Plant Interactions*. Boca Raton, Florida: CRC Press, vol. 5, p. 47-81.
- Duarte, Jr. J.A. 2006. **Estudos das comunidades de esfingídeos (Lepidoptera, Heterocera) da Mata Atlântica e da Caatinga. Estudos das plantas hospedeiras e esfingófilas da Caatinga**. 2006. 108 pp. Universidade Federal da Paraíba – João Pessoa -PB.
- Eberhard, S.H.; Hrassnigg, N.; Crailsheim, K. & Krenn, H.W. 2007. Evidence of a protease in the saliva of the butterfly *Heliconus melpomene* (L.) (Nymphalidae, Lepidoptera). **Journal of Insect Physiology**, 53, 126-131.
- Faegri K. & van der Pijl L. 1979. **The principles of pollination ecology**. 3rd edition. Oxford, Pergamon Press, 244pp.
- Ghazoul, J. 1997. The pollination and breeding system of *Dipterocarpus obtusifolius* (Dipterocarpaceae) in dry deciduous forests of Thailand. **Journal of Natural History**, 31, 901-916.
- Gilbert, L.E. 1972. Pollen feeding and reproductive biology of *Heliconius* butterflies. **Proceedings of the National Academy of Science**, 69, 1403-1407.
- Gillott, C. 2005. **Entomology**. 3rd edition. Springer, 834pp.
- Goldblatt, P. & Manning, J.C. 2006. Radiation of pollination system in the Iridaceae of Sub-Saharan Africa. **Annals of Botany**, 97, 317-344.
- Goss G.J. & Adams R.M. 1976. The reproductive biology of the epiphytic orchids of Florida IV. Sexually selective attraction of moths to the floral fragrance of *Epidendrum anceps* Jaquin. **American Orchid Society Bulletin**, 45, 997-1001.
- Gregory, D. 1964. Hawkmoth pollination in the genus *Oenothera* II. **Aliso**, 5, 385-419.
- Haber, W.A. 1984. Pollination by Deceit in a Mass-Flowering Tropical Tree *Plumeria rubra* L. (Apocynaceae). **Biotropica**, 16, 269-275.
- Haber, W.A. & Frankie, G.W. 1989. A Tropical Hawkmoth Community : Costa Rican Dry Forest Sphingidae. **Biotropica**, 21, 155-172.
- Haber, W.A., Frankie, G.W. 1982. Pollination of *Luehea* (Tiliaceae) in Costa Rica deciduous forest. **Ecology**, 63, 1740-1750.
- Hallé, F. 1967. Étude biologique et morphologique de la tribu des Gardeniées (Rubiaceae). **Mem. O.R.S.T.O.M.**, 22, 1-146.
- Heinrich, B. 1983. Insect foraging energetic. In: Jones, C.E. & Little, R.J. (eds.) **Handbook of Experimental Pollination Biology**. New York, Van Nostrand Reinhold, 187-214pp.
- Herrera, C.M. 1987. Components of pollinator "quality": comparative analysis of a diverse insect assemblage. **Oikos**, 50, 79-90.
- Holland, N.J. & Fleming, T.H. 2002. Co-pollinators and specialization in the pollinating seed-consumer mutualism between senita cacti and senita moths. **Oecologia**, 133, 534-540.
- Janzen D.H. 1983. Insects. In: Janzen D.H. ed. **Costa Rica natural history**. Chicago and London, Chicago University Press, 619-647.
- Johnson S.D. & Bond W.J. 1994. Red flowers and butterfly pollination in the fynbos of South Africa. In Arianoutsou, M. & Groves, R. (eds.) **Plant Animal Interactions in Mediterranean-type Ecosystems**. Kluwer Academic Press, Dordrecht, pp. 137-148.

- Josens, R.B. & Farina W.M. 2001. Nectar feeding by the hovering hawk moth *Macroglossum stellatarum*: intake rate as a function of viscosity and concentration of sucrose solutions. **Journal of Comparative Physiology A**, 187, 661-665.
- Kaiser, R.A.J. 1993. On the Scent of Orchids. In: Teranishi, R. R.; Buttery, G. & Sugisawa, H. (eds.). **Bioactive Volatile Compounds from Plants**, 525, 18-240.
- Kessler, D. & Baldwin, I.T. 2007. Making sense of nectar scents: The effects of nectar secondary metabolites on floral visitors of *Nicotiana attenuata*. **Plant Journal**, 49, 840-854.
- Kimmel, T.M.; Nascimento, L.M.; Piechowski, D.; Sampaio, E.V.S.; Gottsberger, G. & Rodal, M.J.N. 2010. Pollination and seed dispersal modes of woody species of 12-year-old secondary forest in the Atlantic forest region of Pernambuco, NE Brazil. **Flora**, 205, 540-547.
- Kitching, I.J. & Cadiou, J.M. 2000. **Hawkmoths of the world an annotated and illustrated revisionary checklist (Lepidoptera: Sphingidae)**. New York, Cornell University Press.
- Knudsen, J.T. & Tollsten, L. 1993. Trends in floral scent chemistry in pollination syndromes : floral scent composition in moth- pollinated taxa. **Biological Journal of the Linnean Society**, 113, 263-284.
- Linhart, Y.B. & Mendenhall, J.A. 1977. Pollen dispersal by hawkmoths in a *Lindenia rivalis* population in Belize. **Biotropica**, 9, 143.
- Machado, I.C. & Lopes, A.V. 2004. Floral Traits and pollination systems in the Caatinga, a Brazilian Tropical Dry Forest. **Annals of Botany**, 94, 365-376.
- Madden, A.H. 1944. The external morphology of the adult tobacco hornworm (Lepidoptera, Sphingidae). **Annals of the Entomological Society of America**, 27, 145-160.
- Mevi-Schütz, J. & Herhardt, A. 2005. Amino acids in nectar enhance butterfly fecundity: a long awaited link. **American Naturalists**, 165, 411-419.
- Micheneau, C.; Fournel, J.; Warren, B. H.; Hugel, S.; Gauvin-Bialecki, A.; Paillet, T.; Strasberg, D. & Chase, M. W. 2010. Orthoptera, a new order of pollinator. **Annals of Botany**, 105, 355-364.
- Micheneau, C.; Johnson, S.D. & Fay, M. 2009. Orchid pollination: from Darwin to the present day. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 161, 1-19.
- Miller, R.B. 1981. Hawkmoths and the geographic pattern of floral variation in *Aquilegia caerulea*. **Evolution**, 35, 763-774.
- Miller, W.E. 1997. Diversity and evolution of tongue length in hawkmoths (Sphingidae). **Journal of Lepidopterists Society**, 51, 9-31.
- Moré, M.; Sérsic, A.N. & Cocucci, A.A. 2006. Specialized use of pollen vectors by *Caesalpinia gilliesii*, a legume species with brush-type flowers. **Biological Journal of the Linnean Society**, 88, 579-592.
- Moré, M., Amorim, F. W., Benitez-Vieyra, S., Medina, A. M., Sazima, M. & Cocucci, A. A. 2012. Armament imbalances: match and mismatch in plant-pollinator traits of highly specialized long-spurred orchids. **PLoS ONE** 7: e41878. DOI: 10.1371/journal.pone.0041878.
- Moss, A.M. 1920. Sphingidae of Para. Brasil. Early stages, food plants, habits, etc. **Novitates Zoologicae**, 27, 334-357.
- Müller, F. 1866. Ueber die Befruchtung der *Marta (Posoqueria?) fragrans*. **Botanische Zeitung**, 24, 129-133.
- Neto, O.C.; Valentina, A.; Freitas, D. & Machado, I.C. 2007. Ecologia da Polinização de *Inga striata* (Benth.) (Leguminosae-Mimosoideae) em um remanescente de Mata Atlântica no Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Biociências**, 5, 570-572.
- Nilsson L.A. 1978. Pollination Ecology and adaptation in *Platanthera chlorantha* (Orchidaceae). **Botaniska Notiser**, 131, 35-51.
- Nilsson, L.A. 1983. Processes of isolation and introgressive interplay between *Platanthera bifolia* (L.) Rich. and *P. chlorantha* (Custer) Reichb. (Orchidaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, 87, 325-350.
- Nilsson, L.A. 1988. The evolution of flowers with deep corolla tubes. **Nature**, 334, 147-149.
- Nilsson, L. A.; Jonsson, L.; Rason, L. & Randrianjohany, E. 1985. Monophily and pollination mechanisms in *Angruecum urachnites* Schltr. (Orchidaceae) in a guild of long - tongued hawkmoths (Sphingidae) in Madagascar. **Biological Journal of the Linnean Society**, 26, 1-19.
- Nilsson L.A.; Rabakonandrianina E.; Petterseon B. & Ranaivo J. 1990. "Ixoroid" secondary pollen presentation and pollination by small moths in the Malagasy treelet *Ixora plathyrsa* (Rubiaceae). **Plant Systematics and Evolution**, 170, 161-175.
- Nilsson, L.A.; Rabakonandrianina, E. & Pettersson, B. 1992. Exact tracking of pollen transfer and mating in plants. **Nature**, 360, 666-667.
- Oleques, S.S. & Avila Jr., R.S. 2014. Reproductive outputs to floral trait variation in *Nicotiana alata* Solanaceae) in Southern Brazil. **Plant Systematics and Evolution** (in press).
- Oliveira, P.E.; Gibbs, P.E. & Barbosa, A.A. 2004. Moth pollination of woody species in the Cerrados of Central Brazil : a case of so much owed to so few ? **Plant Systematics and Evolution**, 245, 41-54.
- Pellmyr, O. 2003. Yuccas, yucca moths and coevolution: a review. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, 90, 35-55.

- Penz, C.M. & Krenn, H.W. 2000. Behavioral adaptations to pollen-feeding in *Heliconius* butterflies (Nymphalidae, Heliconiinae): an experiment using Lantana flowers. **Journal of Insects Behavior**, 13, 865-880.
- Pettersson M.W. 1991. Pollination by a guild of fluctuating moth populations: Option for unspecialization in the bladder campion, *Silene vulgaris*. **Journal of Ecology**, 79, 591-604.
- Pinto, C. E., Oliveira, R., Schlindwein, C. 2008. Do consecutive flower visits within a crown diminish fruit set in mass-flowering *Hancornia speciosa* (Apocynaceae)? **Plant Biology** 10: 408-412.
- Pittaway, A.R. 1993. **The hawkmoths of the western Palearctic**, London & Colchester, UK, Harley Books, 240pp.
- Raguso, R.A. 2006. **Experimental manipulations and the interplay of sensory modalities**. p. 297-318. In: Pichersky, E. & Dudareva, N. (eds.) *Biology of floral scent*. Boca Raton, Florida, CRC Press.
- Raguso, R.A. & Picherstky, E. 1994. A day in the life of a linalool molecule: chemical communication in a plant pollinator system. Part 1: Linalool biosynthesis in flowering plants. **Plant Species Biology**, 14, 95-120.
- Raguso, R.A. & Pichersky, E. 1995. Systematics and evolution of floral volatiles from *Clarkia breweri* and *C. concinna* (Onagraceae): recent evolution of floral scent and moth pollination. **Plant Systematics and Evolution**, 194, 55-67.
- Raguso, R.A.; Levin, R. A.; Foose, S. E.; Holmberg, M. W. & McDade, L. A. 2003. Fragrance chemistry, nocturnal rhythms and pollination "syndromes" in *Nicotiana*. **Phytochemistry**, 63, 265-284.
- Raven, P. 1979. A survey of reproductive biology in Onagraceae. **New Zealand J. Bot.**, 17, 575-593.
- Rech, A.R. & Brito, V.L.G. 2012. Mutualismos extremos de polinização: história natural e tendências evolutivas. **Oecologia Australis**, 16, 297-310.
- Rech, A.R.; Rosa, Y.B.C.J. & Manente-Balestieri, F.C.L. 2010. Aspects of the reproductive biology of *Brassavola cebolleta* Rchb.f. (Orchidaceae). **Acta Scientiarum. Biological Sciences (Online)**, 32, 335-341.
- Rocca, M.A. & Sazima, M. 2006. The Dioecious, Sphingophilous Species *Citharexylum myrianthum* (Verbenaceae): Pollination and Visitor Diversity. **Flora**, 201, 440-450.
- Rothschild, W. & Jordan, K. 1903. **Novitates Zoologicae**, 9 (suppl.), 531.
- Rusterholz, H.-P. & Erhardt, A. 2000. Can nectar properties explain sex-specific flower preferences in the Adonis Blue butterfly *Lysandra bellargus*? **Ecological Entomology**, 25, 81-90.
- Sazima M. & Sazima I. 1975. Quiropterofilia em *Lafoensia pacari* St. Hil. (Lythraceae) na Serra do Cipó, Minas Gerais. **Ciência e Cultura**, 27, 405-416.
- Sazima, M. & Sazima I. 1980. Bat visits to *Marcgravia myriostigma* Tr. et Planch. (Marcgraviaceae) in southeastern Brazil. **Flora**, 169, 84-88.
- Sazima, I. & Sazima, M. 1978. Bat pollination of the passion flower, *Passiflora mucronata*, in southeastern Brazil. **Biotropica** 10: 100-109.
- Schlindwein, C.; Darrault, R. O. & Grisi, T. 2004. **Reproductive strategies in two sphingophilous apocynaceous tress attracting pollinators through nectar or deceit**. p. 215-227. In: Proceedings of the 2nd Symposium of the A.F.W. Schimper-Foundation. Stuttgart: Verlag Günter Heimbach.
- Schlumpberger, B.O.; Cocucci, A.; Moré, M.; Sérsic, A.N. & Raguso, R.A. 2009. Extreme variation in floral characters and its consequences for pollinator attraction among populations of an Andean cactus. **Annals of botany**, 103, 1489-500.
- Schreiber, H. 1978. Dispersal centres of Sphingidae (Lepidoptera) in the neotropical region. **Biogeographica**, 10, 195pp.
- Schremmer F. 1941. Sinnesphysiologie und Blumenbesuch des Falters von *Plusia gamma* L. **Zoologischer Jahrbuch**, 74, 375,-434.
- Scoble, M.J. 1992. **The Lepidoptera: Form, function, and diversity**. Oxford, Oxford Univ. Press.
- Sharp, D.N., Lentz-Ronning, A.J., Barron, J. & Adler, L.S. 2009. The effect of larval diet and sex on nectar nicotine feeding preferences in *Manduca sexta* (Lepidoptera: Sphingidae). **Florida Entomologist**, 92, 374-376.
- Silberbauer-Gottsberger, I. & Gottsberger, G. 1975. Über sphingophile Angiospermen Brasiliens. **Plant Systematic and Evolution**, 123, 157-184.
- Silva, W.R. & Sazima, M. 1995. Hawkmoth pollination in *Cereus peruvianus*, a columnar cactus from southeastern Brazil. **Flora**, 190, 339-343.
- Singer, R.B. 2001: Pollination biology of *Habenaria parviflora* in southeastern Brazil. **Darwiniana**, 39, 201-207.
- Singer, R.B. 2002: The pollination biology of *Sauroglossum elatum* Lindl. Moth-pollination and protandry in neotropical Spiranthinae. **Botanical Journal of The Linnean Society**, 138(1), 9-16.
- Singer, R. & Cocucci, A.A. 1997. Eye attached hemipollinaria in the hawkmoth and settling moth pollination of *Habenaria* (Orchidaceae): A study on functional morphology in 5 species from subtropical South America. **Botanica Acta**, 110, 328-337.
- Singer, R.B. & Sazima, M. 2001. Pollination mechanism in three sympatric *Prescottia* (Orchidaceae: Prescottinae) species from Southeastern Brazil. **Annals of Botany**, 88, 999-1005.

- Snodgrass, R.E. 1935 (1993 reprint). **Principles of Insect Morphology**. Ithaca, NY, Cornell University Press.
- Sprengel, C.K. 1793. **Das entdenckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen**. Berlin, Friedrich Vieweg.
- Stebbins, G. 1970. Adaptive Radiation of Reproductive Characteristics in Angiosperms, I : Pollination Mechanisms. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 1, 307-326.
- Steen, R. & Mundal, D. 2013. New video registration of *Autographa pulchrina* (Haworth, 1809) (Lepidoptera, Noctuidae) and *Sphinx pinastri* L., 1758 (Lepidoptera, Sphingidae) pollinating *Platanthera bifolia latiflora* (Orchidaceae) in Norway. **Norwegian Journal of Entomology**, 60, 57-61.
- Stefanescu, C. & Traveset, A. 2009. Factors determining the degree of generalization of flower use by Mediterranean butterflies. **Oikos**, 118, 1109-1117.
- Tinbergen, N., 1958. **Curious Naturalists**. New York, Basic Books, Inc.
- Tollsten, L. 1993. A multivariate approach to post-pollination changes in the floral scent of *Platanthera bifolia* (Orchidaceae). **Nordic Journal of Botany**, 13, 495-499.
- Tudor, O.; Dennis, R.L.H.; Greatorex-Davies, J.N & Sparks, T.H. 2004. Flower preference of woodland butterflies in the UK: nectaring specialists are species of conservation concern. **Biological Conservation**, 119, 397-403.
- Vogel, S. 1954. **Blütenbiologische Typen als Elemente der Sippengliederung**. Fischer, Jena.
- Waser, N. 1982. A comparison of the distance flown by different visitors to a flower of the same species. **Oecologia**, 55, 251-257.
- Wasserthal L.T. 1997. The pollinators of the malagasy star orchids *Anagraecum sesquipedale*, *A. sororium* and *A. compactum* and the evolution of extremely long spurs by pollinator shift. **Botanica Acta**, 110, 343-359.
- Wiklund, C.; Eriksson, T. & Lundberg, H. 1979. The wood white butterfly *Leptidea sinapis* and its nectar plants: a case of mutualism or parasitism? **Oikos**, 33, 358-362.
- Willmer, P. 2011. **Pollination and floral ecology**. New Jersey, Princeton University Press, 778p.
- Wolff D.; Braun M. & Liede S. 2003. Nocturnal versus diurnal pollination success in *Iseria laevis* (Rubiaceae): a sphingophilous plant visited by hummingbirds. **Plant Biology**, 5, 71-78.



Foto: Hipólito Paulino-Neto

* Capítulo 11 *

Polinização por besouros

Hipólito Ferreira Paulino-Neto

Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto (FFCLRP), Universidade de São Paulo (USP).
e-mail: hipolitopaulino@gmail.com

Coleópteros constituem o maior e mais diverso grupo de insetos, correspondendo a 42% das espécies existentes e ocorrem em praticamente todos os ecossistemas terrestres. Nesse capítulo apresento e discuto a polinização por besouros. Essa forma de polinização apresenta vários níveis de especialização, indo desde os altamente específicos, nos quais uma única espécie de besouro constitui o principal polinizador, passando por sistemas nos quais várias espécies, gêneros ou mesmo famílias são polinizadores efetivos, chegando naqueles sistemas nos quais ocorre polinização mista envolvendo outros grupos de insetos. Em geral flores polinizadas por besouros apresentam características tais como pétalas carnosas, maciças, nutritivas, com capacidade de produzir calor, além de serem predominantemente hermafroditas, protogínicas e autocompatíveis. Algumas espécies apresentam câmaras florais, nas quais polinizadores se refugiam de inimigos naturais, chuva, frio, local para cópula, oviposição e fonte de recurso alimentar. Os principais besouros polinizadores pertencem às famílias Scarabaeidae, Nitidulidae, Staphilinidae e Curculionidae, mas Chrysomelidae e Tenebrionidae também são representativos. Finalmente, em sistemas em que os besouros polinizadores ovipositam nas flores enquanto as polinizam, pouco se sabe sobre a capacidade de a planta estabelecer mecanismos que limitem a superexploração, tais como ocorre em figueiras ou yuccas. Inúmeros aspectos ecológicos e evolutivos tornam a polinização por besouros uma avenida aberta para estudos futuros que busquem compreender melhor a biologia dessa interessante interação ecológica.

Os besouros

Os coleópteros, popularmente denominados besouros, são facilmente distinguidos dos demais insetos por apresentarem um rígido exoesqueleto e o primeiro par de asas (élitros) esclerotizadas, tornando-as muito resistentes (Lawrence 1991; Gallo *et al.* 2002). Os coleópteros constituem o maior e mais diversificado grupo entre os insetos e, destes, correspondem a cerca de 350 mil espécies, ou seja, aproximadamente 42% de todas as espécies já catalogadas (Lawrence 1991; Gallo *et al.* 2002). Como resultado de tamanha diversidade, apresentam os mais variados tamanhos, formas, cores, hábitos e, conseqüentemente, ocupam os mais variados nichos ecológicos em praticamente todos os tipos de *habitats* (Lawrence 1991; Gallo *et al.* 2002; Maia *et al.* 2012), podendo as larvas e os adultos serem detritívoros, auxiliando na decomposição de troncos de árvores (Paulino-Neto 2004; Romero *et al.* 2005; Paulino-Neto *et al.* 2006; Gossner *et al.* 2013; Flaherty *et al.* 2013). Os besouros podem ser herbívoros e se alimentar de inúmeras partes das plantas, como raízes, caule, folhas, flores (Franz & Valente 2005; Paulino-Neto & Teixeira 2006; Paulino-Neto *et al.* 2006; Cardel & Koptur 2010; Theis & Adler 2012), frutos e, mais especificamente, sementes (Klimeš & Saska 2010), ou ainda podem ser minadores (Marinoni *et al.* 2001). Como herbívoros, podem ser importantes no controle populacional da planta hospedeira e, portanto, contribuem para manutenção da diversidade de plantas (Crawley 1989; Sullivan 2003; Paulino-Neto 2004; Paulino-Neto *et al.* 2005; Romero *et al.* 2005).

Besouros fitófagos normalmente são especialistas e considerados pragas de culturas de grande importância para alimentação humana, pois muitas vezes causam grandes prejuízos econômicos por todo o mundo; esses besouros são representados principalmente pela

família Curculionidae (maior família entre os besouros), cujas espécies são essencialmente fitófagas (Marinoni *et al.* 2001). Curculionídeos podem ser pragas importantes, que causam sérios prejuízos à atividade agrícola, como o bicudo-do algodoeiro, a broca-da-estirpe-do-coqueiro e o bicudo-das-palmeiras, que são pragas de palmeiras (Jordão & Silva 2006). Há também muitas espécies fungívoras alimentando-se de hifas de fungos (Marinoni *et al.* 2001). Por outro lado, coleópteros podem ser carnívoros e predadores importantes de outras espécies de insetos. Um grupo importante nesse sentido são os Coccinellidae, conhecidos como joaninhas, que, por serem predadores vorazes, são utilizados como agentes de controle biológico para importantes pragas agrícolas como ácaros e insetos sugadores (cochonilhas, moscas brancas, pulgões, entre outros) (Bento *et al.* 2000; Furlong *et al.* 2004). Adicionalmente, há também espécies que promovem a dispersão de sementes, contribuindo para o estabelecimento de novas plântulas nas florestas e outras fitofisionomias (Koike *et al.* 2012; Pérez-Ramos 2013).

Finalmente, há uma grande variedade de espécies de coleópteros que promovem a transferência de pólen entre flores da mesma espécie, promovendo, assim, a polinização, subsequente produção de frutos e/ou sementes, o que favorece a manutenção da variabilidade genética. A polinização por besouros, também denominada de cantarofilia, ocorre nas mais variadas espécies de plantas, pertencentes às mais variadas famílias em regiões temperadas e principalmente nos trópicos (Faegri & van der Pijl 1980; Gottsberger 1989a; Bernhardt 2000; Gottsberger 2012). Em certas comunidades tropicais, mais de um quarto das espécies de plantas é predominantemente cantarófila (Bawa 1990). De acordo com Bernhardt (2000), mais de cento e oitenta e quatro espécies de angiospermas são polinizadas quase exclusivamente por besouros.

Entretanto poucas famílias apresentam a cantarofilia como modo principal ou exclusivo de polinização (Bernhardt 2000), a exemplo de Annonaceae, representada por annona ou condessa (*Annona reticulata* L.), fruta-do-conde, graviola (*A. muricata* L.), marolo, também conhecido por araticum ou pinha-do-cerrado (*A. crassiflora*) e pinha (*A. squamosa* L.), cherimoia (*A. cherimoia* Mill.) (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006; Maia *et al.* 2012), além de Araceae (p. ex.: *Philodendron bipinnatifidum*, *P. sel-loum*, Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006) e Arecaceae (ex: *Geonoma macrostachys*, Knudsen 2002; *Astrocaryum vulgare*, Oliveira *et al.* 2003; *Attalea funifera*, Maia *et al.* 2012), nas quais os besouros são os principais e/ou mais eficientes polinizadores de inúmeras, senão da maioria, de suas espécies. A denominação “cantarofilia” teve origem ao se associar besouros antófilos (que se alimentam sobre as flores) pertencentes à família Cantharidae com o ato de “polinizar”. Curiosamente, a maioria dos besouros desta família não é considerada polinizadora, por este motivo, muitos pesquisadores preferem utilizar o termo “polinização por besouros” ao invés de “cantarofilia”, de modo que as plantas são “polinizadas por besouros” ao invés de “cantarófilas”.

Há uma grande diversidade de besouros polinizadores, com destaque para algumas famílias: Scarabaeidae, Nitidulidae, Staphilinidae, Curculionidae, Chrysomelidae e Tenebrionidae (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006; Gottsberger 2012). Segundo Paulino-Neto (2009), a quantidade de besouros em uma inflorescência de *Attalea geraensis* Barb. Rodr. pode superar 1.500 indivíduos de inúmeras espécies, sendo que algumas sequer foram descritas. Visitando a inflorescência de *Attalea microcarpa*, Mart, KÜchmeister *et al.* (1998) registraram um montante de até 60 mil besouros (Figs. 11.1 A,B).

Besouros Scarabaeidae são visitantes florais exclusivos ou parciais de mais de 47% ($n = 14$) das 34 famílias de plantas revisadas por Bernhardt (2000). Por outro lado, vinte e duas famílias de plantas, compreendendo noventa e oito espécies pertencentes a quarenta gêneros, são polinizadas mutuamente tanto por besouros quanto por outros grupos de animais (Bernhardt 2000). Entre os escarabeídeos, os grandes besouros Dynastidae, pertencentes a *Cyclocephala*, constituem os principais polinizadores de flores grandes de anonáceas, como de *Annona* spp. (Gottsberger 1989a, b; 1999; Silberbauer-Gottsberger *et al.* 2003; Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006; Paulino-Neto & Oliveira 2006; Gottsberger 2012; Maia *et al.* 2012; Paulino-Neto, 2014; Fig. 11.1 C), magnoliáceas, como *Magnolia* (Dieringer & Espinosa S. 1994; Dieringer *et al.* 1999; Seymour *et al.* 2010; Gottsberger *et al.* 2012), inúmeras espécies de Araceae, principalmente dos gêneros *Philodendron* e *Xanthosoma* (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006; Maia *et al.* 2012; Gottsberger *et al.* 2013; Paulino-Neto, 2014), e várias espécies de palmeiras (Silberbauer-Gottsberger 1990; KÜchmeister *et al.* 1998; Maia *et al.* 2012; Fig. 11.1 D).

Flores polinizadas por *Cyclocephala*, em geral, são robustas e apresentam antese noturna, termogênese, grandes câmaras florais e, muitas vezes, emitem forte odor, similar à fruta madura, como *Annona aurantiaca* Barb. Rodr., *A. coriacea* Mart., *A. cornifolia* St. Hil., *A. crassiflora* Mart., *A. dioica* St. Hil., *A. malmeana* R.E. Fr., *A. monticola* Mart., *A. muricata* L., *A. tomentosa* R.E. Fr., *A. warmingiana* Mello-Silva & Pirani (Gottsberger 1989a, b; 1999; Dieringer & Espinosa S. 1994; Dieringer *et al.* 1999; Silberbauer-Gottsberger *et al.* 2003; Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006; Paulino-Neto & Oliveira 2006; Gottsberger 2012; Maia *et al.* 2012), *Duguetia lanceolata* (Paulino-Neto *et al.* em preparação), *Duguetia riparia* e *D. ulei*

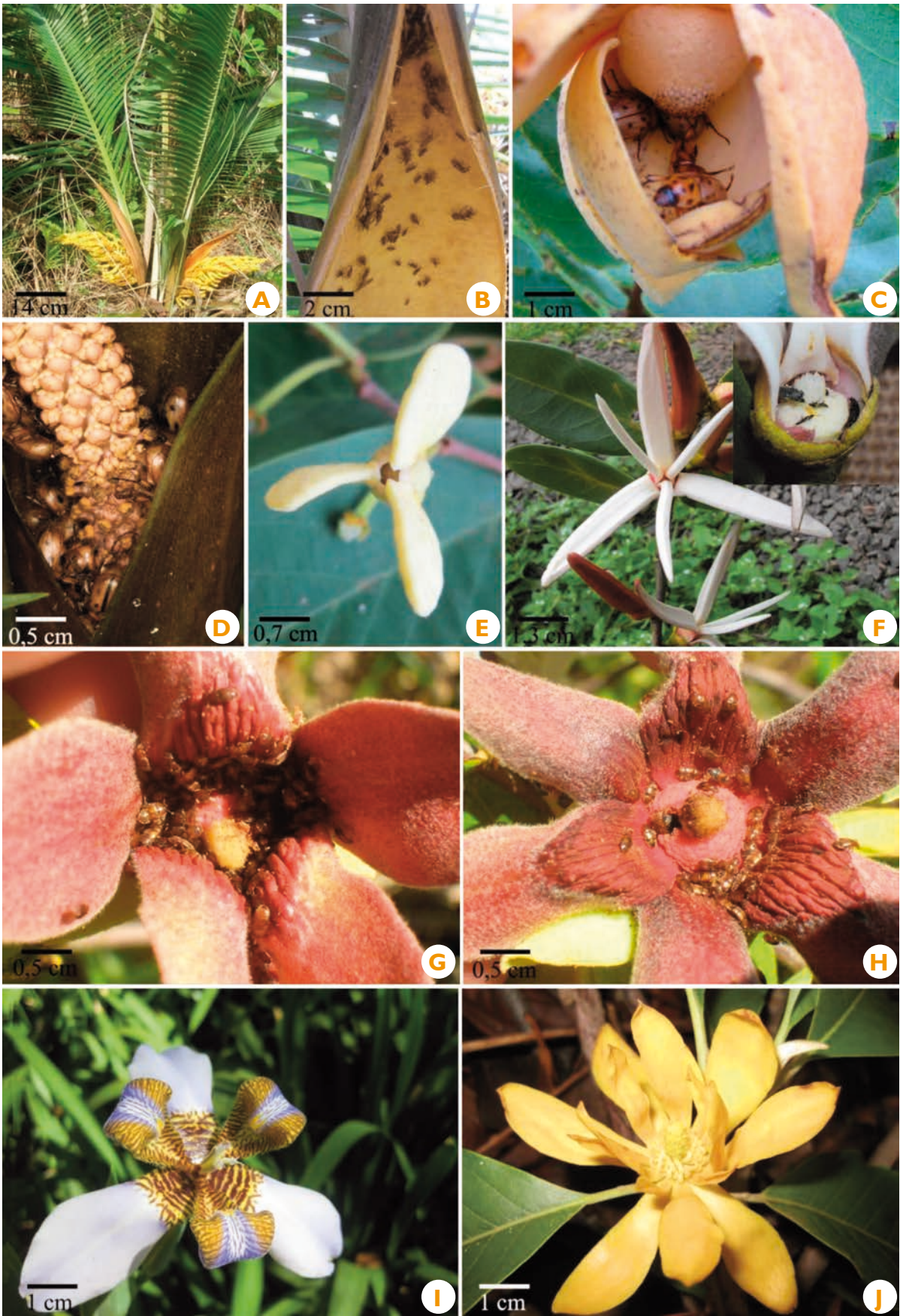


Figura 11.1 (A) Indivíduo florido da palmeira de cerrado *Attalea geraensis* (Arecaceae). (B) Espata de inflorescência de *A. geraensis* abrigando centenas de besouros de diversas espécies, gêneros e famílias, mas predominantemente Curculionidae. (C) Flor em fase feminina de *Annona coriacea* (Annonaceae) com vários carpelos e inúmeros estames e uma pétala externa e outra interna, manualmente afastadas para melhor visualização da câmara floral, contendo em seu interior besouros *Cyclocephala* sp. (Dynastidae: Scarabaeidae). (D) Coleóptero dinastídeo *Cyclocephala cearae* Höhne (1923; Scarabaeidae) em inflorescência de *Taccarum ulei* Engl. & K. Krause (Araceae; foto Clemens Schindwein). (E) Flor de *Rollinia sylvatica* (A. St.-Hil.) Martius apresentando câmara floral adaptada à visitação de pequenos besouros Nitidulidae. (F) Flor funcionalmente feminina de *Xylopia aromática* (Annonaceae) exibindo entrada para acesso à pequena câmara floral contendo besouros *Cillaeus* (Nitidulidae) e tripes (Thysanoptera) e exsudado viscoso e brilhante sobre estigmas. (G) Flor de *Duguetia furfuracea* (Annonaceae) em função feminina com câmara floral repleta de besouros nitidulídeos e carpelos com pólen depositado sobre estigmas. (H) Câmara floral em fase feminina de *D. furfuracea* (Annonaceae) contendo vários besouros polinizadores pertencentes à família Nitidulidae e um único besouro florívoro Curculionidae posicionado entre os estames para ter acesso ao ovário e consumir óvulos. (I) Flor de *Neomarica caerulea* (Ker Gawl.) Sprague (Iridaceae), exemplificando espécies cantarófilas que exibem padrão de flores modo “tigela pintada”. (J) Flor de *Magnolia champaca* L. (Magnoliaceae) exibindo câmara floral, muitos carpelos e estames. Obs.: Para visualizar melhor o interior da câmara floral e besouros visitantes, as pétalas externas e/ou internas de algumas espécies foram afastadas manualmente ou removidas.

(Webber 1996; Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006; Goodrich 2012) e *Cymbopetalum* (Webber 1996), entre outras (Fig. 11.1 C). Mas é importante dizer que muitas espécies cantarófilas não são polinizadas exclusivamente por besouros, apresentando polinização mista, principalmente em espécies de Araceae e Arecaceae, as quais comumente são visitadas por grande número de abelhas (Henderson 1986; Barfod *et al.* 2011). Entre os mais diversos modos de polinização em palmeiras, há casos como o de *Mauritia flexuosa* L. F., na qual coleópteros de diversas famílias visitam suas flores abundante e frequentemente, mas, como não são mais eficientes que o vento na transferência de pólen, essa espécie é considerada anemófila (Khorsand Rosa & Koptur 2013). No entanto, a anemofilia em *M. flexuosa* parece ser algo pontual e provavelmente algum problema de *deficit* ou ausência de polinizadores neste local onde o estudo de Khorsand Rosa & Koptur (2013) foi realizado, pois vários outros estudos em diferentes locais e períodos registraram que a espécie é polinizada por besouros.

O primeiro estudo integrando todos os aspectos da biologia reprodutiva e ecologia da polinização em

M. flexuosa foi realizado por Núñez e também publicado em 2013. Este consiste em um estudo completo e muito detalhado abordando morfologia floral, biologia floral, fenologia reprodutiva, aromas florais, sistema reprodutivo e visitantes florais, teste de polinização pelo vento e eficiência reprodutiva, além de mostrar de forma clara e definitiva que *M. flexuosa* é uma espécie cantarófila e polinizada eficientemente por besouros *Mystrops dalmasi* (Nitidulidae, Coleoptera), responsáveis por 91% do pólen depositado sobre os estigmas. Núñez e Carreño (2013) também verificaram de forma conclusiva que a espécie é dioica e que não produz frutos por apomixia, não pode ser polinizada pelo vento, devendo ser considerada uma palmeira estritamente xenogâmica, dependente de polinização cruzada e de insetos polinizadores para o transporte de pólen. No caso, estritamente dependente da polinização por seu principal polinizador *M. dalmasi*, o qual também é estritamente dependente de *M. flexuosa*, da qual obtém seu principal recurso alimentar, o pólen, e serve como local para cópula, abrigo e local de desenvolvimento de suas larvas. Dispersão de pólen pelo vento ocorre, mas a maioria

não é dispersa a distâncias superiores a 1 metro em relação às inflorescências masculinas. O pólen ainda é apresentado em estruturas denominadas polenkit, o que torna a anemofilia ainda mais improvável. Assim, o estudo de Núñez e Carreño (2013) confirma os resultados de Storti (1993), que sugere que besouros seriam possíveis polinizadores de *M. flexuosa*, sem ter testado sua eficiência como polinizadores, apenas com base nos registros de visitas florais. No entanto uma grande revisão da literatura realizada por Henderson (1986) aponta que, ao contrário do que se imaginava até cerca de vinte e cinco anos atrás, as palmeiras não são predominantemente polinizadas pelo vento, mas principalmente por insetos, e as síndromes que mais se destacam são a cantarofilia (polinização por besouros), a melitofilia (polinização por abelhas) e a miofilia (polinização por moscas).

Uma nova revisão feita por Barfod *et al.* (2011) reafirmando os dados de Henderson (1986) de que os principais polinizadores das palmeiras são, sim, insetos, em que 29% das espécies são cantarófilas; 26%, melitófilas; 8%, miófilas; 7%, anemófilas; e somente 3% polinizadas por mamíferos. Mas cerca de 20% das espécies de palmeiras são efetivamente polinizadas por vários grupos de insetos, caracterizando uma polinização mista. E, finalmente, em 9% das palmeiras ocorre polinização mista entre insetos e vento. Em adição, há registros de casos curiosos de polinização em palmeiras, tal como quiropterofilia (morcegos). No entanto, estudos mais detalhados devem ser conduzidos para verificar a verdadeira contribuição de cada visitante floral e sua eficiência em polinizar nos sistemas de polinização mistos, em especial as palmeiras, pois as abelhas tendem a visitar flores ou inflorescências essencialmente para coleta de pólen. Já besouros permanecem nas flores ou inflorescências todo o tempo em que são mantidas funcionais, tanto na fase funcionalmente feminina, quanto na masculina.

A diversidade da polinização por besouros Scarabaeidae pode ser vista pela recente descrição de orquídeas polinizadas por besouros pertencentes à subfamília Cetonidae na Argentina e na África do Sul. Singer & Cocucci (1997) verificaram que, na Argentina, *Pteroglossaspis ruwenzoriensis* (Rendle) Rolfe é polinizada por *Euphora lurida* Fabricius (1775) (Scarabaeidae). Já entre exemplos de orquídeas sul-africanas cantarófilas podem-se destacar espécies polinizadas por besouros Cetonidae (Scarabaeidae), como *Satyrium trinerve* Lindl., polinizada por *Atrichelaphinus tigrina* (Johnson *et al.* 2011), *Satyrium microrrhynchum* Schltr., também polinizada por *A. tigrina* (Johnson *et al.* 2007), *Eulophia ensata* Lindl., polinizada simultaneamente por *Cytothyrea marginalis*, *A. tigrina*, *Leucocelis* cf. *amethystina* Mac Leay (1938) e *Allodape rufogastia* (Peter & Johnson 2009), e, finalmente, *Eulophia welhwitschii* (Rchb. f.) Rolfe, também polinizada por *A. tigrina* e *Leucocelis* cf. *amethystina* Macleay (1838) (Peter & Johnson 2006; 2009; Johnson *et al.* 2011). Há também *Ceratandra grandiflora* Lindl., orquídea polinizada por escarabeídeo da subfamília Rutelinae (Steiner 1998), além de orquídeas polinizadas por besouros de outras famílias como *Eulophia foliosa* (Lindl.) Bolus, que é polinizada exclusivamente por *Cardiophorus obliquemaculatus* (Elateridae; Peter & Johnson 2006).

Já besouros Nitidulidae, com cerca de 3 mil espécies (Barfod *et al.* 2011), são os principais polinizadores de anonáceas que possuem flores pequenas como algumas *Annona* (e.g., *Annona squamosa* L., Kill & Costa 2003), espécies de *Anaxagorea*, *Cardiopetalum*, *Duguetia*, *Guatteria*, *Oxandra*, *Rollinia* e *Xylopia* (Gottsberger 1970; 1999; Webber & Gottsberger 1995; Webber 1996; Jürgens *et al.* 2000; Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006; Paulino-Neto 2009; Silva & Domingues Neta 2010; Gottsberger 2012; Figs. 11.1 E,F). Nitidulídeos também estão entre

os polinizadores de várias espécies de palmeiras (Küchmeister *et al.* 1998; Barfod *et al.* 2011; Maia *et al.* 2012), aráceas e são polinizadores exclusivos de ciclantáceas (Maia *et al.* 2012). Recentemente, Teichert *et al.* (2012) descobriram o primeiro caso de saprocanitarofilia em anonáceas, mais especificamente em *Duguetia cadaverica*. Nesta síndrome as flores de *D. cadaverica* são produzidas no solo ou próximo a ele, mimetizando corpos de frutificação do fungo Phallales, e emitem cheiros contendo compostos presentes em fungos, os quais atraem moscas. Estas flores também apresentam características encontradas em espécies cantarófilas, como presença de câmara floral e termogênese. Neste extraordinário e raro sistema, flores atraem e são polinizadas tanto por besouros nitidulídeos como por moscas.

Staphilinidae, família com aproximadamente 46 mil espécies (Barfod *et al.* 2011), também são efetivos e os principais polinizadores de espécies de outros gêneros de Annonaceae que possuem câmaras florais pequenas em relação às flores do gênero *Annona*, como *Anaxagorea*, *Rollinia*, *Oxandra* e *Xylopia* (Gottsberger 1993; 1994; 1999; Webber 1996; Jürgens *et al.* 2000; Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006; Gottsberger 2012; Maia *et al.* 2012; Paulino-Neto *et al.* em preparação) e, ocasionalmente, palmeiras (Küchmeister *et al.* 1998) (Fig. 11.1 F).

Curculionidae é a maior família entre os besouros, com aproximadamente 48 mil espécies (Barfod *et al.* 2011), e está entre os principais polinizadores de palmeiras (Küchmeister *et al.* 1998; Barfod *et al.* 2011; Maia *et al.* 2012) e de várias anonáceas, como *Duguetia furfuracea* (A. St.-Hil.) Benth. & Hook. f. e *Xylopia championii* Hook. f. & Thomson (Ratnayake *et al.* 2007; Fig. 11.1 B). Entretanto, segundo Paulino-Neto (2009) e Paulino-Neto *et al.* (dados não publicados), curculionídeos considerados polinizadores

de *D. furfuracea* são, na verdade, de acordo com o comportamento apresentado, florívoros que penetram no interior da câmara floral continuam a perfuração do ovário e consomem óvulos e/ou ovipõem dentro do ovário, causando alta taxa de abortos ou prejudicando o desenvolvimento dos frutos que não completam seu desenvolvimento, tornam-se secos, e têm as sementes predadas (Fig. 11.1 H). Comportamento similar foi observado pelo curculionídeo *Conotrachelus* sp., considerado florívoro de *A. dioica* na região da Nhecolândia, Pantanal brasileiro. Fato interessante foi observado neste último sistema de polinização, pois não foi registrado besouro Scarabaeidae, do gênero *Cyclocephala*, considerado principal polinizador para esta espécie, sendo observado somente *Conotrachelus* sp. como visitante floral. Esta anonácea apresenta a proporção de indivíduos que produzem somente flores masculinas (estaminadas) em relação a indivíduos apresentando flores hermafroditas de 2:1. Os curculionídeos predam, nesse caso, principalmente indivíduos hermafroditas, danificando o gineceu de cerca 42% das flores produzidas, o que afeta diretamente o sucesso reprodutivo da população local e diminui consideravelmente a produção de frutos, apreciados por humanos e utilizados como recurso alimentar pela fauna da região (Paulino-Neto & Teixeira 2006). Portanto, futuros estudos devem focar mais atenção na real função ecológica de besouros curculionídeos em espécies cantarófilas, pois provavelmente a maioria das espécies é florívora e pouco contribui para a polinização (Rech *et al.* 2011).

Coleópteros Chrysomelidae são comumente registrados como polinizadores de algumas espécies de *Annona*, entre elas *A. sericea* Dunal, *A. glabra* L., *A. muricata* L. (Webber 1981; Falcão *et al.* 1982; Gottsberger 1988), *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. e *X. brasiliensis* Sprengel (Andrade *et al.* 1996), e menos frequentemente de algumas espécies de areáceas

(Küchmeister *et al.* 1998). Em adição, Tenebrionidae são polinizadores de espécies do gênero *Duguetia* (Silva & Domingues Neta 2010).

Ecologia evolutiva: origem da cantarofilia

Os coleópteros são um dos grupos mais antigos entre os insetos, apresentando, entre os invertebrados, a maior diversidade de espécies (Gottsberger 1989a), bem como de hábitos, e, conseqüentemente, ocupam grande número de guildas (Lawrence 1991; Gallo *et al.* 2002; Maia *et al.* 2012). Besouros apresentam interações com flores de angiospermas desde sua origem e início da diversificação, ocorrida na segunda metade do Cretáceo, há 90-100 milhões de anos (Friis & Crepet 1987; Proctor *et al.* 1996; Bernhardt 2000), portanto o estudo de sistemas de polinização envolvendo besouros é fundamental para compreender melhor a origem e a evolução das angiospermas (Gottsberger 1977; Bernhardt 2000).

Segundo Bernhardt (2000), ao contrário do que se imaginava, é bem provável que os besouros não tenham sido os primeiros polinizadores das angiospermas, pois recentes estudos encontraram fósseis de moscas datados do final do período Jurássico e fóssil de abelha ancestral de Halictidae como possuindo mais de 220 milhões. Assim, tanto moscas quanto abelhas surgiram anteriormente aos coleópteros e, conseqüentemente, consistiram nos primeiros insetos polinizadores de angiospermas. Adicionalmente, as primeiras flores a surgirem apresentavam sistema de polinização generalista semelhante ao que ocorre em famílias contemporâneas, como Myristicaceae e Winteraceae. Entretanto é muito provável que a polinização por besouros tenha sido um dos primeiros modos de especialização floral e derivada

de um ancestral entomófilo generalista (Bernhardt 2000). Assim, tamanha diversidade é explicada por sua longa história evolutiva e inúmeras interações interespecíficas com plantas e animais, sendo algumas de alta especificidade (Gottsberger 1989a; Bernhardt 2000; Franz & Valente 2005; Paulino-Neto 2009).

A polinização por besouros é um caráter plesiomórfico tanto em Annonaceae quanto em *Anaxagorea* (Gottsberger 2012), gênero este classicamente pertencente às anonáceas, mas que recentes estudos cladísticos morfológicos e moleculares o têm apontado como grupo irmão (Sauquet *et al.* 2003; Richardson *et al.* 2004; Scharaschkin & Doyle 2006). Para ambos os grupos alguns caracteres plesiomórficos associados à cantarofilia, como pétalas grossas e carnosas, escudos conectivos achatados e esclerificados ou dicogamia protogínica, se mantêm nos membros de toda a família, inclusive nas espécies não cantarófilas, que podem reter pelo menos uma destas características mencionadas (Gottsberger 2012).

Adicionalmente, a maioria das espécies cantarófilas é dicogâmica protogínica (Gottsberger 1994; Bernhardt 2000; Kiill & Costa 2003; Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006; Endress 2010; Silva & Domingues Neta 2010; Gottsberger 2012; Figs. 11.1 C,F,G). Segundo Endress (2010), quase todas as espécies dicogâmicas de angiospermas basais são protogínicas e tudo indica que essa seja uma condição ancestral para angiospermas. Por outro lado, protândria é comum em espécies polinizadas por abelhas e borboletas. Contudo algumas espécies de angiospermas basais podem apresentar sobreposição das fases masculina e feminina tanto para espécies protândricas (Endress 1994) quanto para protogínicas (Norman 2003; Paulino-Neto 2009; Gottsberger 2012; Paulino-Neto *et al.* em preparação).

Adaptações à polinização por besouros

Entre as principais adaptações à cantarofilia destaca-se a morfologia floral, a qual pode ser resumida em quatro formas florais básicas, embora algumas características possam se sobrepor. As quatro formas florais são “píncel”, “bilabiada”, “tigela pintada” e “câmara floral”. Entre os quatro modos de apresentação floral, os menos comuns são “píncel” e “bilabiada”. O modo “flor em píncel”, comum entre palmeiras (Arecaceae), consiste geralmente em muitas flores pequenas e unissexuais com perianto reduzido ou ausente e destituídas de brácteas que encobrem e/ou envolvem as anteras deiscuentes e estigmas receptivos (Fig. 11.1 A). Assim, besouros ficam expostos, de modo que é possível observar seu comportamento ao forragearem pólen e secreções estigmáticas ou ao se alimentarem de partes florais (Bernhardt 2000). O modo “flor bilabiada” ocorre somente em Lowiaceae e Orchidaceae e consiste no único modo de polinização cantarófilo, apresentando simetria bilateral e onde uma pétala funciona como uma plataforma de pouso ou labelo (Bernhardt 2000). Inúmeras espécies de orquídeas são cantarófilas, com registros na África, América Central e América do Sul (Singer Cocucci 1997; Steiner 1998; Peter & Johnson 2006; 2009; Johnson *et al.* 2011).

Já o modo “tigela pintada” é muito diverso e comumente encontrado em locais com clima mediterrâneo como sul da África e sudeste da bacia mediterrânea. Neste modo as flores são bissexuais e o perianto forma uma espécie de tigela devido ao formato côncavo dado pela posição das pétalas de forma que androceu e gineceu (estruturas reprodutivas) ficam expostos, sendo possível observar os besouros visitando as flores sem ser necessário afastar as pétalas ou sépalas. Flores podem variar de multiestaminadas

e multiverticiladas, como em *Ranunculus asiaticus* L. (Ranunculaceae), a flores com um único verticilo e com apenas três estames por flor, como observado na família Iridaceae. Nesse modo floral ocorre antese diurna, a maioria das espécies não emite odores, mas, quando emite, são fracos e raramente adocicados, e não há registros de termogênese. Flores “tigela pintada” apresentam cores bem vivas – daí o nome “tigela pintada” – e chamativas, e o pólen parece ser o único recurso alimentar oferecido aos besouros. Características como ausência de termogênese, perianto aberto e apresentação floral priorizando atração visual em vez de olfativa podem consistir em possíveis explicações para a baixa diversidade de besouros polinizadores em flores “tigela pintada” e a alta diversidade em flores com modo “câmara floral” (Bernhardt 2000) (Fig. 11.1 I).

O modo “câmara floral” é o mais comum e mais estudado entre as espécies polinizadas por besouros. A câmara floral é formada pela expansão de brácteas em Araceae e Cyclanthaceae, nas quais elas circundam toda a inflorescência, formando uma espécie de caverna (Fig. 11.1 D). Já em Magnoliidae, a câmara floral pode ser formada de diferentes maneiras. Em Myristicaceae, a câmara floral é formada por pequeno perianto fundido, formando uma espécie de tubo. A câmara floral mais comum em Magnoliales consiste em segmentos do perianto arranjados numa espiral contínua ou repetida, sobrepondo verticilos de forma que pétalas, sépalas ou mesmo tépalas se dobram para o centro da flor, encobrindo o gineceu e o androceu e formando uma espécie de salão onde visitantes florais podem se abrigar, como ocorre em Annonaceae, Magnoliaceae, Calycanthaceae, Eupomatiaceae, Nymphaeaceae, entre outras (Dieringer & Espinosa S. 1994; Bernhardt 2000; Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006; Paulino-Neto & Oliveira 2006; Gottsberger *et al.* 2012; Gottsberger 2012; Paulino-Neto, 2014) (Figs.

11.1 C,E-G,J). De acordo com Paulino-Neto, 2014, o modo de “câmara floral” não deve ser considerado uma forma de apresentação floral primitiva e exclusiva de Magnolidae e monocotiledôneas basais, visto que este modo evoluiu independentemente em inúmeras famílias derivadas de eudicotiledôneas, como Clusiaceae, Polemoniaceae, Convolvulaceae, Dipterocarpaceae e Sterculiaceae. E, entre os quatro modos de polinização aqui discutidos, o modo “câmara floral” é considerado aquele fenotipicamente mais especializado e o que atrai maior diversidade de polinizadores (ecologicamente generalizado). Assim, a câmara floral é uma das mais importantes adaptações à cantarofila, pois apresenta muitas funções, como abrigo contra inimigos naturais e intempéries ambientais (chuva, frio, vento). A câmara floral também consiste em local para encontro de parceiros sexuais, acasalamento e local de oviposição (Faegri & van der Pijl 1980; Gottsberger 1989b; 1994; Bernal & Ervik 1996; Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006; Seymour *et al.* 2009; Paulino-Neto & Oliveira 2006; Endress 2010; Maia *et al.* 2012; Pang *et al.* 2013; Paulino-Neto, 2014) (Figs. 11.1 C,G), portanto a câmara floral também provê alimento aos visitantes florais, pois há oferta de pólen e suas pétalas maciças e carnosas são muito nutritivas, ricas em carboidratos e gorduras. Como os besouros são insetos muito vorazes, flores polinizadas por eles precisam apresentar adaptações que lhes confirmem resistência à sua visitaç o, como pétalas maciças e carnosas (Gottsberger 1989b; Bernhardt 2000; Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006; Paulino-Neto & Oliveira 2006; Seymour *et al.* 2009; Endress 2010; Maia *et al.* 2012) (Fig. 11.1 C).

Vale ressaltar que flores em forma de câmara floral apresentam termogênese (elevação da temperatura no interior da câmara floral) e protoginia com muito mais frequência que as flores com

apresentação em forma de pincel, bilabiada e tigela pintada. Entre as formas de apresentação floral, a câmara floral é a que oferece maior diversidade de recompensas (Gottsberger 1999; Bernhardt 2000; Silberbauer-Gottsberger *et al.* 2003; Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006; Pang *et al.* 2013; Paulino-Neto, 2014). De modo geral, a produção de néctar não é comum em espécies cantarófilas nem em angiospermas basais como um todo. Quando ocorre, o néctar é produzido em pequenas quantidades por gl ndulas localizadas nas pétalas internas (Bernhardt 2000; Silberbauer-Gottsberger *et al.* 2003; Endress 2010; Pang *et al.* 2013). Entretanto há outros recursos alimentares oferecidos aos vorazes besouros visitantes, como grande produção de pólen, partes florais comestíveis e bem nutritivas, como pétalas, sépalas, estames, estamin dios, corpos alimentares e até mesmo a secre  o estigm tica (Webber 1996; Bernhardt 2000; Gottsberger 2012; Endress 2010; Pang *et al.* 2013) (Fig. 11.1 F).

Grande parte das esp cies polinizadas por besouros a antese ocorre ao entardecer ou no in cio da noite (Gottsberger 2012), momento no qual h  n tido aumento de temperatura no interior da câmara floral (termog nese), a qual pode chegar a 8,5 C acima da temperatura do ar ambiente em algumas esp cies de palmeiras (Bernal & Ervik 1996), at  15 C em algumas anon ceas (Gottsberger 1988; 1989b; Gottsberger 2012) e at  18-22 C em certas ar ceas (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006). Entretanto h  v rias esp cies que apresentam antese diurna como as pertencentes aos g neros *Duguetia*, *Rollinia*, *Xylopia aromatica* (Lam) Mart. e *Oxandra* (Webber & Gottsberger 1995; Andrade *et al.* 1996; Gottsberger 1999; J rgens *et al.* 2000; Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006; Ratnayake *et al.* 2007; Silva & Domingues Neta 2010; Gottsberger 2012; Paulino-Neto, 2014).

A termogênese favorece a liberação de odor bem característico pelas flores, outro atributo muito comum em espécies cantarófilas (Jürgens *et al.* 2000; Silberbauer-Gottsberger *et al.* 2003; Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006; Ratnayake *et al.* 2007; Gottsberger 2012; Pang *et al.* 2013; Paulino-Neto, 2014). Os odores florais atrativos para besouros variam muito tanto entre as famílias quanto entre as espécies de plantas pertencentes a uma mesma família. Geralmente, flores emitem odores que podem ser descritos como fecais, vômito, almiscarado, adocicado ou cheirando à fruta madura ou podre para atraírem seus polinizadores específicos (Gottsberger 1989b; Webber 1996; Jürgens *et al.* 2000; Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006; Paulino-Neto & Oliveira 2006; Ratnayake *et al.* 2007; Seymour *et al.* 2009; Endress 2010; Gottsberger 2012; Maia *et al.* 2012; Pang *et al.* 2013; Paulino-Neto, 2014). É comum, em sistemas cantarófilos, os principais polinizadores colocarem seus ovos em estruturas florais como pétalas, como ocorre em várias espécies de Annonaceae (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006; Paulino-Neto & Oliveira 2006; Maia *et al.* 2012; Pang *et al.* 2013), ou espata, no caso de palmeiras (Bernal & Ervik 1996).

Apesar de várias espécies de *Philodendron* (monocotiledôneas), a maioria das espécies polinizada por besouros é eudicotiledônea, apresenta inúmeros estames (poliandria) e, conseqüentemente, grande quantidade de pólen, visto que este compreende o principal recurso alimentar utilizado pelos visitantes florais (Gottsberger 1977; Bernhardt 2000; Paulino-Neto & Oliveira 2006; Paulino-Neto 2009; Maia *et al.* 2012). Como exemplos clássicos para ilustrar a afirmação anterior têm-se as inúmeras espécies de Annonaceae (eudicotiledôneas), bem como as monocotiledôneas Araceae e Arecaceae (Figs. 11.1 C,F,H,J). Nos casos das monocotiledôneas, apesar de não haver poliandria, a maior oferta de pólen

é feita produzindo-se anteras com estames muito maiores, compensando o menor número de anteras (Bernhardt 2000).

No entanto, segundo Ollerton *et al.* (2009), há inúmeras espécies de plantas efetivamente polinizadas por besouros, mas cujos atributos florais não se encaixam na síndrome cantarófila. O autor também discute que, de maneira global, para apenas um terço das espécies de plantas, o polinizador primário foi previsto com sucesso pela síndrome floral a que pertence.

Polinização e biologia reprodutiva

As espécies cantarófilas são, em geral, autocompatíveis ou predominantemente autocompatíveis; neste caso há uma pequena taxa de formação de frutos proveniente de autopolinização, apesar de a maioria dos frutos se originar de polinização cruzada (Dieringer & Espinosa S. 1994; Andrade *et al.* 1996; Kill & Costa 2003; Paulino-Neto & Oliveira 2006; Ratnayake *et al.* 2007; Maia *et al.* 2012; Paulino-Neto *et al.* em preparação). A maioria das espécies polinizadas por coleópteros é protogínica (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006; Endress 2010), como já descrito, mas a fase feminina pode se sobrepor parcialmente à fase masculina (Paulino-Neto 2009; Paulino-Neto *et al.* em preparação). Em adição, também é possível haver um período de inatividade entre as fases, como observado para várias famílias (Endress 2010) e nos gêneros *Bocageopsis* (Webber & Gottsberger 1995) e *Uvaria* (Nagamitsu & Inoue 1997) em Annonaceae. Assim, besouros chegam às flores funcionalmente femininas, geralmente com corpo impregnado de pólen oriundo de outras flores e, ao caminharem no interior da flor, tocam nos estigmas receptivos, deixando grãos de pólen aderidos no exsudado viscoso e brilhante produzido pelos estigmas (Figs. 11.1 G,H).

Poucos estudos têm focado as distâncias percorridas por besouros polinizadores e seu efeito no sucesso reprodutivo. De acordo com Bernal & Ervik (1996), besouros polinizadores de uma espécie de palmeira podem transferir pólen entre distâncias superiores a 164 metros. Em adição, os besouros usualmente chegam às flores recém-abertas e funcionalmente femininas e persistem em seu interior ao longo de toda a fase masculina, só deixando as flores após queda das pétalas ou outras estruturas florais, ou quando não há mais recurso alimentar, como pólen, no caso das areáceas e aráceas (Gottsberger 1989b; Dieringer & Espinosa S. 1994; Bernal & Ervik 1996; Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006; Paulino-Neto & Oliveira 2006; Maia *et al.* 2012) (Figs. 11.1 C,F-H). Após a queda das pétalas no chão, os besouros contidos em seu interior voam novamente com o corpo repleto de pólen para flores recém-abertas e funcionalmente femininas, promovendo transferência de pólen, e nelas permanecem até sua queda. Portanto, para que este sistema de polinização seja eficiente, é fundamental que haja sincronismo de todas as flores da população (Capítulo 5) (Gottsberger 1994), o que foi chamado por Endress (2010) de sincronismo dicogâmico protogínico.

Lacunas taxonômicas

Muito comumente, estudos sobre polinização se deparam com dificuldades em identificar os visitantes florais no nível específico. Há poucos taxonomistas especialistas e, para algumas famílias de besouros, não há um único especialista em todo o mundo e, em muitos estudos, os autores são forçados a apresentar identificação limitada à família ou gênero, como ocorre, por exemplo, para besouros nitidulídeos (Gottsberger 1994; Bernhardt 2000; Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006; Paulino-Neto 2009).

Ironicamente, os coleópteros, grupo de insetos que apresenta maior abundância e diversidade, talvez sejam o grupo mais carente em taxonomistas e outros tipos de especialistas.

Falta de estudos

Embora seja conhecida a alta diversidade de espécies de besouros polinizadores e a importância atribuída à polinização por besouros no contexto botânico evolutivo, bem como a diversidade de espécies de plantas por eles polinizadas, poucos são os estudos sobre esta tão sofisticada e especializada síndrome de polinização e/ou sistema reprodutivo prevalecente em espécies cantarófilas (Bernhardt 2000; Paulino-Neto & Oliveira 2006; Paulino-Neto 2009; Endress 2010). Em adição, estudos de campo foram esporádicos e receberam pouquíssima atenção no século XX, conforme apontado por Bernhardt (2000). Nesse sentido, pode-se considerar que a importância e os registros da ocorrência de polinização por besouros estejam subestimados, e provavelmente o número de espécies cantarófilas seja muito maior que o descrito, especialmente nos trópicos.

Adicionalmente, em geral, a cantarofilia apresenta algumas características que dificultam a realização de estudos. Muitas espécies cantarófilas apresentam hábito arbóreo e são muito altas, portanto difíceis de serem acessadas para estudos de biologia reprodutiva (Endress 2010). Besouros polinizadores comumente apresentam hábitos noturnos (Gottsberger 1989a, b; 1999; Dieringer *et al.* 1999; Bernhardt 2000; Silberbauer-Gottsberger *et al.* 2003; Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006; Paulino-Neto & Oliveira 2006; Maia *et al.* 2012), tornando a observação direta difícil, cara e, algumas vezes, perigosa (Bernhardt 2000). Além disso, em espécies que apresentam câmara floral, os besouros ficam escondidos

no interior da flor, impossibilitando a observação direta, a menos que as pétalas sejam afastadas manualmente, mas com grandes chances de interferir em seu comportamento (Figs. 11.1 C,E,F). Nestes casos, os besouros podem permanecer por várias horas no interior da câmara floral sem que seja possível observar seu comportamento e determinar se se trata de um polinizador efetivo ou não (Gottsberger 1988; 1989b; Bernhardt 2000; Paulino-Neto & Oliveira 2006; Paulino-Neto 2009).

De maneira geral, os besouros podem ser simples visitantes florais, que não transferem pólen coespecífico entre flores. Podem se alimentar de partes florais e concomitantemente polinizá-las e, finalmente, polinizá-las, mas também podem ovipor nestas flores, o que resulta em consumo de parte ou todas as sementes produzidas, podendo até resultar em aborto destes frutos (Bernhardt 2000). Em várias espécies, besouros adultos são os principais polinizadores e responsáveis pela produção de frutos, entretanto suas larvas são consumidoras de parte destes frutos e sementes produzidos (Mickeliunas *et al.* 2006; Paulino-Neto 2009; Rech *et al.* 2011). Embora sejam relevantes os potenciais conflitos que cada uma dessas situações pode gerar em termos ecológicos e evolutivos, há carência de estudos abordando o custo-benefício imposto às plantas cantarófilas por seus principais polinizadores. Neste sentido, também há uma lacuna de conhecimento a ser preenchida no que se refere à real função dos besouros que visitam espécies cantarófilas e, inclusive, o fato de realmente serem cantarófilas. Grande parte dos estudos apenas se limita a registrar a presença e, quando muito, a abundância ou frequência dos besouros nas flores, sem se preocupar em investigar se são efetivos polinizadores (Gottsberger 1977). Futuros estudos poderiam ser delineados, por exemplo, para registrar o comportamento dos besouros ao visitarem as flores, bem como investigar a

identidade, quantidade e distância da planta doadora à planta polinizada. Tais dados nos possibilitariam avaliar e afirmar a real função destes visitantes florais para cada uma das espécies cantarófilas.

Há também carência de informação no tocante à real importância da polinização por besouros para casos em que ocorre polinização mista com outros grupos de insetos, como abelhas, esfingídeos, mariposas, borboletas, tripses, entre outros. Nestes sistemas de polinização mista, em geral, dados se limitam somente a identificar e quantificar os visitantes florais, registrar horário e tempo de visita. Raramente são coletadas informações como qualidade e quantidade de pólen coespecífico depositado por cada visitante a fim de obter informações que permitam comparar a eficiência dos visitantes como polinizadores.

Como já citado, espécies cantarófilas apresentam morfologia especializada e comumente emitem odores característicos para atração de uma fauna específica de polinizadores (Gottsberger 1989a; Webber 1996; Ratnayake *et al.* 2007). Nesse sentido, percebe-se que existem pressões evolutivas suficientemente fortes para direcionar ou selecionar a evolução de atributos em ambos os grupos em interação. Se tais forças existem, questões importantes podem emergir do estudo de custos associados à produção de partes florais utilizadas como alimento pelo visitante, bem como à termogênese. Além disso, para os casos nos quais os besouros ovipositam ao mesmo tempo em que polinizam, seria interessante saber se a planta é capaz de estabelecer mecanismos restritivos à superexploração, tais quais abortos seletivos ou alocação diferencial de recursos, como ocorre em figueiras ou yuccas (Rech & Brito 2012). Enfim, poucos aspectos ecológicos e evolutivos foram, até o momento, explorados a respeito dessa interessante interação ecológica que apresenta grande potencial para tal.

Assim, é necessário se incentivar a formação de especialistas para que futuros estudos apresentem seus polinizadores identificados de forma mais precisa, garantindo maior qualidade na informação geral associada a eles. Espero também ter oferecido elementos suficientes para estimular, em novos projetos, a formulação de questões criativas e relevantes que façam avançar significativamente o conhecimento acerca das relações entre besouros e as suas interações com flores e frutos.

Agradecimentos

Agradeço aos organizadores do livro pelo convite, aos doutores Artur C. D. Maia e Gerhard Gottsberger, pela cessão das fotos, aos dois revisores anônimos deste capítulo e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa PNPd (processo n. 02958/09-0).

Referências bibliográficas

- Andrade, B.M.; Oliveira-Filho, A.T.; Soares, A.R. 1996. Pollination and breeding system of *Xylopia brasiliensis* Sprengel (Annonaceae) in south-eastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, 12, 313-320.
- Barfod, A.S.; Hagen, M. & Borchsenius, F. 2011. Twenty-five years of progress in understanding pollination mechanisms in palms (Arecaceae). **Annals of Botany**, 108, 1503-1516.
- Bawa, K.S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 21, 399-422.
- Bento, J.M.S.; De Moraes, G.J.; De Matos, A.P. & Bellotti, A.C. 2000. Classical biological control of the mealybug *Phenacoccus herreni* (Hemiptera: Pseudococcidae) in northeastern Brazil. **Environmental Entomology**, 29, 355-359.
- Bernal, R. & Ervik, F. 1996. Floral biology and pollination of the dioecious palm *Phytelephas seemannii* in Colombia: an adaptation to staphylinid beetles. **Biotropica** 28: 682-696.
- Bernhardt, P. 2000. Convergent evolution and adaptive radiation of beetle-pollinated angiosperms. **Plant Systematics and Evolution**, 222, 293-320.
- Cardel, Y.J. & Koptur, S. 2010. Effects of Florivory on the Pollination of Flowers: An Experimental Field Study with a Perennial Plant. **International Journal of Plant Sciences**, 171, 283-292.
- Crawley, M.J. 1989. Insect herbivores and plant population dynamics. **Annual Review of Entomology**, 34, 531-564.
- Dieringer, G. & Espinosa S., J.E. 1994. Reproductive ecology of *Magnolia schiedeana* (Magnoliaceae), a threatened cloud forest tree species in Veracruz, Mexico. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, 121, 154-159.
- Dieringer, G.; Cabrera, L.; Larta, R.M.; Loya, L. & Reyes-Castillo, P. 1999. Beetle pollination and floral thermogenicity in *Magnolia tamaulipana* (Magnoliaceae). **International Journal of Plant Sciences**, 160, 64-71.
- Endress, P.K. 1994. **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**. Oxford, Pergamon Press. Furness, 511pp.
- Endress, P.K. 2010. The evolution of floral biology in basal angiosperms. **Philosophical Transactions of Royal Society B**, 365, 411-421.
- Faegri, K. & van der Pijl, L. 1980. **The principles of pollination ecology**. 3 edition. New York, Pergamon Press, 291pp.
- Falcão, M.A.; Lleras, E. & Leite, A.M.C. 1982. Aspectos fenológicos, ecológicos e de produtividade da graviola (*Annona muricata* L.) na região de Manaus. **Acta Amazonica**, 12, 27-32.
- Flaherty, L.; Quiring, D.; Pureswaran, D. & Sweeney, J. 2013. Evaluating Seasonal Variation in Bottom-Up and Top-Down Forces and Their Impact on an Exotic Wood Borer, *Tetropium fuscum* (Coleoptera: Cerambycidae). **Environmental Entomology**, 42, 957.
- Franz, N.M. & Valente, R.M. 2005. Evolutionary trends in derelomine flower weevils (Coleoptera: Curculionidae): from associations to homology. **Invertebrate Systematics**, 19, 499-530.
- Friis, E.M. & Crepet, W.L. 1987. Time of appearance of floral features. Pp. 145-179 In: Friis, E.M.; Chaloner, W.G. & Crane, P.R. **The origins of angiosperms and their biological consequences**. Cambridge, Cambridge University Press, 368pp.
- Furlong, M.J.; Shi, Z.H.; Liu, Y.Q.; Guo, S.J.; Lu, Y.B.; Liu, S.S. & Zalucki, M.P. 2004. Experimental analysis of the influence of pest management practice on the efficacy of an endemic arthropod natural enemy complex of the diamondback moth. **Journal of Economic Entomology**, 97, 1814-1827.
- Gallo, D.; Nakano O.; Neto, S.S.; Carvalho, R.P.L.; Batista, G.C.; Filho, E.B.; Parra, J.R.P.; Zucchi, R.A.; Alves, S.B. & Vendramim, J.D. 2002. **Manual de Entomologia Agrícola**. São Paulo, CERES, 649pp.

- Goodrich, K.R. 2012. Floral scent in Annonaceae. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 169, 262-279.
- Gossner, M.M.; Floren, A.; Weisser, W.W. & Linsenmair K.E. 2013. Effect of dead wood enrichment in the canopy and on the forest floor on beetle guild composition. **Forest Ecology and Management**, 302, 404-413.
- Gottsberger G. 1970. Beiträge zur Biologie von Annonaceen-Blüten. **Österreichische Botanische Zeitschrift**, 118, 237-279.
- Gottsberger G. 1977. Some aspects of beetle pollination in the evolution of flowering plants. **Plant Systematics and Evolution**, 1, 211-226.
- Gottsberger G. 1988. The reproductive biology of primitive angiosperms. **Taxon**, 37, 630-643.
- Gottsberger, G. 1989a. Comments on flower evolution and beetle pollination in the genera *Annona* and *Rollinia* (Annonaceae). **Plant Systematics and Evolution**, 167, 189-194.
- Gottsberger, G. 1989b. Beetle pollination and flowering rhythm of *Annona* spp. (Annonaceae) in Brazil. **Plant Systematics and Evolution**, 167, 165-187.
- Gottsberger G. 1993. Flower biological differentiation in neotropical Annonaceae. **Annonaceae Newsletter**, 9, 29-33.
- Gottsberger G. 1994. As anonáceas do cerrado e a sua polinização. **Revista Brasileira de Biologia**, 54, 391-402.
- Gottsberger, G. 1999. Pollination and evolution in neotropical Annonaceae. **Plant Species Biology**, 14, 143-152.
- Gottsberger, G. & Silberbauer-Gottsberger, I. 2006. Life in the Cerrado: a South American tropical seasonal ecosystem. Vol. II. Pollination and seed dispersal. Ulm, Reta Verlag, Germany, 383pp.
- Gottsberger, G. 2012. How diverse are Annonaceae with regard to pollination? **Botanical Journal of the Linnean Society**, 169, 245-261.
- Gottsberger, G.; Silberbauer-Gottsberger, I.; Seymour, R.S. & Dötterl S. 2012. Pollination ecology of *Magnolia ovata* may explain the overall large flower size of the genus. **Flora**, 207, 107-118.
- Gottsberger, G.; Silberbauer-Gottsberger, I.; Doetterl, S. 2013. Pollination and floral scent differentiation in species of the *Philodendron bipinnatifidum* complex (Araceae). **Plant Systematics and Evolution**, 299, 793-809.
- Henderson, A. 1986. A review of pollination studies in the Palmae. **The Botanical Review**, 52, 221-259.
- Jordão, A.L. & Silva, R.A. 2006. **Guia de pragas agrícolas para o manejo integrado no Estado do Amapá**. Ribeirão Preto, Holos, 182pp.
- Jürgens A.; Webber, A.C. & Gottsberger, G. 2000. Floral scent compounds of Amazonian Annonaceae species pollinated by small beetles and thrips. **Phytochemistry**, 55, 551-558.
- Johnson, S.D.; Ellis, A. & Dotterl, S. 2007. Specialization for pollination by beetles and wasps: the role of lollipop hairs and fragrance in *Satyrium microrrhynchum* (Orchidaceae). **American Journal of Botany**, 94, 47-55.
- Johnson, S.D.; Peter, C.I.; Ellis, A.G.; Boberg, E.; Botes, C. & van der Niet, T. 2011. Diverse pollination systems of the twin-spurred orchid genus *Satyrium* in African grasslands. **Plant Systematics and Evolution**, 292, 95-103.
- Khorsand, R.R. & Koptur, S. 2013. New findings on the pollination biology of *Mauritia flexuosa* (Arecaceae) in Roraima, Brazil: Linking dioecy, wind, and habitat. **American Journal of Botany**, 100, 613-621.
- Kiill, L.H.P. & Costa, J.G. 2003. Biologia floral e sistema de reprodução de *Annona squamosa*. **Ciência Rural**, 33, 851-856.
- Klimeš, P. & Saska, P. 2010. Larval and adult seed consumption affected by the degree of food specialization in *Amara* (Coleoptera: Carabidae). **Journal of Applied Entomology**, 134, 659-666.
- Knudsen, J.T. 2002. Variation in floral scent composition within and between populations of *Geonoma macrostachys* (Arecaceae) in the western Amazon. **American Journal of Botany**, 89, 1772-1778.
- Koike, S.; Morimoto, H.; Kozakai, C.; Arimoto, I.; Soga, M.; Yamazaki, K. & Koganezawa, M. 2012. The role of dung beetles as a secondary seed disperser after dispersal by frugivore mammals in a temperate deciduous forest. **Acta Oecologica**, 41, 74-81.
- Küchmeister, H.; Webber, A.C.; Silberbauer-Gottsberger, I. & Gottsberger, G. 1998. A polinização e sua relação com a termogênese em espécies de Arecaceae e Annonaceae da Amazônia Central. **Acta Amazonica**, 28, 217-245.
- Lawrence, J.F. 1991. Order Coleoptera. In: Stehr, F.W. (ed.) **Immature insects**. Dubuque, Kendall/Hunt, 2, 144-658.
- Maia, A.C.D.; Carvalho, A.T.; Paulino-Neto, H.F. & Schlindwein, C. 2012. Besouros (Insecta, Coleoptera) como polinizadores no Brasil – perspectivas no uso sustentado e conservação na polinização. p. 153-174. In: Imperatriz-Fonseca, V.L.; Canhos, D.A.L.; Alves, D.A. & Saraiva, A.M. (eds.). **Polinizadores no Brasil – contribuição e perspectivas para a biodiversidade, uso sustentável, conservação e serviços ambientais**. 1ª edição. São Paulo, Edusp, 488pp.
- Marinoni, R.C.; Ganho, N.G.; Monné, M.L. & Mermudes, J.R.M. 2001. **Hábitos alimentares em Coleoptera (Insecta): compilação, organização de dados e novas informações sobre alimentação nas famílias de coleópteros**. Ribeirão Preto, Holos, 64pp.
- Mickeliunas, L.; Pansarin, E.R. & Sazima M. 2006. Biologia floral, melitofilia e influência de besouros Curculionidae no sucesso reprodutivo de *Grobya amherstiae* Lindl. (Orchidaceae: Cyrtopodiinae). **Revista Brasileira de Botânica**, 29, 251-258.

- Nagamitsu, T. & Inoue, T. 1997. Cockroach pollination and breeding system of *Uvaria elmeri* (Annonaceae) in a lowland mixed dipterocarp forest in Sarawak. **American Journal of Botany**, 84, 208-213.
- Norman, E.M. 2003. Reproductive Biology of *Deeringothamnus rugelii* and *D. pulchellus* (Annonaceae). **Taxon**, 52, 547-555.
- Núñez, L.A. & Carreño, J. 2013. Biología reproductiva de *Mauritia flexuosa* en Casanare, Orinoquia colombiana. p. 119-150. In: Lasso, C.A.; Rial, A. & González, V. (eds.) **VII: Morichales y Cananguchales de la Orinoquia y Amazonia (Colombia-Venezuela)**. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá D.C. Colombia, 344pp.
- Oliveira, M.S.P.; Couturier, G. & Beserra, P. 2003. Biologia da polinização da palmeira Tucumã (*Astrocaryum vulgare* Mart.) em Belém, Pará, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, 17, 343-353.
- Ollerton J.; Alarcón, R.; Waser, N.M.; Price, M.V.; Watts, S.; Cranmer, L.; Hingston, A.; Peter, C.I. & Rotenberry, J. 2009. A global test of the pollination syndrome hypothesis. **Annals of Botany**, 103, 1471-1480.
- Pang, C.-C.; Scharaschkin, T.; Su, Y.C.F. & Saunders, R.M.K. 2013. Functional monoecy due to delayed anther dehiscence: a novel mechanism in *Pseuduvaria mulgraveana* (Annonaceae). **PLoS ONE**, 8(3), e59951.
- Paulino-Neto, H.F. 2004. Lenhadores da natureza. **Ciência Hoje**, 35, 67-69.
- Paulino-Neto, H.F.; Romero, G.Q. & Vasconcellos Neto, J. 2005. Interactions between *Oncideres humeralis* Thorns (Coleoptera: Cerambycidae) and Melastomataceae: Host-plant selection and patterns of host use in south-east Brazil. **Neotropical Entomology**, 34, 7-14.
- Paulino-Neto, H.F. & Oliveira, P.E.A.M. 2006. As anonáceas e os besouros. **Ciência Hoje**, 38, 59-61.
- Paulino-Neto, H.F. & Teixeira, R.C. 2006. Florivory and sexual rates of *Annona dioica* St. Hil. (Annonaceae) at Pantanal of Nhecolândia, Brazil. **Acta Botanica Brasilica**, 20, 405-409.
- Paulino-Neto, H.F.; Vasconcellos Neto, J. & Carmello-Guerreiro, S.M. 2006. The biology of *Oncideres humeralis* Thorns (Coleoptera: Cerambycidae: Lamiinae) and new Cerambycidae-Melastomataceae host-plant associations. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, 41, 227-233.
- Paulino-Neto, H.F. 2009. **Heterogeneidade espaço-temporal na distribuição de recursos e interação planta-polinizador em espécies de Annonaceae: análise de variações local e regional**. Dissertação de Doutorado. Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. 101pp.
- Paulino-Neto, H.F. 2014. Escaravelhos e as suas flores no cerrado, p. 462-473. In: Silva, T.R.S., Moura, C.W.N., Lima, L.C.L. & Santos, F.A.R. (Org.) **Botânica na América Latina: conhecimento, interação e difusão**. XI Congresso Latinoamericano de Botânica/ LXV Congresso Nacional de Botânica/ XXXIV ERBOT MG, BA, ES.1 ed. Salvador-BA: Sociedade Botânica do Brasil, 2014, v.1, 602p.
- Pérez-Ramos, I.M.; Verdú, J.R.; Numa, C.; Marañón, T. & Lobo, J.M. 2013. The Comparative Effectiveness of Rodents and Dung Beetles as Local Seed Dispersers in Mediterranean Oak Forests. **PLoS ONE**, 8, e77197.
- Peter, C.I. & Johnson, S.D. 2006. Anther Cap Retention Prevents Self-pollination by Elaterid Beetles in the South African Orchid *Eulophia foliosa*. **Annals of Botany**, 97, 345-355.
- Peter, C.I. & Johnson, S.D. 2009. Pollination by flower chafer beetles in *Eulophia ensata* and *Eulophia welwitschii* (Orchidaceae). **South African Journal of Botany**, 75, 762-770.
- Proctor, M.; Yeo, P. & Andrew L. 1996. **The natural history of pollination**. London, The Bath Press, 479pp.
- Ratnayake, R.M.C.S.; Gunatilleke, I.A.U.N.; Wijesundara, D.S.A. & Saunders, R.M.K. 2007. Pollination ecology and breeding system of *Xylopia championii* (Annonaceae): Curculionid beetle pollination, promoted by floral scents and elevated floral temperatures. **International Journal of Plant Sciences**, 168, 1255-1268.
- Rech, A.R.; Manente-Balestieri, F.C.L. & Absy, M.L. 2011. Reproductive biology of *Davilla kunthii* A. St-Hil. (Dilleniaceae) in Central Amazonia. **Acta Botanica Brasilica**, 25, 487-496.
- Rech, A.R. & Brito, V.L.G. 2012. Mutualismos extremos de polinização: história natural e tendências evolutivas. **Oecologia Australis**, 16(2), 297-310.
- Richardson, J.E.; Chatrou, L.W.; Mols, J.B.; Erkens, R.H.J. & Pirie, M.D. 2004. Historical biogeography of two cosmopolitan families of flowering plants: Annonaceae and Rhamnaceae. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B, Biological Sciences**, 359, 1495-1508.
- Romero, G.Q.; Paulino-Neto, H.F. & Vasconcellos Neto, J. 2005. The effects of the wood-boring *Oncideres humeralis* Thorns (Coleoptera, Cerambycidae) on the density, age structure and mortality of their host-plants. **Journal of Tropical Ecology**, 21, 233-236.
- Sauquet, H., Doyle, J.A.; Scharaschkin, T.; Borsch, T.; Hilu, K.W.; Chatrou, L.W. & Le Thomas, A. 2003. Phylogenetic analysis of Magnoliales and Myristicaceae based on multiple data sets: implications for character evolution. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 142, 125-186.

- Scharaschkin, T. & Doyle, J.A. 2006. Character evolution in *Anaxagorea* (Annonaceae). **American Journal of Botany**, 93, 36-54.
- Seymour, R.S.; Silberbauer-Gottsberger I. & Gottsberger G. 2010. Respiration and temperature patterns in thermogenic flowers of *Magnolia ovata* under natural conditions in Brazil. **Functional Plant Biology**, 37, 870-878.
- Seymour, R.S., White, C.R. & Gibernau, M. 2009. Endothermy of dynastine scarab beetles (*Cyclocephala colasi*) associated with pollination biology of a thermogenic arum lily (*Philodendron solimoesense*). **Journal of Experimental Biology**, 212, 2960-2968.
- Silberbauer-Gottsberger, I. 1990. Pollination and evolution in palms. **Phyton**, 30, 213-233.
- Silberbauer-Gottsberger, I.; Gottsberger, G. & Webber, A. 2003. Morphological and functional flower characteristics of new and old world Annonaceae with respect to their mode of pollination. **Taxon**, 52, 701-718.
- Silva, C.A. & Domingues Neta, A.M. 2010. Aspectos reprodutivos e visitantes florais de *Duguetia marcgraviana* Mart. (Annonaceae) na região sudoeste de Mato Grosso. **Biotemas**, 23, 69-76.
- Singer, R.B. & Cocucci, A.A. 1997. Pollination of *Pteroglossaspis ruwenzoriensis* (Rendle) Rolfe (Orchidaceae) by beetles in Argentina. **Botanica Acta**, 110, 338-342.
- Steiner, K.E. 1998. The evolution of beetle pollination in a South African orchid. **American Journal of Botany**, 85, 1180-1193.
- Storti, E.F. 1993. Floral biology of *Mauritia flexuosa* L. f. in Manaus, AM, Brazil. **Acta Amazonica**, 23, 371-381.
- Sullivan, J.J. 2003. Density-dependent shoot-borer herbivory increases the age of first reproduction and mortality of neotropical tree saplings. **Oecologia**, 136, 96-106.
- Teichert, H.; Dötterl, S.; Frame, D.; Kirejtshuk, A. & Gottsberger, G. 2012. A novel pollination mode, saprocanthrophily, in *Duguetia cadaverica* (Annonaceae): a stinkhorn (Phallales) flower mimic. **Flora**, 207, 522-529.
- Theis, N. & Adler, L.S. 2012. Advertising to the enemy: enhanced floral fragrance increases beetle attraction and reduces plant reproduction. **Ecology**, 93, 430-435.
- Webber, A.C. 1981. Alguns aspectos de biologia floral de *Annona sericea* Dun. (Annonaceae). **Acta Amazonica**, 11, 61-65.
- Webber, A.C. & Gottsberger, G. 1995. Floral biology and pollination of *Bocageopsis multiflora* and *Oxandra euneura* in Central Amazonia, with remarks on the evolution of stamens in Annonaceae. **Feddes Repertorium**, 106, 515-524.
- Webber, A.C. 1996. Biologia floral, polinização e aspectos fenológicos de algumas Annonaceae na Amazônia Central. Tese de Doutorado. Pós-Graduação em Biologia Tropical. IMPA/FUA. Manaus-AM. 118pp.



Foto: Tarcila de Lima Nadia

* Capítulo 12 *

Polinização por dípteros

Tarcila de Lima Nadia¹ e Isabel Cristina Machado²

¹ Centro Acadêmico de Vitória, Universidade Federal de Pernambuco – Rua Alto do Reservatório, s/n – Bela Vista – CEP: 55608-680 – Vitória de Santo Antão-PE – Brasil. e-mail: tarcinadia@yahoo.com.br

² Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco – Av. Prof. Moraes Rego, 1.235 – Cidade Universitária – CEP: 50670-901 – Recife-PE – Brasil.

Os dípteros são o segundo grupo de insetos em importância como polinizadores. Além disso, a interação entre flores e moscas polinizadoras é uma das mais antigas na história evolutiva das angiospermas. No início, as moscas não apresentavam especialização morfológica para se alimentar em flores, utilizando também outras fontes de alimento. Em contrapartida, alguns grupos de angiospermas basais, como Aristolochiaceae, desenvolveram especialização fenotípica para a polinização por moscas, configurando um sistema de engodo. Nesse sistema, há especialização floral, devido à pressão seletiva exercida pelo polinizador, mas a recíproca não é verdadeira, de forma que as moscas não apresentam adaptações à polinização. Com a radiação adaptativa ocorrida no fim do Cretáceo, houve diversificação dos sistemas de polinização. Alguns grupos de moscas, como Syrphidae, especializaram-se em se alimentar quase exclusivamente de recursos florais, como néctar e pólen. Há registros ainda de adaptações de ambas as partes, moscas e flores, na interação da polinização. Moscas de probóscide longa, como as Bombyliidae e Nemestrinidae, polinizam flores tubulares ou com esporões de comprimento relativo ao comprimento da probóscide. Muitas flores utilizadas por moscas, contudo, não restringem o acesso de outros polinizadores ao recurso, permitindo que o sistema seja muito mais generalista. Dessa forma, a polinização por mosca não pode ser tratada considerando apenas aspectos gerais, pois há muitas particularidades distinguindo diversos sistemas que serão discutidos ao longo do texto.

Introdução

Os dípteros, ordem Diptera, juntamente a outras três ordens, Coleoptera (besouros), Lepidoptera (borboletas, mariposas e esfingídeos) e Hymenoptera (abelhas, vespas e formigas), são classificados como Endopterygota, caracterizados por apresentar estágio larval muito diferente do adulto, havendo uma fase de pupa antes de ocorrer a transformação para a fase adulta (Proctor *et al.* 1996). Esse tipo de desenvolvimento permite que estágios juvenis utilizem fontes de alimento e *habitat* diferentes do adulto, o que elimina a possibilidade de competição entre as diferentes fases do seu ciclo de vida e permite que adultos e larvas coexistam com maiores densidades populacionais (Ruppert *et al.* 2005). Essa particularidade pode ter sido uma das causas do grande sucesso (em termos de número de espécies viventes) desses grupos de insetos (Moore 2003; Rupert *et al.* 2005), além da associação desses insetos com flores, permitindo grande radiação adaptativa desses animais e plantas (Proctor *et al.* 1996; Willmer 2011). Essas quatro ordens de insetos são bastante conhecidas, uma vez que seus adultos são visitantes florais, constituindo importantes grupos de polinizadores (Proctor *et al.* 1996).

Os dípteros, em particular, são o segundo grupo de insetos em importância como polinizadores (Endress 1994). Esses insetos atuam na polinização desde o surgimento das primeiras plantas com flores, e representantes de quase todas as famílias já foram registrados associados às flores (Endress 1994; Larson *et al.* 2001), com destaque para Syrphidae, Bombyliidae e Muscoidea (Larson *et al.* 2001). A partir de evidências morfológicas de flores fósseis, existe a hipótese de que as primeiras angiospermas foram polinizadas por uma variedade de insetos não especializados (fitófagos), incluindo moscas de probóscide curta (Proctor *et al.* 1996). Essas moscas foram,

provavelmente, o primeiro importante grupo de polinizadores das primeiras plantas com flores (Thien *et al.* 2009). Esses dípteros, por sua vez, dada sua suposta origem anterior a das angiospermas (Willmer 2011), não apresentavam adaptações específicas às flores, podendo também utilizar outras fontes de alimento (Proctor *et al.* 1996).

Após a radiação adaptativa que ocorreu no fim do Cretáceo e início do Terciário, como tem sido evidenciado através do registro fóssil de grande variedade de angiospermas associada à variedade de insetos, surgiu o grupo de insetos com probóscide longa, mostrando maior especialização na busca de alimento em flores (Proctor *et al.* 1996; Willmer 2011). Entre os dípteros, as moscas que pairam (“*hoverflies*”) apresentam maior especialização para se alimentar em flores, como a probóscide mais longa. No entanto, em detrimento do tamanho da probóscide, esse grupo visita flores que não apresentam adaptações específicas para polinização por moscas (Proctor *et al.* 1996).

Atualmente, os dípteros, juntamente com os coleópteros, são considerados os principais polinizadores das angiospermas basais, envolvendo o grupo ANITA e as magnoliídeas (Endress 2010). No entanto, esse grupo de insetos também está associado às famílias ou subfamílias que possuem as flores mais elaboradas dentro das angiospermas, como Orchidaceae e Asclepiadoideae-Apocynaceae (Endress 1994). Em Orchidaceae, estima-se que os dípteros polinizem cerca de 25% das espécies, configurando assim o segundo maior grupo de polinizadores da família (van der Pijl & Dodson 1966; Christensen 1994; Borba & Semir 2001). Além disso, a polinização por moscas é predominante em algumas tribos de Asclepiadoideae, tais como Marsdenieae, Stapelieae e Gonolobinae, constituindo juntamente aos lepidópteros o segundo principal grupo de polinizadores da família (Ollerton & Liede 1997).

Dípteros como polinizadores: morfologia, fisiologia e comportamento

Uma característica que distingue os dípteros dos outros grupos de insetos é a presença de apenas um par de asas bem desenvolvidas no adulto (Proctor *et al.* 1996), devido à redução das asas posteriores em forma de halteres, as quais configuram estruturas sensoriais que auxiliam no voo (Moore 2003; Rupert *et al.* 2005). Essas estruturas conferem agilidade e habilidade de voo e pouso em qualquer direção, além da habilidade de pairar, que é rara entre os insetos (Willmer 2011).

O aparelho bucal dos dípteros é do tipo sugador, podendo ser perfurante, no caso das espécies que sugam fluidos internos; ou lambedor, no caso das que bebem líquidos externos. Esse último é mais comum, o que permite que esses insetos também se alimentem de pequenas partículas sólidas, como grãos de pólen (Proctor *et al.* 1996). Espécies com aparato bucal do tipo sugador-lambedor podem consumir néctar de flores fenotipicamente não especializadas, havendo grupos com probóscide mais longa, como sirfídeos (Syrphidae), que podem então explorar flores com tubos curtos (Endress 1994). Ainda há um grupo de moscas que desenvolveram uma longa probóscide em adaptação a visitas às flores de tubo longo, tais como as Bombyliidae e Nemestrinidae (Willmer 2011).

Alguns dípteros podem regurgitar saliva sobre o alimento para torná-lo mais diluído, ou até mesmo fazer borbulhar para acelerar o processo de evaporação no caso de fluidos muito diluídos. Dessa forma, o hábito alimentar dos dípteros é bastante variado, havendo vários grupos que apresentam preferência por fluidos açucarados, fazendo do néctar floral parte da dieta de um adulto (Willmer 2011). Esse comportamento de regurgitar saliva e lamb

permite que as moscas possam se alimentar de néctar cujas concentrações de açúcar podem chegar até 75% (Willmer 2011).

Os dípteros possuem olhos sofisticados em comparação aos outros grupos de insetos, além da visão colorida e tricromática (Willmer 2011), o que leva à habilidade de discriminar alguns grupos de cores, como amarelo e azul (Faegri & van der Pijl 1979). Grupos como Syrphidae, Calliphoridae, Tephritidae e Anthomyiidae mostram preferência inata pela cor amarela (Weiss 2001), o que é possivelmente associado aos comprimentos de onda refletidos pelos grãos de pólen no centro da flor (Willmer 2011). Contudo, dípteros com aparato bucal mais especializado, como as Bombyliidae, parecem preferir cores rosa, violeta e azul, associadas com flores actinomorfas (Goldblatt & Manning 2000; Weiss 2001; Willmer 2011). A espécie *Usia bicolor* Macquart (Bombyliidae), por exemplo, apresenta preferência significativa pela cor rosa (Johnson & Dafni 1998). Portanto, os sinais visuais são muito utilizados a longas distâncias em busca de fontes de néctar, enquanto os sinais olfativos são mais utilizados a curtas distâncias (Weiss 2001; Willmer 2011).

No entanto, a atração dos dípteros pelas flores de engano ocorre principalmente por sinais olfativos (Weiss 2001). De fato, moscas Drosophilidae e Muscidae são conhecidas por ter a capacidade de se guiarem principalmente pelo olfato (Weiss 2001), sendo esses os principais grupos, além de Calliphoridae e Sarcophagidae, que visitam flores sapromiíófilas, conhecidas também como flores de engano (Endress 1994; Johnson & Jürgens 2010).

Dípteros não apresentam cuidado parental, portanto, eles buscam alimento para consumo próprio, sendo, portanto, menos ativos na procura de alimentos em relação aos outros insetos que cuidam de sua prole

(Faegri & van der Pijl 1979). Essas características, juntamente à utilização de diferentes fontes de alimento (além das flores), podem qualificar os dípteros como polinizadores irregulares ou incertos (Faegri & van der Pijl 1979). Isso pode ser verdade para alguns grupos, como os da subordem Nematocera, que inclui os mosquitos, e algumas famílias da subordem Brachycera, como Stratiomyidae (moscas soldados) (Willmer 2011).

Ao visitarem as flores, os dípteros carregam os grãos de pólen movendo-se a curtas distâncias entre as plantas, satisfazendo-se com pequenas quantidades de néctar devido à sua baixa demanda energética (Faegri e van der Pijl 1979; Weiss 2001; Willmer 2011). A distância média de voo entre uma planta e outra é menor que 1 metro. Dessa forma, a taxa de fecundação cruzada a partir da polinização dessas moscas pode ser pequena (Willmer 2011). Pequenos dípteros das famílias Phoridae e Chloropidae, por exemplo, permanecem por longo tempo em flores da mesma inflorescência de algumas espécies de *Acianthera* (Orchidaceae). No entanto, populações de *Acianthera* apresentam alta variabilidade genética, devido a mecanismos que as plantas desenvolveram (barreiras mecânicas, autoincompatibilidade, depressão endogâmica) e que favorecem a polinização cruzada (Borba *et al.* 2001). Esses mecanismos estão associados às espécies de orquídeas polinizadas por dípteros ou por polinizadores que permanecem longo período em flores do mesmo indivíduo (Borba *et al.* 2001).

A família Syrphidae, por sua vez, é constituída por moscas especializadas em se alimentar de pólen, dependendo, na sua fase adulta, quase exclusivamente de flores para sua alimentação (Willmer 2011). Seu deslocamento entre diferentes flores é mais sistemático e regular, sendo, por isso, reconhecidas como importantes e eficientes vetores de pólen (Willmer 2011).

Sistemas de polinização por dípteros

As espécies polinizadas por dípteros apresentam ampla variedade de formas, cores, odores e recursos florais, permitindo reconhecer dois sistemas distintos: um constituído por espécies cujas flores não possuem especialização fenotípica (*sensu* Ollerton *et al.* 2007) e são agrupadas de acordo com Faegri & van der Pijl (1979) como espécies miiófilas; e outro cujas flores são fenotipicamente especializadas. Apesar da grande diversidade floral entre as espécies polinizadas por moscas, Ollerton *et al.* (2009), ao testar a hipótese das síndromes de polinização, indicaram que a síndrome de miiófilia, assim como a de polinização por abelhas, apresentou maior poder preditivo em relação às outras síndromes.

Polinização por dípteros: sistema não especializado

O sistema não especializado de polinização por dípteros, que reúne características florais que determinam a síndrome de miiófilia, é formado por aquelas espécies cujas flores atraem um amplo espectro de visitantes florais, inclusive de outras ordens de insetos (Endress 1994). Dessa forma, algumas vezes, essas flores são enquadradas como sendo polinizadas por diversos pequenos insetos, o que pode subestimar a frequência de espécies miiófilas nas comunidades de plantas. *Dendropanax cuneatum* (Araliaceae), por exemplo, é uma espécie arbórea ocorrente em floresta semidecídua no sudeste do Brasil e apresenta flores com características comuns à síndrome de miiófilia (Pombal & Morellato 1995). No entanto, essas características também poderiam indicar polinização por diversos pequenos insetos. A partir de observações feitas por Pombal & Morellato (1995), foi registrado grande número de dípteros visitando as flores de *D. cuneatum*.

com alta frequência, sendo considerados, portanto, seus principais polinizadores. Essas autoras advertem que outras árvores tropicais, consideradas na categoria de polinização por diversos pequenos insetos, possam ser, na realidade, polinizadas principalmente por moscas.

Nesse sistema de polinização por dípteros, as flores são pequenas, actinomorfas, geralmente abertas ou apresentam tubo floral curto (Faegri & van der Pijl 1979; Willmer 2011), sem causar efeito de profundidade, ou seja, visualização da flor em um plano tridimensional, o que é comum em espécies melitófilas, especialmente aquelas polinizadas por abelhas pequenas (Faegri & van der Pijl 1979). As flores podem ser isoladas ou mais comumente agrupadas em inflorescências como umbelas ou capítulos (Willmer 2011). Apresentam cores claras, sem brilho, variando entre branca, creme e amarelo-esverdeada, podendo haver guias de néctar, além de exalar odor suave e adocicado ou não possuir odor perceptível (Faegri & van der Pijl 1979; Proctor *et al.* 1996; Willmer 2011). Os verticilos reprodutivos são expostos (Faegri & van der Pijl 1979).

A antese é diurna e as flores produzem pequena quantidade de néctar como recurso floral, sendo de fácil acesso (Proctor *et al.* 1996; Willmer 2011), podendo apresentar grande variação na concentração de açúcares. Baker (1975), compilando os dados de Percival (1974), com base em cinco espécies polinizadas por moscas, indicou que a concentração de açúcar no néctar varia de 16% a 23%. Considerando outras espécies, é possível encontrar maior variação, desde 2% em *Dendropanax cuneatum* (Pombal & Morellato 1995) a 68% em *Avicennia schaueriana* (Acanthaceae) (Nadia *et al.* 2013). O néctar de flores polinizadas por dípteros é geralmente rico em hexoses (frutose e glicose) e pobre em aminoácidos, excetuando-se o de flores polinizadas por moscas saprófilas, que é rico em aminoácidos (Proctor *et al.* 1996).

Cordia multispicata (Boraginaceae) e *Borreria alata* (Rubiaceae) são exemplos típicos do sistema não especializado de polinização por dípteros, com flores brancas, actinomorfas, tubo curto, fácil acesso ao néctar e agrupadas em inflorescências (Machado & Loiola 2000). Essas características também permitem o acesso ao néctar a outros visitantes florais, como abelhas e borboletas. No entanto, a alta frequência de moscas Syrphidae indica esse grupo de insetos como o principal polinizador dessas duas espécies vegetais (Machado & Loiola 2000). Outro exemplo é a espécie de mangue *Avicennia schaueriana*. Suas flores também apresentam tubo curto, são brancas com guia de néctar amarelo no centro do tubo da corola. O principal polinizador registrado para a espécie foi *Palpada albifrons* (Syrphidae), que apresenta alta frequência de visitas e tamanho do corpo compatível com a organização das estruturas reprodutivas da flor (Nadia *et al.* 2013). Dinkel & Lunau (2001) observaram que uma espécie de Syrphidae, *Eristalis tenax*, apresenta o comportamento inato de estender sua probóscide em busca de alimento, quando estimulada por sinais visuais que imitam flores brancas com o centro amarelo (representando um guia de néctar). Se isso puder ser aplicado para outras Syrphidae, as flores de *A. schaueriana* podem ser consideradas como adaptadas à polinização por esse grupo de moscas.

Polinização por dípteros: sistemas especializados

Os sistemas fenotipicamente especializados de polinização por moscas podem ser divididos em dois grupos com características florais bem distintas: sapromiiofilia, que está associada às flores de engodo (Faegri & van der Pijl 1979; Proctor *et al.* 1996; Willmer 2011), e o grupo de espécies que são polinizadas por moscas de probóscide longa (Goldblatt & Manning 2000).

Sapromiiofilia

A síndrome de sapromiiofilia está relacionada à polinização por dípteros atraídos por matéria orgânica em decomposição. As flores atraem de forma enganosa esses insetos, que buscam por locais adequados para ovipor (Proctor *et al.* 1996; Dobson 2006). Dessa forma, não houve especialização ou adaptações das moscas a esse sistema de polinização (Faegri & van der Pijl 1979), pois as mesmas não são beneficiadas na interação. Por outro lado, as flores se especializaram, mostrando várias adaptações associadas a esse sistema (Faegri & van der Pijl 1979). Diversos grupos taxonômicos apresentam esse mecanismo de polinização, sendo Aristolochiaceae, Apocynaceae-Asclepiadoideae, Araceae e Orchidaceae as principais famílias (Proctor *et al.* 1996). Entre as moscas envolvidas nesse modo de polinização, são conhecidos representantes de Calliphoridae, Sarcophagidae, Muscidae, Anthomyiidae e Drosophilidae (Endress 1994; Dobson 2006).

Entre as flores que atraem moscas saprófilas para polinização, podemos ainda discriminar dois tipos morfológicos. No primeiro os insetos são atraídos e logo liberados, e o segundo no qual os insetos ficam aprisionados por um longo período, geralmente por 24 horas ou mais (Proctor *et al.* 1996). O primeiro mecanismo engloba as flores que imitam fungos, as quais geralmente apresentam-se em forma de taça, de cor marrom, com manchas esbranquiçadas translúcidas na parte inferior do cálice, nas quais a umidade é bastante elevada em comparação com outras áreas vizinhas da flor. Nessa região, as moscas fêmeas depositam seus ovos (Proctor *et al.* 1996). Esse conjunto de características pode ser conhecido como sendo uma síndrome à parte, denominada micetofilia (Willmer 2011), devido ao fato de as flores imitarem os fungos utilizados por espécies da família Mycetophilidae

para ovipor (Faegri & van de Pijl 1979). Na família Saxifragaceae, podemos encontrar vários exemplos de plantas polinizadas por Mycetophilidae, tais como *Tolmiea menziesii* (Goldblatt *et al.* 2004) e espécies de *Mitella* (Okuyama *et al.* 2004; 2008). Entretanto, representantes de outras famílias, Sciaridae, Phoridae e Cecidomyiidae, também são conhecidos por usarem cogumelos como locais para sua reprodução (Dobson 2006). Os odores emitidos por esses fungos são muito variados e apenas poucas espécies de plantas, conhecidas por serem polinizadas por moscas fungívoras, já foram estudadas com respeito aos odores florais e se há alguma similaridade com os odores exalados pelos fungos correspondentes (Dobson 2006). Um trabalho recente (Johnson & Jürgens 2010) investigou os odores das flores de *Clathrus archeri* (Clathraceae) na África do Sul, polinizada por espécies de moscas das famílias Calliphoridae, Sarcophagidae e Muscidae. O trabalho reforça a hipótese de convergência evolutiva entre odores que mimetizam carniça e fezes emitidos por fungos e algumas flores de angiospermas, envolvendo, portanto, dois reinos distintos.

O segundo mecanismo é caracterizado por flores protogínicas, exceto em Asclepiadoideae. Essas flores são tubulosas, com perianto especialmente modificado formando uma armadilha (Faegri & van der Pijl 1979; Proctor *et al.* 1996). No interior do tubo, há longos tricomas que previnem os insetos de retornarem para fora da flor, direcionando-os cada vez mais para o interior do tubo. Circundando os órgãos reprodutivos, há um anel translúcido e claro sugerindo uma falsa saída (Fig. 11.1), estimulando as moscas a irem em direção onde se encontram as estruturas reprodutivas. Após efetuar a polinização, o tubo floral torna-se horizontal e os tricomas murçam, permitindo a saída das moscas (Proctor *et al.* 1996). Exemplos típicos são *Arum maculatum* e várias espécies de *Aristolochia* (Faegri & van der Pijl 1979).

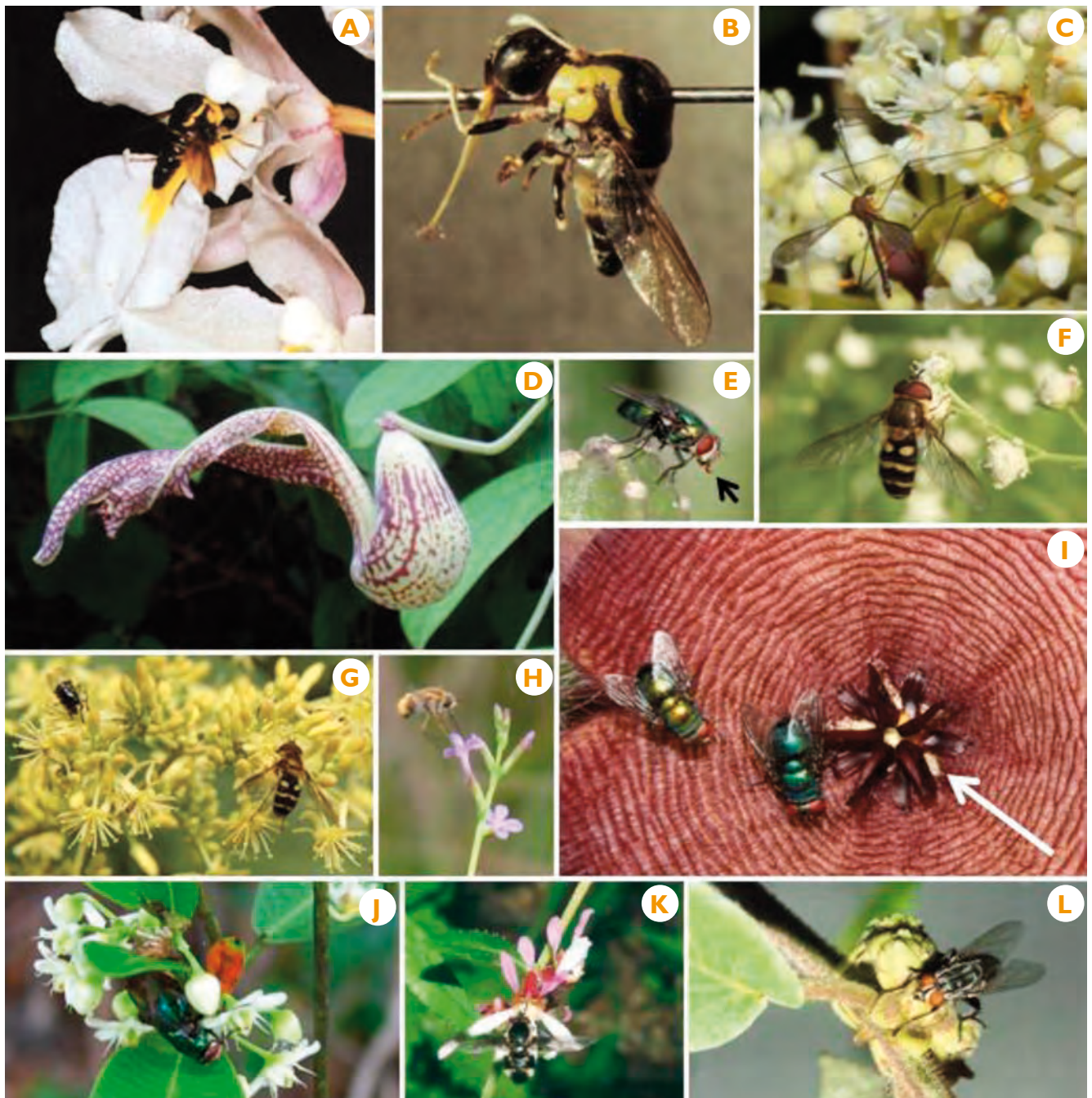


Figura 12.1 (A) *Philopota* sp. (Acroceridae) tocando coluna da flor de *Rodriguezia bahiensis* (foto de Raquel Carvalho) e (B) com polinário aderido ao seu dorso (foto de Raquel Carvalho e Isabel Machado). (C) Pernilongo coletando néctar em flores de *Miconia theazans* em São Luís do Paraitinga, São Paulo (foto de Vinicius Brito). (D) Flores com atributos sapromiíófilos: *Aristolochia gibertii* evidenciando a câmara na qual as moscas ficam apreendidas por uma noite (foto de Cary Bass via creative commons). (E) *Stapelia gigantea* (Apocynaceae introduzida no Brasil), mosca com polinário aderido ao aparelho bucal (seta) e (I) ovipositando (ovos na ponta da seta) no centro da flor em Campinas, São Paulo (fotos de Carlos Eduardo Pereira Nunes). (F) Flores com sistema de polinização funcionalmente generalista sendo visitadas por moscas para coleta de pólen ou (G) de néctar em Maripá, Paraná (fotos de André Rech). (H) Flores tubulares sendo visitadas para coleta de néctar por moscas Bombyliidae em Mucujai, Roraima (foto de André Rech) e (K) em Boa Vista, Paraíba (foto de Tarcila Nadia). (J) Moscas generalistas das famílias Calliphoridae em flores de *Blepharodon nitidum* (Apocynaceae-Asclepiadoideae) em Lençóis, Bahia (foto de Tarcila Nadia) e (L) Sarcophagidae em flor de outra Apocynaceae-Asclepiadoideae (foto de Tarcila Nadia).

Polinização por moscas de probóscide longa

A polinização por moscas de probóscide longa não é muito comum, tendo sido registrada pela primeira vez no sul da África, em 1908, por Marloth (*apud* Goldblatt & Manning 2000), posteriormente descrita por Vogel em 1954 e reconhecida como sistema de polinização por Whitehead *et al.* apenas em 1987. Esse sistema de polinização é bastante distinto da síndrome de miofilia descrita por Faegri & van der Pijl (1979) e até mesmo da sapromiofilia, descrita anteriormente. Suas flores são geralmente zigomórficas, com tubo floral alongado e cores vivas. As estruturas sexuais podem estar inclusas ou exertas, mantidas distantes da fonte de néctar (Goldblatt & Manning 2000; Goldblatt *et al.* 2001).

As flores apresentam notáveis guias de néctar e a concentração de açúcar normalmente varia de 20% a 30% (Goldblatt & Manning 2000; Willmer 2011). A quantidade de néctar produzida é geralmente pequena, variando de 1 a 5 µl, com extremos já registrados abaixo de 0,5 µl e acima de 10 µl por flor (Goldblatt & Manning 2000). Outra diferença em relação à síndrome de miofilia está na composição do néctar. Enquanto flores polinizadas por moscas de probóscide curta (Muscidae, Syrphidae e Phoridae) produzem néctar rico em frutose e glicose, as espécies polinizadas por moscas de probóscide longa produzem néctar rico em sacarose, semelhante às plantas polinizadas por abelhas de probóscide longa (Goldblatt *et al.* 1995; Goldblatt & Manning 1999). Talvez, insetos fisicamente ativos de corpo grande, que parem no ar ao se alimentar, independente da ordem (Diptera ou Hymenoptera), requeiram fontes de energia ricas em sacarose (Goldblatt *et al.* 1995).

Rebello *et al.* (1985 *apud* Goldblatt & Manning 2000) consideraram esse conjunto de características

descritas anteriormente como uma síndrome de polinização denominada rinomiofilia (“rhinomyophily”), mas Goldblatt & Manning (2000) sugeriram como termo mais direto polinização por moscas de probóscide-longa (*long-proboscid fly pollination*). Esse sistema de polinização está distribuído em diferentes grupos de plantas, destacando-se Iridaceae, Geraniaceae, Ericaceae e Orchidaceae (Goldblatt & Manning 2000).

Vários trabalhos com Orchidaceae têm sido desenvolvidos com relação à polinização por moscas de probóscide longa, especialmente na África do Sul. Nessa linha pode-se citar o trabalho de Combs & Pauw (2009), envolvendo *Disa karooica* e a mosca Tabanidae *Philoliche gulosa*. Na verdade trata-se de um conjunto de evidências associadas ao complexo envolvendo *Disa draconis*. Atributos comuns entre essas espécies do complexo *Disa* são a ausência de néctar nos longos esporões da flor, o que sugere que as flores atraem as moscas por engano, mimetizando flores nectaríferas de uma Geraniaceae (*Pelargonium stipulaceum*) muito abundante na área. As duas espécies de plantas são sincronopátricas, semelhantes com relação à cor e ao tamanho do tubo da corola e partilham os mesmos polinizadores.

O sistema de polinização por dípteros de probóscide longa pode ser um bom modelo para testar a coevolução em espécies interagentes. Com base na teoria darwiniana da coevolução, Anderson & Johnson (2007) testaram a correlação entre o comprimento da probóscide da mosca *Prosoeca ganglbaueri* (Nemestrinidae) e o comprimento do tubo da corola de *Zaluzianskya microsiphon* (Scrophulariaceae) em várias populações da África do Sul, onde essas espécies interagem. Além disso, eles avaliaram qual variável preditiva explica melhor a variação interpoblacional dessas estruturas, considerando prováveis efeitos abióticos, como latitude, longitude e altitude,

e efeitos alométricos, como largura do tórax da mosca e diâmetro da flor. Os comprimentos da corola e da probóscide da mosca estiveram significativamente correlacionados, sendo o comprimento da probóscide a variável que melhor explica a variação do comprimento da corola (Anderson & Johnson 2007). Dessa forma, esses autores mostraram a forte seleção que o polinizador exerce nos atributos florais, além de seus resultados estarem de acordo com a teoria do mosaico geográfico de coevolução (*sensu* Thompson 2005).

Distribuição das espécies polinizadas por moscas

Há poucos sistemas de polinização por moscas nas áreas temperadas do hemisfério norte, sendo estes mais comuns nas regiões tropicais e temperadas do hemisfério sul (Weiss 2001). Como destaque, podemos citar a polinização por moscas de probóscide longa (25-60 mm), da família Nemestrinidae, na África do Sul (Goldblatt & Manning 1999; Weiss 2001); polinização por Bombyliidae em regiões semi-áridas; grande diversidade de flores polinizadas por dípteros em áreas montanhosas e no Ártico (Weiss 2001); e em manguezais do Nordeste do Brasil, onde moscas Syrphidae desempenham papel chave na polinização (Nadia 2009).

Os dípteros também constituem o principal componente da fauna de polinizadores da região andina, no Chile (Arroyo *et al.* 1982). Levando em consideração o gradiente altitudinal, a porcentagem de plantas polinizadas por moscas varia de 38% na faixa entre 2.200 a 2.600 m a 60% acima de 3.100 m na região dos Andes, tornando-se a principal forma de polinização em altitudes mais elevadas (Arroyo *et al.* 1982). Em uma região mais ao sul da Cordilheira dos Andes, na Patagônia, Argentina, a partir de uma

análise de gradiente de precipitação, foi constatado que, entre os insetos visitantes florais, as moscas dominavam regiões mais úmidas, sendo substituídas pelas abelhas em regiões mais secas, e os autores acreditam ser esse um padrão global (Devoto *et al.* 2005).

Aspectos evolutivos

Os primeiros dípteros surgiram no final do Triássico, cerca de 100 milhões de anos antes do surgimento das angiospermas, entre o fim do Jurássico e início do Cretáceo (Yeates & Wiegmann 2005). Acredita-se que esses dípteros já possuíam aparato bucal do tipo lambedor, que é apropriado para tomar néctar de flores, pois obtinham originalmente fontes de carboidratos a partir de secreções viscosas ricas em açúcar produzidas por alguns Hemiptera (Thien *et al.* 2000; Yeates & Wiegmann 2005). Dessa forma, a interação entre flores e moscas pode ser considerada um dos primeiros sistemas de polinização que se desenvolveu nas angiospermas (Thien *et al.* 2000; Thien *et al.* 2009).

A polinização por moscas é amplamente distribuída entre as angiospermas basais, sendo encontrada em Cabombaceae, todas as famílias de Austrobaileyales, algumas Annonaceae, Monimiaceae, Lauraceae, Winteraceae, Saururaceae, Piperaceae e Aristolochiaceae (Endress 2010). Entre as características florais típicas desses grupos, pode ser destacada a presença de flores hermafroditas, protogínicas, que produzem odor e regulam a temperatura (termogênese) (Thien *et al.* 2000; Endress 2010). A produção de néctar não é comum, havendo, portanto, outros recursos disponíveis como pólen, tecidos para alimento, calor, abrigo e locais para reprodução (Endress 2010), sendo a ocorrência de flores de engano bastante comum (Thien *et al.* 2009).

A especialização para a polinização por moscas nas angiospermas basais está associada à termogênese e algumas vezes ao gigantismo floral, podendo ser encontrada em Nymphaeaceae, Annonaceae, Magnoliaceae e Aristolochiaceae (Endress 2010). Esse último parece ter evoluído em associação com polinizadores de tamanho pequeno, como alguns besouros ou moscas saprófilas, mais do que com polinizadores de corpo grande. Essas flores podem ter se adaptado a esses pequenos polinizadores, pois seu grande tamanho facilita o aprisionamento temporal dos insetos, a termorregulação e permite mimetizar carcaças de animais (Davis *et al.* 2008).

Em relação aos dípteros, os grupos associados às angiospermas basais incluem tanto taxas menos derivadas das subordens Nematocera (famílias Cecidomyiidae, Mycetophilidae, Sciaridae, Ceratopogonidae e Chironomidae) e Brachycera (famílias Lauxaniidae e Ephydriidae), como taxas mais derivadas, que também se alimentam de pólen, tais como Bombyliidae, Syrphidae e Muscidae (Thien *et al.* 2009). Entre esses grupos, nem todos se especializaram como visitantes florais, com exceção de Bombyliidae e Syrphidae (Proctor *et al.* 1996; Willmer 2011).

Apesar de as moscas estarem supostamente associadas à polinização das primeiras angiospermas, em diversos outros grupos de plantas a polinização por moscas pode ser um caráter derivado. Nos Andes, por exemplo, a polinização por moscas parece ter sido desenvolvida a partir de espécies primariamente polinizadas por abelhas (Arroyo *et al.* 1982). No gênero *Ixia* (Iridaceae), em que há grande radiação adaptativa a diferentes vetores de pólen, a polinização por moscas também parece ter evoluído a partir de espécies polinizadas por abelhas de grande porte (Goldblatt *et al.* 2000).

A coevolução entre moscas de probóscide longa e as plantas polinizadas por elas é evidente no sul da África. Anderson & Johnson (2009) analisaram o conjunto de 20 espécies de plantas polinizadas por uma mosca de probóscide longa, *Prosoeca ganglbaueri* (Nemestrinidae), cujo comprimento da probóscide varia de 20 a 50 mm em diferentes localidades no sul da África. Esses autores constataram a covariação entre o comprimento da probóscide e do tubo da corola dessas espécies, evidenciando convergência fenotípica entre espécies simpátricas e divergência entre as alopátricas. Como explicação, os autores afirmaram que a probóscide das moscas pressionaria as plantas com relação à ocorrência de flores com diferentes comprimentos de corola, resultando assim em um padrão de covariação geográfica e evolução convergente em escala local.

Estudos de caso: polinização por moscas em Nymphaeaceae e Orchidaceae

Entre as angiospermas basais, podemos destacar a família Nymphaeaceae como exemplo de espécies polinizadas principalmente por moscas. O gênero *Nuphar* ocorre em todo o hemisfério norte, sendo constituído por treze espécies. A princípio, observações feitas por Schneider & Moore (1977) em *Nuphar advena* (considerada pelos autores como *Nuphar lutea* subsp. *macrophylla*) (Lippok *et al.* 2000) constataram que o besouro *Donacia piscatrix* é seu polinizador efetivo. Além disso, registros fósseis têm indicado total dependência de besouros *Donacia* pelas espécies de Nymphaeaceae para se alimentar e ovipositar e, dessa forma, a polinização por besouros tem sido considerada a condição ancestral e predominante para o gênero *Nuphar* (Lippok *et al.* 2000). No entanto, Lippok *et al.* (2000), ao avaliarem a efetividade de

besouros *Donacia* na polinização de espécies desse gênero, observaram que das cinco espécies observadas, todas são polinizadas por moscas, enquanto a importância da polinização por abelhas e besouros varia entre as espécies e os locais de ocorrência. Além disso, para duas espécies, *N. lutea* e *N. pumila*, as moscas atuam como principais polinizadores.

Ainda em relação ao gênero *Nuphar*, suas flores diferem morfológicamente com respeito ao comprimento das anteras, tamanho do disco estigmático e quantidade de néctar produzido. Dessa forma, acreditava-se que essas diferenças ocorriam devido à adaptação a diferentes tipos de polinizadores. No entanto, Lippok *et al.* (2000) observaram que a contribuição relativa de abelhas, besouros e moscas, na polinização de espécies de *Nuphar* está mais associada à abundância relativa desses insetos do que às diferenças morfológicas entre as flores.

Em relação às Orchidaceae, vários trabalhos têm sido desenvolvidos relatando o sistema de polinização por moscas na família. O gênero *Bulbophyllum* é um dos maiores da família e junto com a subtribo Pleurothallidinae consistem da maioria das espécies miiófilas em Orchidaceae (Christensen 1994). Algumas espécies desse gênero apresentam um mecanismo especial de polinização, no qual a mosca pousa no labelo articulado empurrando-o para baixo e, ao passar pelo ponto de equilíbrio caminhando em direção ao recurso floral, o labelo retorna à sua posição inicial pressionando a mosca contra a coluna da flor, fazendo com que a polínia fique aderida ao seu corpo (Ridley 1890 *apud* Borba & Semir 1998).

Em *Bulbophyllum involutum* (Sazima 1978; Borba & Semir 1998), *B. ipanemense* e *B. weddellii* (Borba & Semir 1998), o mecanismo de polinização ainda é mais intrigante, havendo a ação conjunta de dois agentes, moscas do gênero *Pholeomyia* (Milichiidae) e

o vento. Como *Pholeomyia* é constituído por moscas muito leves, seu peso não é suficiente para desencadear o mecanismo descrito anteriormente. Dessa forma, essas moscas polinizadoras ficam presas às flores apenas quando o labelo é movido pelo vento, pressionando-as contra a coluna. Ao se soltar após 10 a 60 minutos, as moscas carregam então a polínia, que se aderiu à parte dorsal do seu tórax (Borba & Semir 1998). Borba & Semir (1998) relataram ainda que as mesmas espécies de *Pholeomyia* visitaram as flores das espécies de *Bulbophyllum* em campo e em casa de vegetação, mesmo distando entre si 310 ou 540 km, mostrando a especificidade na polinização dessas espécies.

Além de Milichiidae, há registros de outras famílias de dípteros, tais como Tachinidae, Chloropidae e Sciaridae, atuando na polinização de outras sete espécies de *Bulbophyllum* neotropicais (*B. adiamantinum*, *B. bidentatum*, *B. epiphytum*, *B. glutinosum*, *B. insectiferum*, *B. plumosum*, *B. regnellii*). Entre essas, *B. epiphytum* apresenta mecanismo de polinização diferente do descrito anteriormente para o gênero. Nesse caso, o visitante é forçado a passar pelo estreito tubo floral para obter néctar, ficando preso à coluna da flor, sendo esse um mecanismo comum para espécies de Orchidaceae com flores tipo goela (Verola 2002).

Até mesmo em orquídeas com sistemas de polinização diversos, também pode haver polinização efetiva por moscas. *Rodriguezia bahiensis* (subtribo Oncidiinae) apresenta amplo espectro de visitantes florais, envolvendo beija-flores e insetos himenópteros, dípteros e lepidópteros. No entanto, duas espécies de moscas do gênero *Philopota*, família Acroceridae (Fig. 11.1) foram consideradas como os polinizadores efetivos, além da abelha *Xylocopa* (*Neoxylocopa*) *suspecta*, uma vez que seu comportamento ocasionou o transporte de polínias para a cavidade estigmática de forma eficaz (Carvalho & Machado 2006).

Podemos citar ainda, para a família Orchidaceae, alguns exemplos que envolvem flores de engano e moscas de probóscide longa. Duas espécies raras de orquídeas da África do Sul, *Brownleea galpinii* ssp. *major* (produtora de néctar) e *Disa cephalotes* ssp. *cephalotes* (sem recurso) mimetizam as flores de *Scabiosa columbaria*, uma Dipsacaceae simpátrica, muito comum no local e produtora de néctar (Johnson *et al.* 2003). As flores das orquídeas não exalam odor e têm tamanhos e espectro de reflectância de cores semelhantes aos das flores de *Scabiosa columbaria*. A soma desses fatores na opinião dos autores faz com que as moscas não consigam distinguir as flores das duas espécies no campo. Dessa forma, as espécies de orquídeas são polinizadas exclusivamente por moscas de probóscide longa das famílias Tabanidae e Nemestrinidae, as quais também tomam néctar de flores de *S. columbaria*.

Outro mecanismo de engano, envolvendo polinização por moscas em orquídeas, é o caso de *Epipactis veratrifolia* (Stöckl *et al.* 2011). Os autores desse trabalho analisaram os compostos voláteis presentes nas flores dessa espécie de orquídea, além de realizarem experimentos eletrofisiológicos com a mosca *Episyrphus balteatus* para testar se a mesma é capaz de perceber aqueles compostos florais. As larvas dessa mosca se alimentam de afídeos, que emitem odor característico. Além das flores de *E. veratrifolia* mimetizarem a forma e cor dos afídeos, elas emitem odor cuja composição é semelhante ao dos afídeos. O sinal visual, cor e forma, atraem as fêmeas de *E. balteatus*, enquanto o sinal olfativo estimula-as a ovipor, mesmo não havendo afídeos nas flores. Nesse ato, as moscas efetuam a polinização.

Conclusão

A interação entre flores e moscas polinizadoras é uma antiga história com contribuições significativas

na diversificação das angiospermas e dos dípteros. Devido a isso, podemos encontrar diversos sistemas de polinização, dificultando o estabelecimento de padrões gerais. No entanto, é possível definir pelo menos três sistemas de polinização por Diptera, considerando grupos específicos: 1) constituído por flores com especialização fenotípica e moscas não especializadas em flores como, por exemplo, a interação entre flores de Aristolochiaceae e dípteros Sarcophagidae e Drosophilidae; 2) constituído por moscas especializadas em se alimentar em flores e plantas que não apresentam especialização floral para polinização por moscas como, por exemplo, a interação entre dípteros Syrphidae e algumas espécies de Boraginaceae e Rubiaceae; e 3) constituído por espécies de plantas e de moscas nos quais ambos os grupos apresentam especialização como, por exemplo, as interações entre moscas de probóscide longa e flores de Orchidaceae.

Referências bibliográficas

- Anderson, B. & Johnson, S.D. 2007. The geographical mosaic of coevolution in a plant-pollinator mutualism. **Evolution**, 62, 220-225.
- Anderson, B. & Johnson, S.D. 2009. Geographical covariation and local convergence of flower depth in a guild of fly-pollinated plants. **New Phytologist**, 182, 533-540.
- Arroyo, M.T.K.; Primack, R. & Armesto, J. 1982. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of Central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. **American Journal of Botany**, 69, 82-97.
- Baker, H.G. 1975. Sugar concentrations in nectars from hummingbird flowers. **Biotropica**, 7, 37-41.
- Borba, E.L. & Semir, J. 1998. Wind-assisted fly pollination in three *Bulbophyllum* (Orchidaceae) species occurring in the Brazilian Campos Rupestres. **Lindleyana**, 13, 203-218.
- Borba, E.L. & Semir, J. 2001. Pollinator specificity and convergence in fly-pollinated *Pleurothallis* (Orchidaceae) species: a multiple population approach. **Annals of Botany**, 88, 75-88.
- Borba, E.L.; Felix, J.M.; Solferini, V.N. & Semir, J. 2001. Fly-pollinated *Pleurothallis* (Orchidaceae) species have high genetic variability: evidence from isozyme markers. **American Journal of Botany**, 88, 419-428.

- Carvalho, R. & Machado, I.C. 2006. *Rodriguezia bahiensis* Rchb.f.: biologia floral, polinizadores e primeiro registro de polinização por moscas Acroceridae em Orchidaceae. **Revista Brasileira de Botânica**, 29, 461-470.
- Christensen, D.E. 1994. Fly pollination in the Orchidaceae. Pp. 415-454. In: Arditti, J. (ed.). **Orchid biology: reviews and perspectives**. New jersey, John Wiley & Sons, Inc.
- Combs, J.K. & Pauw, A. 2009. Preliminary evidence that the long-proboscid fly, *Philoliche gulosa*, pollinates *Disa karooica* and its proposed Batesian model *Pelargonium stipulaceum*. **South African Journal of Botany**, 75, 757-761.
- Davis, C.C.; Endress, P.K. & Baum, D.A. 2008. The evolution of floral gigantism. **Current Opinion in Plant Biology**, 11, 49-57.
- Devoto, M.; Medan, D. & Montaldo, N.H. 2005. Patterns of interaction between plants and pollinators along an environmental gradient. **Oikos**, 109, 461-472.
- Dinkel, T. & Lunau, K. 2001. How drone flies (*Eristalis tenax* L., Syrphidae, Diptera) use floral guides to locate food sources. **Journal of Insect Physiology**, 47, 1111-1118.
- Dobson, H.E.M. 2006. Relationship between floral fragrance composition and type of pollinator. Pp. 147-198. In: Dudareva, N. & Pichersky, E. (eds.) **Biology of floral scent**. Florida, Taylor & Francis Group.
- Endress, P.K. 1994. **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**. Cambridge, Cambridge University Press, 511pp.
- Endress, P.K. 2010. The evolution of floral biology in basal angiosperms. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, 365, 411-421.
- Faegri, K. & van der Pijl, L. 1979. **The principles of pollination ecology**. Oxford, Pergamon Press, 244pp.
- Goldblatt, P. & Manning, J.C. 1999. The long-proboscid fly pollination system in *Gladiolus* (Iridaceae). **Annals of the Missouri Botanical Garden**, 86, 758-774.
- Goldblatt, P. & Manning, J.C. 2000. The long-proboscid fly pollination system in Southern Africa. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, 87, 146-170.
- Goldblatt, P.; Bernhardt, P. & Manning, J.C. 2000. Adaptive radiation of pollination mechanisms in *Ixia* (Iridaceae: Crocoideae). **Annals of the Missouri Botanical Garden**, 87, 564-577.
- Goldblatt, P.; Bernhardt, P.; Vogan, P. & Manning, J.C. 2004. Pollination by fungus gnats (Diptera: Mycetophilidae) and self-recognition sites in *Tolmiea menziesii* (Saxifragaceae). **Plant Systematics and Evolution**, 244, 55-67.
- Goldblatt, P.; Manning, J.C. & Bernhardt, P. 1995. Pollination biology of *Lapeirousia* subgenus *Lapeirousia* (Iridaceae) in Southern Africa; floral divergence and adaptation for long-tongued fly pollination. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, 82, 517-534.
- Goldblatt, P.; Manning, J.C. & Bernhardt, P. 2001. Radiation of pollination systems in *Gladiolus* (Iridaceae: Crocoideae) in Southern Africa. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, 88, 713-734.
- Johnson, S.D. & Dafni, A. 1998. Response of bee-flies to the shape and pattern of model flowers: implications for floral evolution in a Mediterranean herb. **Functional Ecology**, 12, 289-297.
- Johnson, S.D. & Jürgens, A. 2010. Convergent evolution of carrion and faecal scent mimicry in fly-pollinated angiosperm flowers and a stinkhorn fungus. **South African Journal of Botany**, 76, 796-807.
- Johnson, S.D., Alexandersson, R. & Linder, H.P. 2003. Experimental and phylogenetic evidence for floral mimicry in a guild of fly-pollinated plants. **Biological Journal of Linnean Society**, 80, 289-304.
- Larson, B.M.H., Kevan, P.G. & Inouye, D.W. 2001. Flies and flowers: taxonomic diversity of anthophiles and pollinators. **Canadian Entomologist**, 133, 439-465.
- Lippok, B.; Gardine, A.A.; Williamson, P.S. & Renner, S.S. 2000. Pollination by flies, bees, and beetles of *Nuphar ozarkana* and *N. advena* (Nymphaeaceae). **American Journal of Botany**, 87, 898-902.
- Machado, I.C. & Loiola, M.I. 2000. Fly pollination and pollinator sharing in two synchronopatric species: *Cordia multispicata* (Boraginaceae) and *Borreria alata* (Rubiaceae). **Revista Brasileira de Botânica**, 23, 305-311.
- Moore, J. 2003. **Uma introdução aos invertebrados**. São Paulo, Santos Livraria Editora, 356pp.
- Nadia, T.L. 2009. **Fenologia, ecologia da polinização e reprodução de espécies de manguezal, no município de Goiana-PE**. Tese de Doutorado. Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Brasil.
- Nadia, T.L.; Menezes, N.L. & Machado, I.C. 2013. Floral traits and reproduction of *Avicennia schaueriana* Moldenke (Acanthaceae): a generalist pollination system in the Lamiales. **Plant Species Biology**, 28, 70-80.
- Okuyama, Y.; Kato, M. & Murakami, N. 2004. Pollination by fungus gnats in four species of the genus *Mitella* (Saxifragaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, 144, 449-460.
- Okuyama, Y.; Pellmyr, O. & Kato, M. 2008. Parallel floral adaptations to pollination by fungus gnats within the genus *Mitella* (Saxifragaceae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 46, 560-575.
- Ollerton, J. & Liede, S. 1997. Pollination system in the Asclepiadaceae: a survey and preliminary analysis. **Biological Journal of the Linnean Society**, 62, 593-610.
- Ollerton, J.; Killick, A.; Lamborn, E.; Watts, S. & Whiston, M. 2007. Multiple meanings and modes: on the many ways to be a generalist flower. **Taxon**, 56, 717-728.

- Ollerton, J.; Masinde, S.; Meve, U.; Picker, M. & Whittington, A. 2009. Fly pollination in *Ceropegia* (Apocynaceae: Asclepiadoideae): biogeographic and phylogenetic perspectives. **Annals of Botany**, 103, 1501-1514.
- Percival, M. 1974. Floral ecology of coastal scrub in Southeast Jamaica. **Biotropica**, 6, 104-129.
- Pombal, E.C.P. & Morellato, P.C. 1995. Polinização por moscas em *Dendropanax cuneatum* Decne. & Planch. (Araliaceae) em floresta semidecídua no sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, 18, 157-162.
- Proctor, M.; Yeo, P. & Lack, A. 1996. **The natural history of pollination**. Portland, Timber Press, Inc., 479pp.
- Ruppert, E.E.; Barnes, R.D. & Fox, R.S. 2005. **Zoologia dos invertebrados**. São Paulo, Livraria Roca Ltda, 1168pp.
- Sazima, M. 1978. Polinização por moscas em *Bulbophyllum warmingianum* Cogn. (Orchidaceae), na Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, 1, 133-138.
- Schneider, E.L. & Moore, L.A. 1977. Morphological studies of the Nymphaeaceae. VII. The floral biology of *Nuphar lutea* subsp. *macrophylla*. **Brittonia**, 29, 88-99.
- Stöckl, J.; Brodmann, J.; Dafni, A.; Ayasse, M. & Hansson, B.S. 2011. Smells like aphids: orchid flowers mimic aphid alarm pheromones to attract hoverflies for pollination. **Proceedings of the Royal Society B**, 278, 1216-1222.
- Thien, L.B.; Azuma, H. & Kawano, S. 2000. New perspectives on the pollination biology of basal angiosperms. **International Journal of Plant Sciences**, 161(6 Suppl.), S225-S235.
- Thien, L.B.; Bernhardt, P.; Devall, M.S.; Chen, Z.D.; Luo, Y.B.; Fan, J.H.; Yuan, L.C. & Williams, J.H. 2009. Pollination biology of basal angiosperms (ANITA grade). **American Journal of Botany**, 96, 166-182.
- Thompson, J.N. 2005. **The Geographic mosaic of coevolution**. Chicago, University of Chicago Press.
- Van der Pijl, L. & Dodson, C.H. 1966. **Orchid flowers: their pollination and evolution**. Coral Gables, University of Miami Press.
- Verola, C.F. 2002. Biologia floral e sistemas de reprodução em espécies de *Bulbophyllum* (Orchidaceae) ocorrentes em mata de galeria, campo rupestre e floresta estacional. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brasil.
- Vogel, S. 1954. **Blütenbiologische Typen als Elemente der Sippegliederung**. Jena: Gustav Fischer Verlag.
- Weiss, M.R. 2001. Vision and learning in some neglected pollinators: beetles, flies, moths, and butterflies. p. 171-190. In: Chittka, L. & Thomson, J.D. (eds.). **Cognitive ecology of pollination**. Cambridge, Cambridge University Press, 344pp.
- Whitehead, V.B.; Giliomee, J.H. & Rebelo, A.G. 1987. Insect pollination in the Cape flora. Pp. 52-82. In: Rebelo, A.G. (ed.). **A preliminary synthesis of pollination biology in the Cape flora**. Pretoria, CSIR.
- Willmer, P. 2011. **Pollination and floral ecology**. Princeton, Princeton University Press, 778pp.
- Yeates, D.K. & Wiegmann, B.M. 2005. Phylogeny and evolution of Diptera: recent insights and new perspectives. p. 14-44. In: Yeates, D.K. & Wiegmann, B.M. (eds.) **The evolutionary biology of flies**. New York, Columbia University Press, 430pp.



* Capítulo 13 *

Polinização por vespas

Rodrigo Augusto Santinelo Pereira

Departamento de Biologia – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo – Av. Bandeirantes, 3.900 – CEP: 14040-130 – Ribeirão Preto-SP – Brasil. e-mail: raspereira@yahoo.com.br

Este capítulo discute o papel das vespas como polinizadoras, situando-as no contexto geral de polinização por insetos. Informações disponíveis na literatura foram utilizadas para classificar as vespas em polinizadores generalistas, polinizadores especializados em plantas sem recursos (polinização por engano) e polinizadores especializados em plantas com recursos. Muito embora várias espécies de vespas sejam visitantes florais generalistas, alguns grupos, tais como o gênero *Hemipepsis* (Pompilidae), a subfamília Masarinae (Vespidae) e a família Agaonidae se especializaram em alguns táxons ou guildas de plantas. A família Agaonidae se diversificou exclusivamente em associação com o gênero *Ficus*, representando um caso extremo de especialização entre as vespas polinizadoras. O gênero *Ficus* apresenta um grande número de espécies no Brasil, configurando um bom material de estudo disponível para aprofundamentos de questões relacionadas com a evolução de mutualismos altamente especializados. O desenvolvimento das vespas polinizadoras do figo ocorre dentro das inflorescências das figueiras. Dessa forma, a prole das vespas e os embriões das plantas competem pelo mesmo suprimento de recursos ao longo dos seus desenvolvimentos iniciais. Esse conflito levou à evolução de diversos mecanismos que promovem o balanceamento da polinização e da predação de sementes, tais como as sanções que levam ao aborto de frutos superexplorados pelas larvas das vespas. Ao longo do texto esses casos e outros aspectos da história natural das principais classes de polinização por vespa é apresentada e os aspectos evolutivos, quando disponíveis, são discutidos. Conclui-se que as vespas não devem ser negligenciadas como polinizadoras, pelo contrário, destacam-se por participar de uma grande diversidade de mecanismos de polinização, desempenhando um papel importante na reprodução de muitas espécies de plantas.

Introdução

Os insetos constituem o principal agente de polinização em muitos ecossistemas (Schowater 2000), sendo que os himenópteros, particularmente as abelhas (Capítulo 9), destacam-se como um dos principais grupos de polinizadores das angiospermas (Danforth *et al.* 2006). As vespas (i.e., todos Hymenoptera da subordem Apocrita, excluindo-se as abelhas e as formigas), por outro lado, são, de modo geral, consideradas polinizadoras menos eficientes e, muitas vezes, negligenciadas em estudos clássicos sobre polinização (Fægri & van der Pijl 1979; Proctor *et al.* 1996). Essa generalização deve-se, em parte, às vespas sociais, que apresentam interações pouco especializadas com as espécies de plantas que visitam (Santos *et al.* 2010; Mello *et al.* 2011). Além disso, as vespas mais generalistas utilizam flores com morfologia menos especializada, as quais são também acessíveis a outros grupos de insetos.

Para que a polinização ocorra, o inseto deve apresentar comportamento e morfologia que permitam o transporte do pólen da antera ao estigma de uma flor da mesma espécie. De forma muito simplificada, um bom polinizador deve apresentar tamanho e comportamento de acesso à flor que permitam que seu corpo toque as estruturas florais envolvidas com a reprodução. Ainda, para ocorrer polinização cruzada, o inseto deve visitar flores de diferentes indivíduos da mesma espécie em um intervalo curto de tempo. Muitas espécies de vespas que visitam flores não atendem esses requisitos básicos e, portanto, não atuam como polinizadoras. No entanto, alguns grupos de vespas são polinizadoras especializadas de figueiras e algumas espécies de orquídeas, apocináceas e asparagáceas (Weiblen 2002; Gaskett 2011; Shuttleworth & Johnson 2012). Apesar de incluir relativamente menor número de

espécies polinizadoras, as vespas se destacam por participar de uma grande diversidade de mecanismos de polinização.

Os indivíduos imaturos da maioria das espécies de vespas são carnívoros, alimentando-se de pedaços de outros artrópodos ou parasitando outros insetos (i.e., vespas parasitoides). No entanto, as vespas adultas geralmente visitam flores em busca de néctar para sua própria alimentação ou manutenção da colônia (nas espécies sociais) e, nesse processo, transportam o pólen sobre o corpo. De fato, as vespas são visitantes florais de um grande número de famílias de angiospermas (Tooker & Hanks 2000; Robertson & Klemash 2003; Antonini *et al.* 2005; Hermes & Köhler 2006; Wiesenborn *et al.* 2008; Clemente *et al.* 2012; Somavilla & Köhler 2012). Em alguns casos, como em *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae), mais de 50% dos visitantes florais amostrados apresentaram grande quantidade de grãos de pólen aderidos ao corpo (Sühs *et al.* 2009). A quantidade de pólen transportado depende muito da densidade de pelos que as vespas possuem no corpo. Em geral, elas possuem relativamente poucos pelos, por outro lado alguns grupos, como por exemplo as vespas de pólen (Masarinae), possuem mais pelos, adaptados para a coleta e o transporte de pólen (O'Neill 2001). Outras vespas não transportam pólen algum, pois roubam o néctar cortando a base da flor sem entrar em contato com as estruturas florais envolvidas com a reprodução (Antonini *et al.* 2005). Algumas espécies de vespas não polinizadoras apresentam mutualismo de defesa com as plantas visitadas, como no caso de *Pachodynerus brevithorax* Sauss. (Vespidae: Eumeninae) e *Brachygastra lecheguana* Latr. (Vespidae: Polistinae). Essas vespas patrulham plantas de *Banisteriopsis malifolia* (Nees & Mart.) B. Gates (Malpighiaceae) e predam larvas endofíticas de besouros do gênero *Anthonomus* (Curculionidae)

que se desenvolvem no interior dos botões florais (Torezan-Silingardi 2011; Alves-Silva *et al.* 2013).

O hábito generalista das vespas sociais parece estar associado à grande demanda de carboidratos para desenvolvimento da colônia, fazendo com que elas explorem qualquer fonte concentrada de açúcar. Além de néctar de flores, as vespas sociais coletam seiva de plantas, exsudatos de frutos, melada excretada por insetos sugadores de plantas, além de fontes artificiais, como alimentos líquidos açucarados (Richter 2000). No entanto, certo nível de especialização observada em algumas espécies de orquídeas e apocináceas pode resultar da mediação de substâncias voláteis atrativas a grupos particulares de vespas ou repelentes a outros insetos (Johnson 2005; Brodmann *et al.* 2008; Shuttleworth & Johnson 2009a). Além dos grupos que forrageiam néctar floral, há vespas que visitam flores em busca de alimento para a prole na forma de pólen (Gess 1996), presas animais (Alves-Silva *et al.* 2013), local para oviposição (Weiblen 2002), ou são ludibriadas por pistas falsas que sugerem a presença de alimento ou oportunidade de acasalamento, isto é, polinização por engodo (Capítulo 15) (Renner 2006).

A classificação dos mecanismos de polinização mediados por vespas não é uma tarefa simples, em decorrência da grande diversidade de histórias de vida desse grupo de insetos e das diferentes formas de interagir com as plantas polinizadas. No entanto, algumas generalizações podem ser feitas. De acordo com estudos publicados, as associações de plantas e vespas polinizadoras podem ser organizadas em polinizadores generalistas, polinizadores especializados em plantas sem recursos (polinização por engano) e polinizadores especializados em plantas com recursos. Essas classes têm finalidade didática, uma vez que nem sempre é possível estabelecer grupos naturais. Uma mesma linhagem de vespa pode interagir com as plantas por mecanismos diferentes

de polinização e linhagens independentes de vespas podem atuar em um mesmo modo de polinização. Como exemplo, pode-se citar a família Vespidae, que inclui desde espécies generalistas pouco adaptadas até grupos bastante especializados para a polinização (O'Neill 2001; Brodmann *et al.* 2008). Ainda, várias famílias de vespas são atraídas a orquídeas por pistas sexuais falsas e polinizam suas flores sem receber recompensas (Jersáková *et al.* 2006). Por outro lado, as vespas polinizadoras de figueiras (Agaonidae) são um exemplo de agrupamento natural, que radiou exclusivamente em associação com o gênero *Ficus* (Cruaud *et al.* 2012).

Na sequência, cada uma das três classes de polinização por vespas será abordada. Os polinizadores generalistas serão tratados com cautela, pois estudos detalhados poderão revelar interações mais especializadas. O grupo de polinização por engano inclui casos de engano sexual e de alimento. Por fim, serão tratadas como polinização especializada com recurso todas as interações em que a planta e seu polinizador principal apresentem adaptações que sugerem uma história evolutiva em comum. Esse grupo é bastante diversificado taxonômica e biologicamente, abrangendo em especial espécies de apocináceas e orquídeas polinizadas por vespas das famílias Pompilidae e Vespidae, além de plantas associadas às vespas de pólen e figueiras polinizadas pelas vespas de figo. A interação das figueiras e suas vespas polinizadoras será abordada de forma mais aprofundada devido ao maior volume de informações ecológicas, biológicas e evolutivas disponíveis na literatura.

Polinizadores generalistas

Várias espécies de vespas sociais dos gêneros *Brachygastra*, *Belonogaster*, *Polistes*, *Polybia* (Polistinae), *Dolichovespula*, *Vespa* e *Vespula* (Vespinae) atuam

como (co) polinizadoras em plantas das famílias Apocynaceae (Asclepiadoideae), Araliaceae, Asteraceae, Erythroxylaceae, Iridaceae e Polygonaceae quando visitam suas flores em busca de néctar (Momose & Inoue 1993; Barros 1998; Vieira & Shepherd 1999; Coombs *et al.* 2009; Jacobs *et al.* 2010; Horsburgh *et al.* 2011). Estudos mais abrangentes de biologia da polinização em comunidades de vespas que visitam flores (Clemente *et al.* 2012) certamente ampliarão a lista de plantas efetivamente polinizadas por esses insetos. Essas vespas são consideradas generalistas por polinizarem flores pouco especializadas e visitadas por outros grupos de insetos. Exemplos são *Polygonum thunbergii* Sieb. et Zucc. (Polygonaceae) e *Hedera helix* L. (Araliaceae). *Polygonum thunbergii*, no Japão, foi visitada por 64 espécies pertencentes a 30 famílias de insetos. Entre esses visitantes, vespas Vespidae foi o segundo grupo mais abundante, sendo que 42% dos indivíduos coletados carregavam grãos de pólen (Momose & Inoue 1993). *Hedera helix*, na Inglaterra, é visitada por pelo menos vinte espécies de insetos, sendo 55% desses visitantes vespas do gênero *Vespula*. Essas vespas são provavelmente polinizadoras, pois apresentaram alta frequência de visitas, taxas relativamente altas de forrageio e grande número de grãos de pólen sobre seus corpos (Jacobs *et al.* 2010).

Espécies de Asclepiadoideae (Apocynaceae) são frequentemente associadas a vespas. Vespas sociais da subfamília Polistinae forrageiam em flores visitadas por outros grupos de insetos. Entretanto, devido à sua morfologia e seu comportamento de forrageio, atuam como polinizadores mais efetivos (Vieira & Shepherd 1999; Coombs *et al.* 2009). *Polybia ignobilis* é a espécie de vespa polinizadora principal de quatro espécies simpátricas de *Oxypetalum* no Brasil (Vieira & Shepherd 1999). Insetos de várias ordens foram observados visitando flores dessas espécies de

Oxypetalum, mas somente *P. ignobilis* transportava polinários, que se aderiam ao aparelho bucal quando introduzidos no tubo floral para acessar o néctar. Na África do Sul, outra espécie de Asclepiadoideae, *Gomphocarpus physocarpus* E. Mey., apresentou um sistema de polinização por vespas ecologicamente generalizado, composto de várias espécies dos gêneros *Belonogaster* e *Polistes* (Coombs *et al.* 2009). Diferente de *Oxypetalum*, as polinárias de *G. physocarpus* se aderem ao arólio do inseto (pequena almofada localizada entre as garras tarsais) quando as vespas se agarram às flores para lamber o néctar dos nectários relativamente expostos dessa espécie de planta.

No entanto, é recomendável cautela ao considerar vespas sociais como polinizadoras generalistas. Uma investigação mais aprofundada sobre o papel das fragrâncias florais na atração de polinizadores específicos e da eficiência dos outros visitantes florais como polinizadores pode revelar especializações nessas interações planta-inseto. Por outro lado, observações mais detalhadas são fundamentais para validar a hipótese de polinização, uma vez que alguns estudos usam dados indiretos, baseados no comportamento de visitação e na morfologia do inseto, para inferir a eficiência de vespas como polinizadores (Barros 1998; Horsburgh *et al.* 2011)

Polinizadores especializados em plantas sem recurso

Plantas polinizadas por engano sinalizam a presença de recurso sem, no entanto, fornecê-lo ao polinizador (Capítulo 15). Estima-se que aproximadamente 7.500 espécies em trinta e duas famílias de angiospermas são polinizadas por engano. Destas, cerca de 6.500 espécies pertencem à família Orchidaceae (Renner 2006). Se essas estimativas forem corretas, pelo menos

um terço das outras 1.000 espécies pertence ao gênero *Ficus*. Apesar do grande número de espécies polinizadas por engano nesses dois grupos (aproximadamente 30% das orquídeas e 50% das figueiras), plantas sem recursos representam apenas 3,7% de todas as espécies de angiospermas (Renner 2006).

A maioria das orquídeas sem recurso polinizadas por vespas emite atrativos que sinalizam oportunidade de acasalamento (*i.e.*, engano sexual). Por outro lado, orquídeas polinizadas por vespas que sinalizam a presença de alimento (*i.e.*, engano de alimento) são muito pouco relatadas, apesar desse tipo de engano ser o mais comum nas orquídeas polinizadas por abelhas (Jersáková *et al.* 2006). Nas figueiras, o recurso oferecido às vespas é local para oviposição. Em espécies monoicas, a vespa deposita ovos em parte das flores pistiladas e as sementes são produzidas nas demais flores da inflorescência não ovipositadas. Em espécies ginodioicas, as plantas femininas são polinizadas por engodo, uma vez que sinalizam a presença de recurso, mas as flores são inacessíveis à oviposição (Weiblen 2002). Na sequência será abordada a polinização por engodo em orquídeas. Os exemplos em figueiras serão discutidos posteriormente no tópico sobre polinização em figueiras.

Engodo sexual

As orquídeas polinizadas por engano sexual mimetizam fêmeas de insetos, atraindo assim machos que atuam como polinizadores ao tentar copular com o labelo da flor. Os machos atraídos pelas pistas falsas gastam tempo, oportunidades reais de acasalamentos e, às vezes, esperma, sem receber recompensa alguma. O processo de atração ocorre em duas etapas; inicialmente, os machos são atraídos por fragrâncias que mimetizam feromônios sexuais das fêmeas da mesma espécie. Posteriormente, à curta distância,

a forma e as cores florais, que podem se assemelhar às fêmeas, atuam na orientação dos insetos (Gaskett 2011; Gaskett 2012).

Vespas das famílias Sphecidae e Pompilidae polinizam por engano orquídeas dos gêneros *Disa* na África do Sul. Na Austrália a maioria das espécies de orquídeas polinizadas por engano sexual explora vespas das famílias Ichneumonidae, Scoliidae e Tiphidae (Gaskett 2011). Na América do Sul há relato de polinização do gênero *Geoblasta* por vespas da família Scoliidae (Ciotek *et al.* 2006). Representantes do gênero *Ophrys*, na Europa, associados principalmente a abelhas das famílias Andrenidae, Colletidae, Megachilidae e Apidae, são também polinizados por vespas Scoliidae e Sphecidae (Gaskett 2011) (Tab. 13.1). Devido, provavelmente, ao mimetismo químico dos feromônios sexuais, as espécies de orquídeas polinizadas por engano sexual exploram uma ou poucas espécies de vespas polinizadoras, que podem ser diferentes em regiões distintas. No entanto, em zonas de contato entre espécies alopatricas, as orquídeas podem atrair polinizadores de espécies filogeneticamente próximas, devido à semelhança dos semioquímicos utilizados, como ocorre na Austrália com as orquídeas *Chiloglottis trapeziformis* Fitzg. e *C. valida* D.L. Jones polinizadas pelas vespas *Neozeleboria cryptoides* (Smith) e *N. monticola* Turner, respectivamente (Schiestl & Peakall 2005).

Vespas solitárias e parasitoides são os polinizadores mais comumente relatados em orquídeas polinizadas por engano sexual. Tal fato parece estar relacionado a várias características do sistema de acasalamento dessas vespas, que facilitariam ou funcionariam como pré-adaptações à exploração pelas orquídeas (Gaskett 2011). Machos de espécies de vespas solitárias são, em geral, facilmente atraídos por feromônios sexuais transportados pelo ar, além de serem bastante vigilantes e responderem prontamente aos feromônios femininos. Como as fêmeas de vespas

Tabela 13.1 Famílias de vespas envolvidas em polinização por engano em Orchidaceae. Fonte: Gaskett (2011)

Família de vespa	Ocorrência	Gênero de orquídea
Sphecidae	África do Sul	<i>Disa</i>
Pompilidae	África do Sul	<i>Disa</i>
Ichneumonidae	Austrália	<i>Cryptostylis</i>
Scoliidae	Austrália	<i>Calochilus</i>
Tiphiidae	Austrália	<i>Arthrochilus, Caladenia, Caleana, Chiloglottis, Drakaea, Leporella, Paracaleana, Spiculaea</i>
Ichneumonidae	Nova Zelândia	<i>Cryptostylis</i>
Scoliidae	América do Sul	<i>Geoblasta</i>
Scoliidae	Europa	<i>Ophrys</i>
Sphecidae	Europa	<i>Ophrys</i>

em geral são monógamas ou apresentam maior chance de serem fertilizadas no primeiro acasalamento, há forte pressão seletiva nos machos para que localizem rapidamente e acasalem fêmeas virgens. Assim, as orquídeas se beneficiam dessas características dos machos de vespas, que resultam em uma predisposição a acasalamentos indiscriminados (Gaskett 2011).

O custo do engano sexual para os insetos e a evolução da capacidade dos machos em discriminar os falsos sinais são temas de debate atual (Schiestl 2004; Renner 2006). Para abordar tais temas é necessário explicitar a escala biológica em questão, isto é, nível de indivíduo ou espécie. Em nível de espécie, as orquídeas polinizadas por engano provavelmente influenciam pouco a evolução de seus polinizadores, uma vez que não oferecem benefícios aos insetos e, na maioria das vezes, não geram custos aparentes aos seus polinizadores (Gaskett 2011). O custo para a espécie polinizadora é improvável, pois as orquídeas são geralmente raras ou florescem esporadicamente. Além disso, nem todos os insetos que encontram uma

orquídea são enganados pelos falsos sinais. Assim, muitos indivíduos da espécie nunca ou raramente encontram uma orquídea, fazendo com que o benefício em responder prontamente aos atrativos sexuais e garantir vários acasalamentos com fêmeas reais seja maior que os custos potenciais de copular ocasionalmente com flores de orquídeas (Gaskett 2011). No entanto, o acasalamento com orquídeas pode ter impacto negativo para o indivíduo se o polinizador preferir orquídeas a fêmeas reais, ou se os falsos sinais emitidos pelas orquídeas interferirem na sua capacidade de localizar fêmeas reais. Ainda, o sucesso de acasalamentos futuros pode ser comprometido se a cópula com o labelo floral levar à ejaculação (Gaskett 2011).

Engodo de alimento

Enquanto orquídeas polinizadas por vespas por engano sexual exploram principalmente insetos machos de espécies solitárias, as orquídeas que sinalizam pistas falsas de alimento são polinizadas por fêmeas

de espécies sociais de vespas. Poucas espécies de orquídeas exploram vespas por meio de falsos atrativos que sinalizam a presença de alimento. Até o momento esse tipo de polinização é relatado em apenas três espécies de orquídeas – *Coelogyne fimbriata* Lindl., *Dendrobium sinense* Tang & F.T. Wang e *Steveniella satyrioides* (Steven) Schltr. (Nazarov 1995; Brodmann *et al.* 2009; Cheng *et al.* 2009) - muito embora este mecanismo seja o mais comum de polinização por engano em orquídeas que exploram abelhas (Jersáková *et al.* 2006). A diferença no número de espécies de orquídeas que exploram esses dois grupos de insetos pode estar relacionado ao tipo de recurso buscado por abelhas e vespas. As abelhas geralmente visitam flores de orquídeas em busca de recursos florais tais como néctar, óleo e pólen, e provavelmente sofrem forte pressão seletiva para responderem a sinais gerais de recurso floral, tais como forma da inflorescência, cor da flor, fragrância e guia de néctar (Capítulos 6, 7, 9 e 19) (Jersáková *et al.* 2006). As vespas, entretanto, forrageiam por néctar para alimentação do inseto adulto e por artrópodos para aprovisionamento de suas larvas. O interesse por recursos tão contrastantes exigiria uma forma de sinalização mais complexa por parte da planta, a qual seria selecionada apenas em situações em que os benefícios superassem os custos da sinalização. De fato, as orquídeas que exploram vespas por engano de alimento emitem tanto sinais que mimetizam a presença de presas (Nazarov 1995; Brodmann *et al.* 2009) como recursos florais (Cheng *et al.* 2009). Deste modo, nem todos os casos de polinização por engodo de alimento em vespas se encaixam na definição de engodo generalizado de alimento (*sensu* Jersáková *et al.* 2006), a qual é baseada na sinalização de recursos florais gerais. Nazarov (1995) define o mecanismo de engodo de alimento em vespas como “síndrome da falsa presa”; no entanto, esse termo não tem sido mencionado em revisões mais recentes (Jersáková *et al.* 2006).

O primeiro relato de polinização por engano de alimento envolvendo vespas foi em *Steveniella satyrioides* na Crimeia (Nazarov 1995). Essa orquídea sem recurso é polinizada por duas espécies de vespas, *Paravespula vulgaris* L. e *Dolichovespula sylvestris* (Scopoli). A base do labelo floral apresenta coloração vermelho-acastanhada que, provavelmente, mimetiza um pedaço de presa animal. As vespas das duas espécies mordem a base do labelo, aparentemente tentando remover fragmentos dos tecidos. Nesse processo pressionam a coluna da flor e as polínias se aderem à face do inseto. Ainda, parecem procurar por néctar, introduzindo a cabeça no esporão da flor. As flores de *Coelogyne fimbriata*, por outro lado, apresentam coloração verde-amarelada, típica de orquídeas polinizadas por vespas, mas não produzem néctar ou outra forma de recurso. Essa espécie parece explorar a grande demanda de carboidrato das vespas sociais, emitindo fragrâncias florais que mimetizam o cheiro de fontes de carboidratos, como frutos e flores de outras plantas (Cheng *et al.* 2009). Um exemplo do nível de complexidade que pode ser selecionado na polinização por engodo de alimento é a forma de atração do polinizador de *Dendrobium sinense*, uma espécie de orquídea endêmica da ilha de Hainan (China). As flores de *D. sinense* emitem, além de fragrâncias florais típicas, compostos presentes no feromônio de alarme de abelhas melíferas asiáticas (*Apis cerana*) e europeias (*A. mellifera*). Esses compostos são atrativos às fêmeas da vespa social *Vespa bicolor* Fabricius, que atuam como polinizadoras. Como as fêmeas de *V. bicolor* frequentemente caçam abelhas para alimentar suas larvas, sugere-se que as flores de *D. sinense* mimetizam feromônios de alarme de abelhas melíferas para atrair vespas predadoras que atuariam como polinizadoras (Brodmann *et al.* 2009). De fato, Brodmann *et al.* (2009) observaram que essas vespas não pousavam sobre as flores como

fazem outros insetos polinizadores, mas desferiam botes rápidos sobre o centro de coloração vermelha do labelo floral, assemelhando-se ao comportamento de ataque a uma presa. Nesses ataques às flores, as polínias são depositadas no pronoto do inseto.

Polinizadores especializados em plantas com recursos

Embora relativamente pouco representadas em número de espécies, alguns grupos de vespas que polinizam flores com recursos apresentam adaptações extremamente especializadas relacionadas à polinização. Espécies do gênero *Hemipepsis* (Pompilidae) polinizam flores com morfologia pouco especializada, obtendo néctar como recurso, de forma semelhante às vespas polinizadoras generalistas. No entanto, a forma de atração desses insetos por meio de substâncias voláteis é bastante especializada, tornando-as polinizadores exclusivos em espécies de Apocynaceae, Asparagaceae e Orchidaceae (Johnson 2005; Shuttleworth & Johnson 2009a; Shuttleworth & Johnson 2009c). Apesar de a maioria das espécies de vespas solitárias utilizarem presas animais para alimentar suas larvas, vespas polinizadoras da subfamília Masarinae (Vespidae) apresentam adaptações morfológicas e comportamentais para a coleta de néctar e pólen usados para aprovisionar seus ninhos, assemelhando-se em vários aspectos ao regime alimentar das abelhas (Gess 1996). O local para oviposição e desenvolvimento da prole são as formas de recurso oferecido pelas plantas do gênero *Ficus* às vespas da família Agaonidae (Weiblen 2002), as quais constituem, certamente, o grupo mais especializado entre as vespas polinizadoras. Esses grupos de vespas polinizadoras são abordados em maior detalhe na sequência.

Vespas *Hemipepsis* (Pompilidae)

Algumas espécies das famílias Apocynaceae (Asclepiadoideae), Asparagaceae e Orchidaceae na África do Sul formam uma guilda que apresenta elevado nível de especialização funcional, com a maioria de seus membros polinizados exclusivamente por vespas solitárias do gênero *Hemipepsis* (Tab. 13.2). As espécies dessa guilda apresentam flores com morfologia pouco especializada, de coloração pálida-esverdeada ou branco-acastanhado, sempre com manchas avermelhadas, cheiro agrídoce e néctar exposto (Shuttleworth & Johnson 2012).

O néctar das flores da guilda polinizada por vespas *Hemipepsis*, por ser exposto, é potencialmente acessível a outros grupos de visitantes florais. No entanto, as vespas polinizadoras são atraídas seletivamente por fragrâncias florais. Experimentos de escolha conduzidos em campo e com tubos em Y em laboratório demonstraram que os polinizadores de *Pachycarpus grandiflorus* (L. f.) E. Mey. e *Eucomis* spp. são atraídos pela fragrância floral e não pelo pistas visuais (Shuttleworth & Johnson 2009a; Shuttleworth & Johnson 2009c). A palatabilidade do néctar, pelo menos em algumas espécies de Apocynaceae, exerce um papel na seleção das espécies polinizadoras. Em experimentos realizados Shuttleworth & Johnson (2006; 2009c), néctar de *Pachycarpus* e uma solução açucarada de mesma concentração foram oferecidos a abelhas *Apis mellifera*. As abelhas consumiram a solução açucarada, mas rejeitaram o néctar, sugerindo que a composição do néctar funciona com filtro aos visitantes florais. Entretanto, outras apocináceas do gênero *Xysmalobium*, também polinizadas por vespas *Hemipepsis*, parecem ter néctar mais palatável a outros insetos (Shuttleworth & Johnson 2009b). De fato, *Xysmalobium* é visitada por um espectro mais amplo de insetos não-polinizadores, reforçando a

Tabela 13.2 Gêneros de plantas polinizadas por vespas *Hemipepsis* (Pompilidae) na África do Sul. Fonte: Shuttleworth & Johnson (2012)

Família	Gênero (nº de espécies)
Apocynaceae: Asclepiadoideae	<i>Asclepias</i> (1)
	<i>Aspidoglossum</i> (1)
	<i>Miraglossum</i> (3)
	<i>Pachycarpus</i> (6)
	<i>Periglossum</i> (1)
	<i>Xysmalobium</i> (3)
Asparagaceae	<i>Woodia</i> (2)
	<i>Eucomis</i> (3)
Orchidaceae	<i>Disa</i> (2)
	<i>Satyrrium</i> (1)

hipótese de que a impalatabilidade do néctar exerce a função importante de limitar as visitas de pilhadores de néctar (Shuttleworth & Johnson 2009c).

As vespas *Hemipepsis* constituem um excelente modelo para o estudo do papel de caracteres não morfológicos na especialização de sistemas de polinização (Shuttleworth & Johnson 2009c), contrastando aos casos em que a especialização se dá por meio de traços morfológicos da flor. Ilustram estes últimos casos as moscas *Moegistorhynchus longirostris* Wiedemann, que possuem as probóscides mais longas entre os dípteros (60 a 100 mm de comprimento) e polinizam exclusivamente plantas com flores tubulares de tamanho correspondente (Johnson & Steiner 2000). Assim, a investigação do papel de substâncias químicas na seleção de polinizadores em plantas polinizadas por vespas é um campo promissor e poderá revelar especializações despercebidas em sistemas considerados generalistas com base apenas na morfologia floral e nos padrões de visitação.

Vespa de pólen

Em Vespidae, a subfamília Masarinae (“masarine”) é o grupo mais estreitamente associado a plantas com flores, sendo, provavelmente, o polinizador principal em várias espécies. A morfologia das vespas de pólen e o seu comportamento são, em geral, compatíveis com a forma das flores que visitam e potencialmente adequados para a efetivação da polinização (Gess 1996). No entanto, esse grupo de insetos tem sido amplamente negligenciado em estudos formais de biologia da polinização. O papel como polinizadores em potencial é inferido a partir de informações indiretas de visitação floral e presença de pólen sobre o corpo desses insetos. Deste modo, o mecanismo de polinização por essas vespas permanece um campo aberto para investigações.

Masarinae distribui-se por todo o globo entre as latitudes 50°N e S, exceto no leste da América do Norte e leste e sul da Ásia (Fig. 13.1). Os registros são concentrados no Mediterrâneo e em áreas temperadas,

semi-áridas quentes ou áridas fora da faixa tropical. Assim, nota-se que essas vespas ocorrem em áreas de clima mais quente, com pluviosidade relativamente baixa, dominadas por vegetação aberta e cespitosa. A subfamília é dividida em duas tribos, Gayellini, restrita à região Neotropical, e Masarini, com distribuição mais ampla, nas regiões Neártica, Neotropical, Paleártica, Afrotropical e Australiana (Gess 1992). São descritas cerca de trezentas espécies de Masarinae, sendo metade endêmica do sul da África. No Neotrópico são conhecidas vinte e três espécies incluídas em quatro gêneros (Masarini: *Ceramiopsis* Zavattari e *Trimeria* de Saussure, Gayellini: *Gayella* Spinola e *Paramasaris* Cameron). No Brasil são descritas nove espécies (*Ceramiopsis gestroi* Zavattari, *C. paraguayensis* Bertoni, *Paramasaris brasiliensis* Giordani Soika, *P. richardsi* [Giordani Soika], *Trimeria americana* [de Saussure], *T. bequaerti* Willink, *T. howardi* Bertoni, *T. robusta* Hermes & Melo e *T. rubra* Hermes & Melo; Hermes & Garcete-Barrett [2009]).

Essas vespas representam o único grupo dentro da família Vespidae que coleta pólen e néctar para alimentar suas larvas. Nesse aspecto, são consideradas funcionalmente equivalentes a abelhas, uma vez que o hábito alimentar de aprovisionar larvas com pólen e néctar evoluiu paralelamente ao deste grupo. O pólen utilizado para alimentar a prole é transportado no papo do inseto e, portanto, não disponível para a polinização. Sendo assim, a polinização é efetivada com o pólen que fica aderido sobre o corpo da vespa durante a visita floral. Masarinae são vespas solitárias com metamorfose completa: ovo-larva-pupa-adulto. As fases de ovo à pupa ficam confinadas em células em ninhos multicelulares, escavados no solo ou construídos externamente sobre rochas, ramos de plantas ou buracos pré-existentes. No entanto, algumas espécies do gênero *Quartinia* constroem o ninho dentro de conchas de caramujos (Mollusca:

Gasteropoda). Para a construção dos ninhos as vespas usam água, néctar ou seda como cimento. Assim, muitas espécies são coletoras de água. Uma vez construído o ninho, a fêmea deposita um ovo por célula e, na sequência, a provisiona com um macerado de néctar e pólen que servirá de alimento para a larva. A fase de pré-pupa entra em diapausa e a mudança para os estádios de pupa e adulto ocorrem na próxima primavera ou verão, podendo em alguns casos esse período se estender por alguns anos. Mais detalhes da história natural desse grupo de insetos são descritos em Gess (1996) e Gess & Gess (2010).

Vespas de pólen são bastante adaptadas para forragear néctar floral. Enquanto as vespas em geral possuem línguas relativamente curtas, a maioria das espécies de masarine apresenta línguas relativamente longas - algumas tão extensas quanto o comprimento do corpo. Consequentemente, são capazes de obter néctar de um amplo espectro de formas de flores (Gess 1996). Em relação às plantas utilizadas, as vespas de pólen são, em geral, mais oligófagas (i.e., usam um número restrito de grupos de plantas) que abelhas e outros grupos de vespas (Gess & Gess 2004). Um caso extremo ocorre em uma espécie de Crassulaceae endêmica da África do Sul, *Tylecodon hallii* (Tolken) Tolken. Esta espécie parece ser visitada exclusivamente por *Masarina tylecodoni* Gess, que apresenta morfologia e comportamento compatíveis à polinização (Gess *et al.* 1997).

A polinização por vespas masarine se enquadra na síndrome de melitofilia. No entanto, as flores frequentemente visitadas por vespas de pólen não são igualmente associadas a abelhas (Gess & Gess 2004), sugerindo que essas flores apresentam características particulares mais relacionadas à visita por vespas de pólen. O espectro de formas das flores preferencialmente utilizado por masarine é relativamente amplo, devido à diversidade de espécies visitadas.

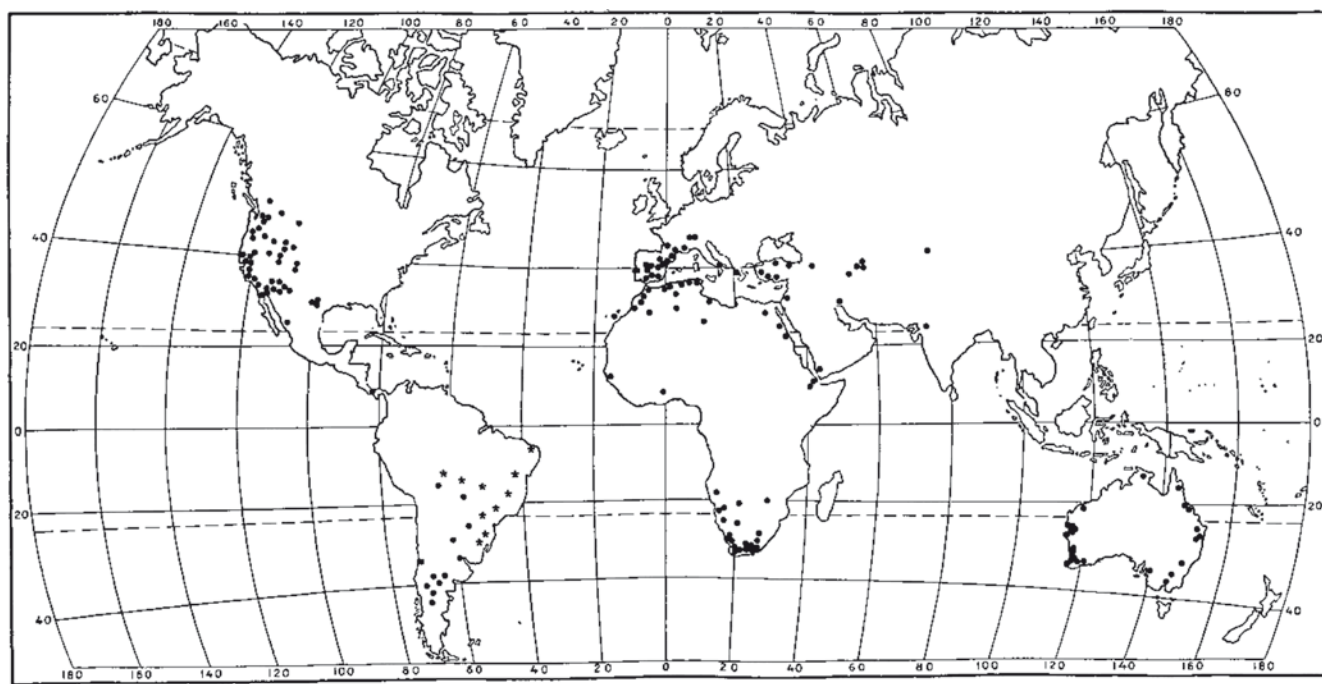


Figura 13.1 Distribuição geográfica de Masarinæ. Fonte: Gess (1992). Reproduzido com permissão de John Wiley & Sons, Inc.

Porém, algumas características gerais podem ser reconhecidas (Gess 1996): antese diurna; coloração clara; odor açucarado (nenhuma visita foi registrada em flores com odores frutoso ou pútrido); forma geralmente tubular, com flores isoladas ou agregadas em capítulos (Asteraceae), ou altamente diferenciadas (Leguminosae); néctar diluído e oculto (protegido de evaporação) na flor.

As famílias de plantas preferencialmente associadas a vespas de pólen variam de acordo com as regiões biogeográficas (Gess 1992): Australásia: Myrtaceae e Goodeniaceae; Neártico: Scrophulariaceae e Hydrophyllaceae; Afrotropico: Aizoaceae, Asteraceae, Campanulaceae, Scrophulariaceae e Leguminosae (tribo Crotalariae). A maior diversidade no Afrotropico deve-se provavelmente à maior concentração de estudos nessa região. Dados das regiões Neotropical e Paleártica são escassos, mas há registros em Verbenaceae, Asteraceae e Leguminosae no Neotropico e Asteraceae no Paleártico (Gess 1992; Mechi 1999).

Vespas de figo

Em alguns grupos de plantas a recompensa aos polinizadores é a oferta de local para oviposição e desenvolvimento da prole (*nursery pollination*). Essa forma de recompensa é conhecida em doze famílias de angiospermas e uma de gimnosperma (Dufaÿ & Anstett 2003). Apesar de amplamente distribuído entre os grupos de plantas, o local de oviposição como recurso é melhor conhecido em *Ficus* (Moraceae) e *Yucca* (Agavaceae) (Baker 1986). Insetos das ordens Coleoptera e Lepidoptera são os polinizadores mais frequentes nesse tipo de mutualismo, associando-se a oito famílias de plantas (Dufaÿ & Anstett 2003). Na ordem Hymenoptera, a família Agaonidae é o único grupo envolvido nesse mecanismo de polinização, compreendendo os polinizadores exclusivos das figueiras.

Existem aproximadamente setecentas e cinquenta espécies de *Ficus* (Moraceae) com distribuição pantropical. Cada espécie de *Ficus* é polinizada por

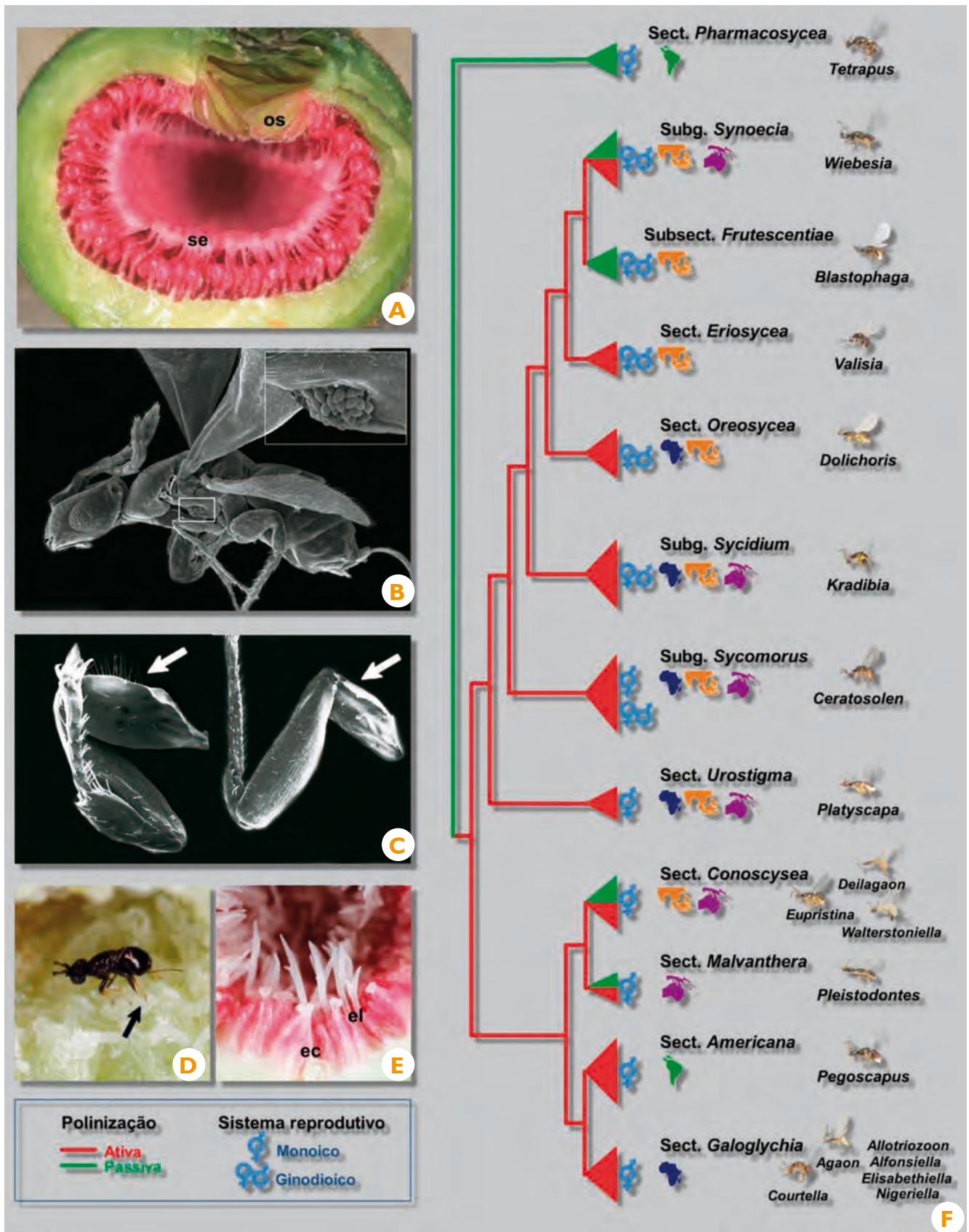
uma ou poucas espécies de vespa (Ramírez 1970; Kjellberg *et al.* 2005). Nas Américas ocorrem cerca de cento e quarenta espécies de figueiras, pertencentes às seções *Americana* e *Pharmacosycea* (Berg 1989). No Brasil são conhecidas aproximadamente 60 espécies (Carauta 1989). O gênero é caracterizado por uma inflorescência globosa denominada sicônio (ou figo), no interior da qual as flores estão inseridas (Fig. 13.2 A).

Aproximadamente metade das espécies de *Ficus* é monoica, com flores pistiladas e estaminadas no mesmo figo. As demais são estruturalmente ginodioicas, mas funcionalmente dioicas (Kjellberg *et al.* 2005). As flores pistiladas nas espécies monoicas são arranjadas de forma mais compacta dentro do sicônio, ficando os ovários dispostos em camadas. Como os estigmas das flores ficam mais ou menos no mesmo nível na cavidade do sicônio, as flores com ovários mais próximos à parede do figo apresentam estiletes longos e as mais próximas da cavidade do sicônio possuem estiletes mais curtos. Nas espécies funcionalmente dioicas, o arranjo das flores é menos complexo, formando uma única camada de flores (Basso-Alves, J.P. *et al.* 2013).

O mecanismo da polinização varia um pouco entre espécies monoicas e dioicas, mas apresenta características básicas em comum. Nas espécies

monoicas, fêmeas polinizadoras, fecundadas e carregadas de pólen, são atraídas por substâncias voláteis liberadas por sicônios receptivos (Grisson-Pigé *et al.* 2002). As vespas adentram a inflorescência através de uma abertura denominada ostíolo, polinizam as flores pistiladas e depositam ovos preferencialmente nos ovários das flores de estilete curto, inserindo o ovipositor através do estilete floral. As flores que recebem ovos formam galhas, nas quais a prole de vespas se desenvolve no lugar dos frutos. Os frutos, por sua vez, são geralmente produzidos pelas flores de estiletes mais longos. Algumas semanas depois, pouco antes do amadurecimento do sicônio, a prole de vespas completa seu desenvolvimento. Os primeiros a emergir são os machos, que são ápteros e têm suas atividades restritas ao interior do sicônio. Os machos localizam e copulam as fêmeas, que ainda estão em suas galhas. As fêmeas fecundadas emergem, coletam o pólen (em algumas espécies, as fêmeas não coletam o pólen, transportando-o passivamente sobre o corpo) e abandonam o sicônio em busca de uma árvore com sicônios receptivos (Galil & Eisikowitch 1968). Posteriormente, os sicônios completam seu amadurecimento, tornando-se atrativos para várias espécies de vertebrados frugívoros que atuam como dispersores (Shanahan *et al.* 2001).

Figura 13.2 Biologia reprodutiva e relações filogenéticas em *Ficus*. (A) - corte longitudinal de um sicônio de *F. benguetensis* Merr., mostrando as flores pistiladas, o sinestigma (se) e o ostíolo (os). (B) - fêmea polinizadora ativa de *F. pertusa* L. f. (seção *Americana*); em destaque o bolso torácico preenchido de pólen. (C) - perna posterior da polinizadora ativa de *F. pertusa* à esquerda, com cerdas na coxa (seta); perna posterior da polinizadora passiva de *F. maxima* Mill. (seção *Pharmacosycea*) à direita, sem cerdas na coxa (seta). (D) - vespa polinizadora de *F. luschnathiana* (Miq.) Miq. (seção *Americana*) com o ovipositor inserido pelo estigma da flor (seta). (E) - detalhe da cavidade de um sicônio de *F. adhatodifolia* Schott ex Spreng. polinizado passivamente, mostrando flores de estilete mais longo (el) e flores de estilete mais curto (ec). (F) - filogenia molecular de *Ficus* incluindo representantes de todas as subgêneros e seções. O tamanho da base dos triângulos é proporcional ao número de espécies no grupo representado (modificado de Cruaud *et al.* 2012). Crédito das fotos: A, D, E – Finn Kjellberg; B, C – Alison G. Nazareno.



As espécies funcionalmente dioicas apresentam plantas cujos figos contêm apenas flores pistiladas (planta funcionalmente feminina). Ao entrar em um figo deste tipo, a vespa deposita o pólen (ativa ou passivamente, dependendo da espécie), mas não consegue depositar seus ovos, uma vez que essas flores possuem estiletes muito longos que impedem o acesso do ovipositor ao local adequado no ovário. Desse modo, as flores nos sicônios das plantas femininas são polinizadas por engano, pois as vespas são atraídas pela sinalização falsa de recurso. A produção de pólen, por sua vez, é realizada nas plantas funcionalmente masculinas que têm figos com os dois tipos de flores (pistiladas e estaminadas). Essas plantas, embora hermafroditas, só desempenham a função de produção de pólen, pois suas flores não produzem sementes. Os estiletes são curtos, permitindo a deposição de ovos nos ovários de todas as flores. O final do desenvolvimento da prole de vespas coincide com o amadurecimento das flores estaminadas (do modo descrito para as espécies monoicas), fazendo com que as vespas recém-emergidas transportem o pólen até outras plantas. Vale notar que parte dessas vespas encontrará árvores masculinas e terá sucesso em procriar; outra parte, no entanto, irá encontrar plantas femininas, nas quais realizará apenas polinização (Weiblen *et al.* 2001).

A dispersão do pólen pelas vespas de figo é uma etapa crítica da interação, pois a fase adulta desses insetos dura aproximadamente um dia (Kjellberg *et al.* 1988). Apesar dessa limitação temporal, as vespas polinizadoras conseguem dispersar o pólen a distâncias bastante longas para os padrões das plantas polinizadas por insetos. De fato, dados moleculares estimam que a vespa polinizadora de *Ficus sycamorus* L. pode viajar até 160 km e polinizar flores de outra figueira da mesma espécie (Ahmed *et al.* 2009). Essa distância excepcional é atingida por um mecanismo

de dispersão mediado pelo vento. As vespas são carregadas a longa distância pelo vento acima da copa da floresta. Ao detectar a fragrância floral específica de sua figueira hospedeira, a vespa voa ativamente em direção à árvore com figos receptivos e realiza a polinização (Compton *et al.* 2000; Harrison 2003). Desta forma, as figueiras evoluíram uma inovação singular de dispersão do pólen, combinando o transporte pelo vento e a quimiotaxia das vespas para superar as limitações da baixa densidade populacional na reprodução sexual.

A maioria das espécies de vespas de figo poliniza ativamente as flores, como resultado de uma combinação de adaptações morfológicas e comportamentais (Kjellberg *et al.* 2001). As vespas polinizadoras ativas possuem estruturas no tórax em forma de bolso que têm a função de armazenar o pólen coletado ativamente das anteras. Essas vespas possuem ainda cerdas em formato de pente nas coxas posteriores que são usadas para manipular o pólen no processo de coleta (Figs. 13.2 B,C). Ao entrar em um figo com flores receptivas, as polinizadoras usam as pernas posteriores para retirar o pólen dos bolsos torácicos e depositá-lo sobre os estigmas florais. Na sequência, a vespa insere o ovipositor através do estilete (Fig. 13.2 D) e deposita um ovo no ovário da flor (Kjellberg *et al.* 2001). A polinizadora geralmente deposita ovos nas flores que polinizou, fazendo com que se desenvolvam em galhas. A produção de sementes nas figueiras monoicas, por sua vez, ocorre em flores de estiletes mais longos, nas quais a vespa evita depositar ovos (Anstett 2001), ou nas flores próximas, devido ao comportamento dos tubos polínicos que, no decorrer do seu crescimento, atingem flores vizinhas (Jousselin & Kjellberg 2001). Este comportamento é facilitado pelo arranjo espacial dos estigmas nos sicônios polinizados ativamente, que formam uma plataforma mais ou menos coesa (sinestigma). Assim,

sugere-se que o sinestigma evoluiu pela pressão do comportamento de oviposição das vespas polinizadoras ativas (Jousselin & Kjellberg 2001).

Cerca de um terço das espécies de vespas de figo, no entanto, polinizam as flores passivamente, não apresentando tais adaptações morfológicas e comportamentais (Fig. 13.2 C). O número de flores estaminadas é maior nas espécies polinizadas passivamente, fazendo com que o pólen se espalhe por todo o interior do sicônio e recubra o corpo das vespas ao emergirem de suas galhas. Essa diferença é percebida na razão antera:óvulo dos sicônios, sendo em média 0,6 nas espécies de polinização passiva e 0,08 nas espécies de polinização ativa (Kjellberg *et al.* 2001). A produção de vespas e sementes nos sicônios de espécies monoicas polinizadas passivamente é determinada pela especialização morfológica dos estiletos e estigmas das flores, como ocorre em espécies da seção *Pharmacosycea* (Jousselin *et al.* 2004). As flores de estilete mais curto, cujos ovários ficam mais próximos ao lúmen do sicônio, têm estigma plano e são preferencialmente usadas pelas vespas para deposição de ovos, ao passo que as flores de estilete mais longo (ovários mais próximos à parede do figo) são preferencialmente polinizadas e mais especializadas na produção de sementes. Essas flores apresentam estigma bifurcado, com ramos alongados que se projetam como pincel no interior do figo (Fig. 13.2 E), facilitando a transferência passiva do pólen do corpo da vespa para a superfície estigmática (Jousselin *et al.* 2004).

Local para oviposição é, em muitos casos, um recurso de custo relativamente elevado para a planta, principalmente em *Ficus* e *Yucca*, cujas plantas oferecem ovários para o desenvolvimento da prole do polinizador (Dufaÿ & Anstett 2003). O custo para a planta nesses sistemas afeta mais diretamente seu sucesso reprodutivo, pois o desenvolvimento

da prole do polinizador ocorre às custas de ovários que potencialmente gerariam sementes. Quanto ao polinizador, seu custo na interação pode ser alto, se envolver investimento em comportamentos especializados, tal qual nas polinizadoras ativas. Questiona-se como o comportamento ativo de polinização evoluiu e se mantém na maioria das espécies de vespas de figo, uma vez que a polinização passiva não envolveria custos relacionados à coleta e deposição de pólen. A resposta está provavelmente na qualidade do recurso para desenvolvimento da prole. Estudos experimentais em figueiras polinizadas ativamente demonstraram que a mortalidade larval das vespas é maior em sicônios não polinizados (Jousselin *et al.* 2003a; Tarachai *et al.* 2008).

Um estudo do desenvolvimento da larva e da galha de uma espécie polinizada ativamente (*Ficus citrifolia* Mill.) revelou o mecanismo que favorece o desenvolvimento larval do polinizador *Pegoscapus* sp. em flores polinizadas (Jansen-Gonzalez *et al.* 2012). Ao longo do desenvolvimento da galha a larva de *Pegoscapus* sp. apresenta duas estratégias alimentares contrastantes. As larvas, nos dois primeiros estágios de desenvolvimento, comportam-se como parasitas do ovário da flor, permanecendo próximos ao local de deposição do ovo (perto da entrada do canal estilar), alimentando-se do nucelo. Na transição do segundo para o terceiro estágio, a larva migra para a região micropilar, onde o embrião da planta estava localizado, e passa a se alimentar do endosperma hipertrofiado. Nessa fase, o embrião da planta desaparece, sendo provavelmente consumido pela larva. Assim, larvas de vespas que polinizam ativamente parecem depender da embriogênese da planta, em particular do endosperma resultante da fertilização. Isso explicaria por que a polinização seria pré-requisito para a produção de galhas de alta qualidade nutricional (Jansen-Gonzalez *et al.* 2012).

Além da discussão sobre os custos e benefícios dos mecanismos ativo e passivo de polinização, a própria evolução e manutenção do mutualismo *Ficus*-vespa tem sido assunto de debate pelos biólogos. O desenvolvimento de técnicas de reconstrução filogenética baseadas em dados moleculares no final do século XX possibilitou a investigação formal dos processos evolutivos nesse mutualismo, especificamente na tentativa de responder se a interação *Ficus*-vespas polinizadoras surgiu por meio de processos coevolutivos (Lopez-Vaamonde *et al.* 2001; Machado *et al.* 2001; Jousselin *et al.* 2003b; Weiblen 2004). A comparação de filogenias de espécies de *Ficus* e de suas vespas polinizadoras revelou algumas incongruências em ramos terminais e no tempo de divergência nos dois grupos, não apoiando, assim, a hipótese de coevolução *sensu stricto*. No entanto, em nível mais amplo, existe boa correspondência na divergência dos gêneros de vespas polinizadoras e seções ou subseções de *Ficus*, sugerindo que planta e inseto codiversificaram (Cruaud *et al.* 2012) (Fig. 13.2 F). De fato, cada seção de *Ficus* é, em geral, polinizada por um gênero particular de Agaonidae (Fig. 13.2 F). Evidências múltiplas (biogeografia, padrões de diversificação e registros fósseis) apontam que as figueiras e as vespas de figo tiveram origem na Eurásia há aproximadamente 75 milhões de anos e, posteriormente, dispersaram-se e codiversificaram em outros continentes, representando assim o único caso conhecido de codiversificação a longo prazo em uma interação planta-inseto (Cruaud *et al.* 2012). A diversificação das figueiras hemiepífitas (subgênero *Urostigma*) ilustra bem o cenário de codiversificação do gênero. O ancestral das figueiras hemiepífitas surgiu provavelmente há 50 milhões de anos durante um período de aquecimento global. Um clado, provavelmente ocorrendo na Eurásia, dispersou-se para a Índia e o sudeste asiático, originando a seção *Conosycea*, e para a Australásia para formar a seção *Malvanthera* há aproximadamente 50-43 milhões de anos. Outro

clado teria se dispersado para a África, originando a seção *Galoglychia*, e para a América do Sul, formando a seção *Americana*, há cerca de 38-32 milhões de anos. Atualmente cada continente tropical tem sua própria radiação de figueiras hemiepífitas (Cruaud *et al.* 2012). A codiversificação no mutualismo planta-inseto abriu novas oportunidades evolutivas, influenciando outros grupos de organismos, tornando importante o papel das figueiras no funcionamento de ecossistemas tropicais, por fornecerem alimento e abrigo a quase todas as classes de animais terrestres (por exemplo, aves, mamíferos, répteis, insetos, ácaros e nematoides).

Conclusão

As vespas se destacam por participar de uma grande diversidade de mecanismos de polinização, desempenhando um papel importante na reprodução de muitas espécies de plantas. Para fins didáticos, as vespas polinizadoras podem ser classificadas em polinizadores generalistas, polinizadores especializados em plantas sem recursos (polinização por engodo) e polinizadores especializados em plantas com recursos. As recompensas ao polinizador, quando ofertadas, são o néctar para alimentação do inseto adulto, o néctar e pólen para alimentação da prole (vespas de pólen) ou o local para desenvolvimento da prole (vespas de figo). Nos sistemas de polinização mais especializados, as plantas parecem explorar a capacidade olfativa bem desenvolvida nas vespas, por meio de fragrâncias florais atrativas à longa distância. A polinização das figueiras por vespas Agaonidae representa um caso extremo de codiversificação planta-polinizador, a qual teve origem há aproximadamente 75 milhões de anos na Eurásia. Essa interação apresenta uma inovação singular de dispersão do pólen (transporte pelo vento + quimiotaxia das vespas), que certamente abriu oportunidades

evolutivas, fazendo com que as figueiras se dispersassem excepcionalmente por todos os continentes.

Agradecimentos

Agradeço Laura Chavarria pelas discussões sobre vespas sociais; a Simone P. Teixeira, pela revisão da linguagem do manuscrito; a Alison G. Nazareno e Finn Kjellberg, pelas fotografias cedidas; e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pelo auxílio financeiro (#303590/2011-4).

Referências bibliográficas

- Ahmed, S.; Compton, S.G.; Butlin, R.K. & Gilmartin, P.M. 2009. Wind-borne insects mediate directional pollen transfer between desert fig trees 160 kilometers apart. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 106, 20342-20347.
- Alves-Silva, E.; Barônio, G.J.; Torezan-Silingardi, H.M. & Del-Claro, K. 2013. Foraging behavior of *Brachygastra lecheguana* (Hymenoptera: Vespidae) on *Banisteriopsis malifolia* (Malpighiaceae): extrafloral nectar consumption and herbivore predation in a tending ant system. **Entomological Science**, 16, 162-169.
- Anstett, M.C. 2001. Unbeatable strategy, constraint and coevolution, or how to resolve evolutionary conflicts: the case of the fig/wasp mutualism. **Oikos**, 95, 476-484.
- Antonini, Y.; Souza, H.G.; Jacobi, C.M. & Murry, F.B. 2005. Richness and behavior of insect visitors of *Stachytarpheta glabra* Cham. (Verbenaceae), at a ferruginous field, Ouro Preto, MG, Brazil. **Neotropical Entomology**, 34, 555-564.
- Baker, H.G. 1986. Yuccas and yucca moths-A historical commentary. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, 73, 556-564.
- Barros, M.G. 1998. Sistemas reprodutivos e polinização em espécies simpátricas de *Erythroxylum* P. Br. (Erythroxylaceae) do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, 21, 159-166.
- Basso-Alves, J.P.; Pereira, R.A.S.; Peng, Y.Q. & Teixeira, S.P. 2013. Different ontogenetic processes promote dichliny in *Ficus* L. (Moraceae). **Acta Oecologica**, In press.
- Berg, C.C. 1989. Classification and distribution of *Ficus*. **Experientia (Basel)** 45: 605-611.
- Brodmann, J.; Twele, R.; Francke, W.; Holzler, G.; Zhang, Q.H. & Ayasse, M. 2008. Orchids mimic green-leaf volatiles to attract prey-hunting wasps for pollination. **Current Biology**, 18, 740-744.
- Brodmann, J.; Twele, R.; Francke, W.; Luo, Y.B.; Song, X.Q. & Ayasse, M. 2009. Orchid mimics honey bee alarm pheromone in order to attract hornets for pollination. **Current Biology**, 19, 1368-1372.
- Carauta, J.P.P. 1989. *Ficus* (Moraceae) no Brasil: conservação e taxonomia. **Albertoia**, 2, 1-365.
- Cheng, J.; Shi, J.; Shangguan, F.Z.; Dafni, A.; Deng, Z.H. & Luo, Y.B. 2009. The pollination of a self-incompatible, food-mimic orchid, *Coelogyne fimbriata* (Orchidaceae), by female *Vespula* wasps. **Annals of Botany**, 104, 565-571.
- Ciotek, L.; Giorgis, P.; Benitez-Vieyra, S. & Cocucci, A.A. 2006. First confirmed case of pseudocopulation in terrestrial orchids of South America: pollination of *Geoblasta pennicillata* (Orchidaceae) by *Campsomeris bistrimacula* (Hymenoptera, Scoliidae). **Flora**, 201, 365-369.
- Clemente, M.A.; Lange, D.; Del-Claro, K.; Prezoto, F.; Campos, N.R. & Barbosa, B.C. 2012. Flower-visiting social wasps and plants interaction: network pattern and environmental complexity. **Psyche**, 2012, ID 478431, 10 pages.
- Compton, S.G.; Ellwood, M.D.F.; Davis, A.J. & Welch, K. 2000. The flight heights of chalcid wasps (Hymenoptera, Chalcidoidea) in a lowland bornean rain forest: Fig wasps are the high fliers. **Biotropica**, 32, 515-522.
- Coombs, G.; Peter, C.I. & Johnson, S.D. 2009. A test for Allee effects in the self-incompatible wasp-pollinated milkweed *Gomphocarpus physocarpus*. **Austral Ecology**, 34, 688-697.
- Cruaud, A.; Ronsted, N.; Chantarasuwan, B.; Chou, L.S.; Clement, W.L.; Couloux, A.; Cousins, B.; Genson, G.; Harrison, R.D.; Hanson, P.E.; Hossaert-Mckey, M.; Jabbour-Zahab, R.; Jousset, E.; Kerdelhué, C.; Kjellberg, F.; Lopez-Vaamonde, C.; Peebles, J.; Peng, Y.Q.; Pereira, R.A.S.; Schramm, T.; Ubaidillah, R.; van Noort, S.; Weiblen, G.D.; Yang, D.R.; Yodpinyanee, A.; Libeskind-Hadas, R.; Cook, J.M.; Rasplus, J.Y. & Savolainen, V. 2012. An extreme case of plant-insect codiversification: figs and fig-pollinating wasps. **Systematic Biology**, 61, 1029-1047.
- Danforth, B.N.; Sipes, S.; Fang, J. & Brady, S.G. 2006. The history of early bee diversification based on five genes plus morphology. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 103, 15118-15123.
- Dufaÿ, M. & Anstett, M.C. 2003. Conflicts between plants and pollinators that reproduce within inflorescences: evolutionary variations on a theme. **Oikos**, 100, 3-14.
- Fægri K. & van der Pijl L. 1979. **The principles of pollination ecology**. Oxford, Pergamon Press, 244pp.

- Galil, J. & Eisikowitch, D. 1968. On the pollination ecology of *Ficus Sycomorus* in east Africa. **Ecology**, 49, 259-269.
- Gaskett, A.C. 2011. Orchid pollination by sexual deception: pollinator perspectives. **Biological Reviews**, 86, 33-75.
- Gaskett, A.C. 2012. Floral shape mimicry and variation in sexually deceptive orchids with a shared pollinator. **Biological Journal of the Linnean Society**, 106, 469-481.
- Gess, S.K. 1992. Biogeography of the masarine wasps (Hymenoptera: Vespidae: Masarinae), with particular emphasis on the southern African taxa and on correlations between masarine and forage plant distributions. **Journal of Biogeography**, 19, 491-503.
- Gess S.K. 1996. **The pollen wasps: ecology and natural history of the Masarinae**. Cambridge, Harvard University Press, 340pp.
- Gess, S.K. & Gess, F.W. 2004. Distributions of flower associations of pollen wasps (Vespidae: Masarinae) in southern Africa. **Journal of Arid Environments**, 57, 17-44.
- Gess, S. K. & Gess, F.W. 2010. **Pollen wasps and flowers in southern Africa**. SANBI Biodiversity Series 18. South African National Biodiversity Institute. Pretoria, 147pp.
- Gess, S.K.; Gess, F.W. & Gess, R.W. 1997. Update on the flower associations of southern African Masarinae with notes on the nesting of *Masarina strucki* Gess and *Celonites gariensis* Gess (Hymenoptera: Vespidae: Masarinae) in southern Africa. **Journal of Hymenoptera Research**, 6, 75-91.
- Grisson-Pigé, L.; Hossaert-Mckey, M.; Greeff, J.M. & Bessiere, J.M. 2002. Fig volatile compounds - a first comparative study. **Phytochemistry**, 61, 61-71.
- Harrison, R.D. 2003. Fig wasp dispersal and the stability of a keystone plant resource in Borneo. **Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences**, 270, S76-S79.
- Hermes, M.G. & Garcete-Barrett, B.R. 2009. Revisiting the Brazilian fauna of masarine wasps: new records, an illustrated key to species and a description of the male of *Trimeria rubra* Hermes & Melo (Hymenoptera: Vespidae: Masarinae). **Zootaxa**, 2162, 24-36.
- Hermes, M.G. & Köhler, A. 2006. The flower-visiting social wasps (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) in two areas of Rio Grande do Sul State, southern Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia**, 50, 268-274.
- Horsburgh, M.; Semple, J.C. & Kevan, P.G. 2011. Relative pollinator effectiveness of insect floral visitors to two sympatric species of wild aster: *Symphyotrichum lanceolatum* (Willd.) Nesom and *S. lateriflorum* (L.) Love & Love (Asteraceae: Astereae). **Rhodora**, 113, 64-86.
- Jacobs, J.H.; Clark, S.J.; Denholm, I.; Goulson, D.; Stoate, C. & Osborne, J.L. 2010. Pollinator effectiveness and fruit set in common ivy, *Hedera helix* (Araliaceae). **Arthropod-Plant Interactions**, 4, 19-28.
- Jansen-Gonzalez, S.; Teixeira, S.P. & Pereira, R.A.S. 2012. Mutualism from the inside: coordinated development of plant and insect in an active pollinating fig wasp. **Arthropod-Plant Interactions**, 6, 601-609.
- Jersáková, J.; Johnson, S.D. & Kindlmann, P. 2006. Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. **Biological Reviews**, 81, 219-235.
- Johnson, S.D. 2005. Specialized pollination by spider-hunting wasps in the African orchid *Disa sankeyi*. **Plant Systematics and Evolution**, 251, 153-160.
- Johnson, S.D. & Steiner, K.E. 2000. Generalization versus specialization in plant pollination systems. **Trends in Ecology and Evolution**, 15, 140-143.
- Jousselin, E.; Hossaert-Mckey, M.; Herre, E.A. & Kjellberg, F. 2003a. Why do fig wasps actively pollinate monoecious figs? **Oecologia**, 134, 381-387.
- Jousselin, E. & Kjellberg, F. 2001. The functional implications of active and passive pollination in dioecious figs. **Ecology Letters**, 4, 151-158.
- Jousselin, E.; Kjellberg, F. & Herre, E.A. 2004. Flower specialization in a passively pollinated monoecious fig: A question of style and stigma? **International Journal of Plant Sciences**, 165, 587-593.
- Jousselin, E.; Rasplus, J.Y. & Kjellberg, F. 2003b. Convergence and coevolution in a mutualism: evidence from a molecular phylogeny of *Ficus*. **Evolution**, 57, 1255-1269.
- Kjellberg, F.; Doumesche, B. & Bronstein, J.L. 1988. Longevity of a fig wasp (*Blastophaga psenes*). **Proceedings Of The Koninklijke Nederlandse Akademie Van Wetenschappen Series C Biological And Medical Sciences**, 91, 117-122.
- Kjellberg, F.; Jousselin, E.; Bronstein, J.L.; Patel, A.; Yokoyama, J. & Rasplus, J.Y. 2001. Pollination mode in fig wasps: the predictive power of correlated traits. **Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences**, 268, 1113-1121.
- Kjellberg, F.; Jousselin, E.; Hossaert-Mckey, M. & Rasplus, J.Y. 2005. Biology, ecology and evolution of fig-pollinating wasps (Chalcidoidea, Agaonidae). p. 539-571. In: Raman, A.; Schaefer, C.W. & Withers, T.M. (eds.). **Biology, ecology and evolution of gall-inducing arthropods**. New Hampshire, Science publishers, Inc., 571. pp.
- Lopez-Vaamonde, C.; Rasplus, J.Y.; Weiblen, G.D. & Cook, J.M. 2001. Molecular phylogenies of fig wasps: partial cladogenesis of pollinators and parasites. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 21, 55-71.
- Machado, C.A.; Jousselin, E.; Kjellberg, F.; Compton, S.G. & Herre, E.A. 2001. Phylogenetic relationships, historical biogeography and character evolution of fig-pollinating wasps. **Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences**, 268, 685-694.

- Mechi, M.R. 1999. Activity cycle of the pollen wasp, *Trimeria howardi* (Hymenoptera: Vespidae) in Southeastern Brasil. **Revista de Biologia Tropical**, 47, 939-948.
- Mello, M.A.R.; Santos, G.M.D.; Mechi, M.R. & Hermes, M.G. 2011. High generalization in flower-visiting networks of social wasps. **Acta Oecologica-International Journal of Ecology**, 37, 37-42.
- Momose, K. & Inoue, T. 1993. Pollination and factors limiting fruit-set of chasmogamous flowers of an amphicarpic annual, *Polygonum thunbergii* (Polygonaceae). **Researches on Population Ecology**, 35, 79-93.
- Nazarov, V.V. 1995. Poillination of *Steveniella satyrioides* (Orchidaceae) by wasps (Hymenoptera, Vespoidea) in the Crimea. **Lindleyana**, 10, 109-114.
- O'Neill, K.M. 2001. **Solitary wasps: behavior and natural history**. Ithaca, Cornell University Press, 406pp.
- Proctor, M.; Yeo, P. & Lack, A. 1996. **The natural history of pollination**. London, Collins, 479pp.
- Ramírez B., W. 1970. Host specificity of fig wasps (Agaonidae). **Evolution**, 24, 680-691.
- Renner, S.S. 2006. Rewardless flowers in the angiosperms and the role of insect cognition in their evolution. Pp. 123-144. In: Waser, N.M. & Olerton, J. (eds.). **Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization**. Chicago, University of Chicago Press, 144. pp.
- Richter, M.R. 2000. Social wasp (Hymenoptera: Vespidae) foraging behavior. **Annual Review of Entomology**, 45, 121-150.
- Robertson, I.C. & Klemash, D. 2003. Insect mediated pollination in slickspot peppergrass, *Lepidium papilliferum* L. (Brassicaceae), and its implications for population viability. **Western North American Naturalist**, 63, 333-342.
- Santos, G.M.D.; Aguiar, C.M.L. & Mello, M.A.R. 2010. Flower-visiting guild associated with the Caatinga flora: trophic interaction networks formed by social bees and social wasps with plants. **Apidologie**, 41, 466-475.
- Schiestl, F.P. 2004. Floral evolution and pollinator mate choice in a sexually deceptive orchid. **Journal of Evolutionary Biology**, 17, 67-75.
- Schiestl, F.P. & Peakall, R. 2005. Two orchids attract different pollinators with the same floral odour compound: ecological and evolutionary implications. **Functional Ecology**, 19, 674-680.
- Schowater T.D. 2000. **Insect ecology: an ecosystem approach**. San Diego, Academic Press, 572pp.
- Shanahan, M.; So, S.; Compton, S.G. & Corlett, R.T. 2001. Fig-eating by vertebrate frugivores: a global review. **Biological Review**, 76, 529-572.
- Shuttleworth, A. & Johnson, S.D. 2006. Specialized pollination by large spider-hunting wasps and self-incompatibility in the African milkweed *Pachycarpus asperifolius*. **International Journal of Plant Sciences**, 167, 1177-1186.
- Shuttleworth, A. & Johnson, S.D. 2009a. A key role for floral scent in a wasp-pollination system in *Eucomis* (Hyacinthaceae). **Annals of Botany**, 103, 715-725.
- Shuttleworth, A. & Johnson, S.D. 2009b. Specialized pollination in the African milkweed *Xysmalobium orbiculare*: a key role for floral scent in the attraction of spider-hunting wasps. **Plant Systematics and Evolution**, 280, 37-44.
- Shuttleworth, A. & Johnson, S.D. 2009c. The importance of scent and nectar filters in a specialized wasp-pollination system. **Functional Ecology**, 23, 931-940.
- Shuttleworth, A. & Johnson, S.D. 2012. The *Hemipepsis* wasp-pollination system in South Africa: a comparative analysis of trait convergence in a highly specialized plant guild. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 168, 278-299.
- Somavilla, A. & Köhler, A. 2012. Preferência floral de vespas (Hymenoptera, Vespidae) no Rio Grande do Sul, Brasil. **EntomoBrasilis**, 5, 21-28.
- Sühs, R.B.; Somavilla, A.; Köhler, A. & Putzke, J. 2009. Vespídeos (Hymenoptera, Vespidae) vetores de pólen de *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae), Santa Cruz do Sul, RS, Brasil. **Revista Brasileira de Biociências**, 7, 138-143.
- Tarachai, Y.; Compton, S.G. & Trisontchi, C. 2008. The benefits of pollination for a fig wasp. **Symbiosis**, 45, 29-32.
- Tooker, J.F. & Hanks, L.M. 2000. Flowering plant hosts of adult Hymenopteran parasitoids of central Illinois. **Annals of the Entomological Society of America**, 93, 580-588.
- Torezan-Silingardi, H.M. 2011. Predatory behavior of *Pachodynerus brevithorax* (Hymenoptera: Vespidae, Eumeninae) on endophytic herbivore beetles in the Brazilian Tropical Savanna. **Sociobiology**, 57, 181-189.
- Vieira, M.F. & Shepherd, G.J. 1999. Pollinators of *Oxypetalum* (Asclepiadaceae) in Southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Biologia**, 59, 693-704.
- Weiblen, G.D. 2002. How to be a fig wasp. **Annual Review of Entomology**, 47, 299-330.
- Weiblen, G.D. 2004. Correlated evolution in fig pollination. **Systematic Biology**, 53, 128-139.
- Weiblen, G.D.; Yu, D.W. & West, S.A. 2001. Pollination and parasitism in functionally dioecious figs. **Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences**, 268, 651-659.
- Wiesenborn, W.D.; Heydon, S.L. & Lorenzen, K. 2008. Pollen loads on adult insects from tamarisk flowers and inferences about larval habitats at Topock Marsh, Arizona. **Journal of the Kansas Entomological Society**, 81, 50-60.



Foto: Carlos Eduardo Pereira Nunes

* Capítulo 14 *

Polinização por vertebrados

Erich Fischer¹, Andréa Cardoso de Araujo¹ e Fernando Gonçalves²

¹ Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul – CEP: 79070-900 – Campo Grande-MS – Brasil. e-mail: erich.fischer@ufms.br

² Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul – CEP: 79070-900 – Campo Grande-MS – Brasil.

A polinização por animais vertebrados ocorre principalmente nas regiões tropicais. Apresentamos aqui uma síntese acerca dos vertebrados visitantes de flores e das plantas polinizadas por eles, focada nos principais grupos taxonômicos. Animais vertebrados antófilos e plantas adaptadas à polinização por vertebrados apresentaram grande diversificação depois da metade do Mioceno. Aves e morcegos são destacadamente os polinizadores mais comuns, ao passo que mamíferos não voadores e lagartos podem ser polinizadores importantes em situações excepcionais, como em ilhas, para determinados grupos de plantas. A visitação de flores por meio de voo pairado é um fenômeno tipicamente neotropical, comum entre beija-flores e morcegos glossófagos, enquanto a visitação de flores por vertebrados que se apoiam sobre as flores ou ramos é um fenômeno pantropical. Adicionalmente, alguns marsupiais, roedores e lagartos visitam flores a partir do chão. Vertebrados essencialmente nectarívoros são geralmente pequenos e forrageiam solitariamente em rotas entre plantas que abrem poucas flores por dia. Vertebrados antófilos relativamente grandes consomem pólen e outros recursos florais com mais frequência e visitam, geralmente em grupos, plantas com grande quantidade de flores por dia. A nectarivoria é mais comum entre espécies de vertebrados voadores que, por sua vez, parecem ser mais promissores como polinizadores do que animais não voadores. Dado o potencial para fluxo polínico de longa distância vertebrados são polinizadores muito importantes, especialmente em ambientes tropicais.

Introdução

Aves, mamíferos e répteis compreendem espécies de vertebrados que buscam recursos florais (antófilos) e podem atuar como polinizadores de milhares de angiospermas em todo o mundo. Aves e morcegos são os principais polinizadores, reportados para sessenta e cinco e sessenta e sete famílias de angiospermas, respectivamente (Cronk & Ojeda 2008; Fleming *et al.* 2009). No Brasil, Buzato *et al.* (2012) compilaram trezentas e trinta e oito espécies de vertebrados, pertencentes a cento e trinta e cinco gêneros e vinte e cinco famílias, que efetiva ou potencialmente polinizam flores. A diversificação dos vertebrados antófilos ocorreu principalmente depois do Eoceno (56 a 34 milhões de anos atrás), embora a origem dos vertebrados polinizadores possa ser mais antiga. Primatas e marsupiais podem ter sido polinizadores importantes para determinadas plantas desde o Cretáceo (144 a 66 milhões de anos atrás), e depois teriam sido sobrepujados pelas aves e morcegos nectarívoros, que apresentaram ampla diversificação no Cenozoico (66 milhões de anos atrás até o presente) (Sussman & Raven 1978; Turner 1982; Kress *et al.* 1994; Proctor *et al.* 1996; Cronk & Ojeda 2008).

As características morfológicas, sensoriais e fisiológicas dos polinizadores estão relacionadas às características das flores, que apresentam um conjunto de adaptações chamadas “síndromes de polinização” por Faegri & van der Pijl (1971) (ver Introdução Seção 3). Entretanto, a mudança de poucas ou de uma só característica floral pode ser suficiente para levar à mudança de polinizador. As flores atuais foram selecionadas ao longo da história evolutiva de suas linhagens, que sofreram pressões seletivas de conjuntos variáveis de animais antófilos ao longo de suas distribuições geográficas, portanto, embora possamos identificar padrões, a maioria das angiospermas não

apresenta flores fortemente especializadas quanto ao tipo de polinizador nem todas as características das flores se encaixam em apenas uma síndrome (*cf.* Faegri & van der Pijl 1971). Mesmo assim, com base em algumas características chave das flores, que variam entre linhagens de plantas, é possível inferir com boa chance de acerto os tipos de vertebrados polinizadores esperados para grande parte das angiospermas (Ollerton *et al.* 2009; Johnson 2013). A maioria dos estudos mostra que mamíferos não voadores compartilham flores com aves ou morcegos e que as plantas atuais adaptadas à polinização por mamíferos não voadores (terofilia) estão geralmente restritas a regiões onde polinizadores voadores são raros ou ausentes (Armstrong 1979; Hopkins 1984; Gribel 1988; Tandon *et al.* 2003). Características florais adaptadas à polinização por aves (ornitofilia) ou morcegos (quiropterofilia) podem conferir pré-adaptação para a polinização por outros vertebrados, o que torna algumas espécies ambivalentes quanto ao tipo de polinizador (Armstrong 1979; Gribel 1988; Proctor *et al.* 1996; Tschapka & Helversen 1999). Entretanto, mais estudos que abordem a eficiência de polinização de diferentes visitantes (Goldingay *et al.* 1991; Longo & Fischer 2006; Gomes *et al.* 2013; Rocca & Sazima 2013) são necessários para generalizações mais acertadas quanto ao papel de vertebrados não voadores.

Neste capítulo apresentamos uma síntese global dos grupos de vertebrados antófilos e das plantas polinizadas por vertebrados, com ênfase para a região neotropical. Descrevemos os principais padrões geográficos e evolutivos das interações entre vertebrados polinizadores e plantas e apontamos referência para alguns casos excepcionais. Abordamos inicialmente os vertebrados antófilos e, depois, as características das plantas cujas flores são polinizadas por vertebrados. Ao final apresentamos uma síntese de alguns fatores

que podem moldar os padrões conhecidos sobre a polinização por animais vertebrados.

As aves antófilas

As aves são os principais vertebrados polinizadores, abrangem mais de cinquenta famílias e estão ausentes apenas na Europa (Proctor *et al.* 1996). No Brasil, duzentas e trinta e quatro espécies podem atuar como polinizadores (Buzato *et al.* 2012). Aves insetívoras que buscavam presas ou água na folhagem provavelmente deram origem às espécies antófilas, característica que evoluiu muitas vezes em diferentes grupos (Proctor *et al.* 1996). A maioria das aves polinizadoras é pequena, nectarívora e apresenta bico afilado e língua alongada para sucção de néctar em flores tubulares. Por outro lado, aves antófilas maiores que apresentam outras formas de bico e língua geralmente buscam outros recursos como pólen, óleo ou corpos nutritivos gelatinosos (Fig. 14.1) (Brown & Hopkins 1995; Maués & Venturieri 1996; Vicentini & Fischer 1999; Sazima *et al.* 2001).

Beija-flores (Trochilidae) representam as aves mais especializadas em visitar flores. São mais de trezentas e trinta espécies em duas subfamílias, Phaethornithinae e Trochilinae, todas nectarívoras e distribuídas da Patagônia ao Alasca (Stiles 1981; Dickinson 2003). No Brasil são conhecidas oitenta e seis espécies, vinte e sete fetornitíneos e cinquenta e nove troquilíneos (Piacentini 2011; Buzato *et al.* 2012). A origem dos beija-flores provavelmente ocorreu na América do Sul durante o Mioceno (23 a 5 milhões de anos atrás) (McGuire *et al.* 2007), entretanto fósseis encontrados na Alemanha sustentam a origem na Europa durante o Oligoceno (34 a 23 milhões de anos atrás), com a extinção posterior nessa região (Mayr 2004; Fleming & Muchhala 2008). Os beija-flores são aves extremamente pequenas (maioria

entre 3-10 g) e ágeis que realizam visitas solitárias por meio de voo pairado, comportamento que contrasta com outras aves antófilas (Westerkamp 1990; Rocca & Sazima 2010). Fetornitíneos geralmente forrageiam em rotas de visitaç o a flores esparsas; os maiores visitam flores de alto valor energético e podem ser polinizadores exclusivos de determinadas espécies (Feinsinger & Colwell 1978; Feinsinger 1983; Gill 1988; Araujo *et al.* 1994; Sazima *et al.* 1995; Fischer & Leal 2006). Muitas vezes, visitam flores em intervalos regulares que permitem reposi  o m xima do volume de n ctar entre as visitas (Fischer & Leal 2006; Machado *et al.* 2007). Os fetornit neos menores geralmente visitam flores de valor energético mais baixo (Buzato *et al.* 2000; Lopes *et al.* 2002). Beija-flores troquil neos podem ser territoriais (geralmente os maiores) sobre agrupamentos de flores, forragear em rotas de baixa recompensa ou atuar como “parasitas de territ rios” – invasores de territ rios de outros beija-flores (Bittrich & Amaral 1996; Araujo & Sazima 2003; Longo & Fischer 2006; Machado & Semir 2006; Arruda *et al.* 2007; Machado *et al.* 2007; Rocca & Sazima 2013). Por um lado, o comportamento territorial pode restringir o fluxo de p len entre plantas, de modo que troquil neos territoriais podem ser polinizadores pouco eficientes (Longo & Fischer 2006). Por outro lado, a territorialidade pode causar aumento de deslocamentos por beija-flores parasitas de territ rio e assim favorecer indiretamente o fluxo de p len entre plantas, por m esse poss vel efeito n o tem sido muito estudado. Beija-flores, principalmente troquil neos, t m tamb m visitam flores adaptadas   poliniza  o por abelhas, morcegos ou aves de outras fam lias, aparentemente em maior frequ ncia em ambientes perturbados ou x ricos do que em florestas antigas e  midas (Sazima *et al.* 1993; Vicentini & Fischer 1999; Araujo & Sazima 2003; Freitas *et al.* 2006; Machado *et al.* 2007; Rodrigues & Araujo 2011).



Figura 14.1 (A) Inflorescência de *Combretum lanceolatum* (Combretaceae) oferece poleiro e néctar gelatinoso às aves polinizadoras. (B) Flor de *Platonia insignis* (Clusiaceae) polinizada por aves que buscam néctar e mistura de óleo e pólen. (C) Flor de *P. insignis* com pétalas manualmente removidas. (D) Flor de *Quesnelia humilis* (Bromeliaceae) polinizada por beija-flores fetornitíneos. (E) Visita de fetornitíneo, *Ramphodon naevius*, à *Nematanthus fritschii* (Gesneriaceae). Linhas de escala: A = 4 cm; B-E = 2 cm. Fotos: Alberto Vicentini (B e C), Erich Fischer (A e D) e Silvana Buzato (E).

Outras aves antófilas americanas são principalmente passeriformes, destacadamente Thraupidae e Icteridae, mas também psitacíformes, piciformes, columbiformes e charadriiformes (Maués & Venturieri 1996; Proctor *et al.* 1996; Rocca & Sazima 2010; Buzato *et al.* 2012). Essas ordens de aves tiveram origem no Cretáceo e ampla diversificação durante o Cenozoico; a origem dos traupídeos e icterídeos é estimada no médio Mioceno (Pacheco *et al.* 2011; Barker *et al.* 2013). Esse conjunto de aves antófilas americanas contrasta com os beija-flores por visitarem flores enquanto empoleiradas em inflorescências ou ramos. Muitas vezes, essas aves consomem recursos florais em plantas polinizadas por outros animais (Stiles 1981; Proctor *et al.* 1996), mas também podem atuar como polinizadores importantes, geralmente de flores expostas em locais abertos ou dossel de florestas (Sazima *et al.* 1993; Gill *et al.* 1996; Cotton 2001; Ragusa-Netto 2002; Rocca & Sazima 2008; 2010).

Nos paleotrópicos as flores ornitófilas são associadas a aves que tipicamente empoleiram ao visitar flores (Westerkamp 1990; Rocca & Sazima 2010). Na África, as principais aves antófilas são Nectariniidae e Zosteropidae, polinizadoras de aproximadamente cento e cinquenta espécies de plantas. Na Austrália, Nova Guiné e sul da Ásia, Meliphagidae poliniza cento e setenta e seis espécies de plantas, ao passo que Nectariniidae, Zosteropidae e Psittacidae polinizam duzentas e quinze (Brown & Hopkins 1995; Fleming & Muchhala 2008). Nectariniídeos e melifagídeos estão entre as aves nectarívoras mais especializadas do Velho Mundo, apresentam bicos afilados e são

geralmente pequenas (10-27 g). Os psitacídeos antófilos são maiores (26-34 g), apresentam bicos largos e recurvados e consomem substancialmente pólen (Endress 1994; Brown & Hopkins 1995; Juniper & Parr 1998). Psitacídeos antófilos paleotrópicos possuem língua com papilas em forma de pincel, o que facilita o consumo de pólen e néctar, característica ausente entre psitacídeos neotrópicos. Grande parte das aves antófilas paleotrópicas realiza visitas em pares ou grupos maiores, porém os melifagídeos maiores podem estabelecer territórios e os menores podem atuar como parasitas de territórios (McFarland 1986), assim como observado entre os beija-flores nos neotrópicos.

Os morcegos antófilos

Os morcegos antófilos evoluíram independentemente em duas famílias geograficamente separadas, Phyllostomidae (Microchiroptera) nos neotrópicos e Pteropodidae (Megachiroptera) nos paleotrópicos. A origem é imprecisa, mas a grande diversificação desses morcegos ocorreu a partir do médio Mioceno. A nectarivoria evoluiu mais de uma vez entre os filostomídeos e pteropodídeos (Koopman 1981; Giannini & Simmons 2003; Datzmann *et al.* 2010). Duas subfamílias, Glossophaginae (Phyllostomidae) e Macroglossinae (Pteropodidae), compreendem as espécies consideradas especialistas em consumir néctar. Esses morcegos são pequenos, apresentam focinho longo e afilado e língua extensível e fina. Os glossofagíneos (6-30 g) incluem as espécies mais adaptadas à nectarivoria e realizam visitas tipicamente

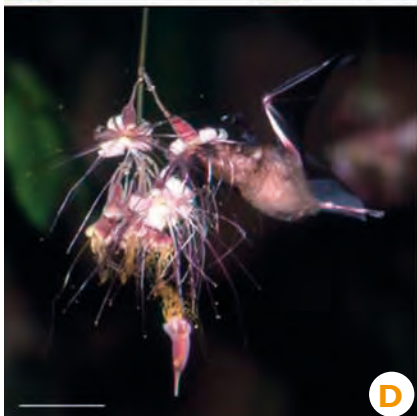
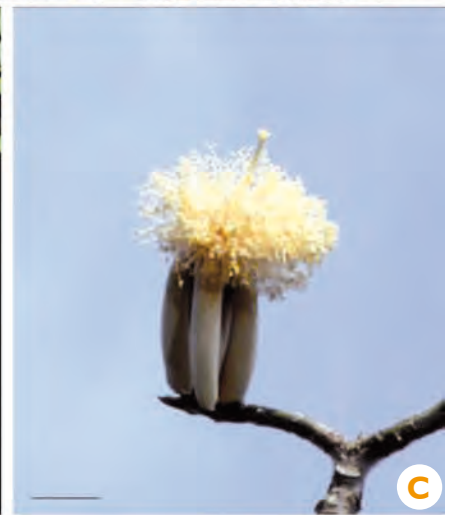
por meio de voo pairado (Fig. 14.2), enquanto outros morcegos neotropicais ou paleotropicais geralmente agarram-se às flores ou ramos durante as visitas (Start & Marshall 1976; Fleming 1982; Hopkins 1984; Hopkins & Hopkins 1993; Gibbs *et al.* 1999; Machado & Vogel 2004).

Outros filostomídeos também são polinizadores conhecidos, destacadamente *Phyllostomus discolor* Wagner, 1843 (30-40 g) e *P. hastatus* Pallas, 1767 (70-110 g) (subfamília Phyllostominae). Essas espécies são os principais polinizadores de algumas espécies arbóreas ou arbustivas, ou vetores adicionais em plantas polinizadas por glossofagíneos (Carvalho 1960; Hopkins 1984; Fischer 1992; Gribel & Hay 1993; Gribel *et al.* 1999; Gribel & Gibbs 2002). Apenas glossofagíneos e *Phyllostomus* spp. têm sido reportados como polinizadores principais de plantas quiropterófilas neotropicais, ao passo que morcegos das subfamílias Carrollinae, Stenodermatinae e outros Phyllostominae têm sido considerados secundários. Assim como a maioria dos beija-flores fetornitíneos, os glossofagíneos apresentam grande demanda diária por néctar e geralmente forrageiam solitariamente em rotas de visita a flores esparsas, mas também em duplas, ou podem exibir territorialidade em agrupamentos de flores (Howell 1979; Fleming 1982; Helversen & Reyer 1984; Lemke 1984). *Phyllostomus discolor* visita plantas com oferta copiosa de néctar em grupos de vários indivíduos, mas também em duplas ou solitariamente em situações de baixa concentração

de flores (Sazima & Sazima 1977; Hopkins 1984; Fischer 1992; Gribel *et al.* 1999). Visitas em grupos são vantajosas aos morcegos ou aves em plantas esparsas com grande quantidade de flores, pois os indivíduos podem visitar flores diferentes em intervalos coordenados para reposição de néctar, evitando encontrar uma planta recém-visitada. Do ponto de vista dessas plantas, a visitação por grupos reduz a quantidade de flores visitadas por um mesmo animal, podendo, assim, ampliar o fluxo de pólen entre coespecíficas (Howell 1979; Fleming 1982; Bittrich & Amaral 1996; Vicentini & Fischer 1999).

Geralmente apenas os morcegos que tendem a explorar néctar têm sido considerados potencial ou efetivamente polinizadores (Buzato *et al.* 2012), entretanto visitas a flores por morcegos predominantemente insetívoros/carnívoros podem ocorrer associadas ao consumo de pólen, recurso rico em proteínas e lipídios (Mancina & Gerardo-Herrera 2010). O pólen como principal recurso floral explorado por morcegos antófilos é evidente no caso de *P. hastatus*, polinizador exclusivo de *Pseudobombax munguba* (Mart. & Zucc.) Dugand (Malvaceae) em floresta de igapó na Amazônia, planta cujas flores oferecem unicamente pólen (Fig. 14.2 C) (Gribel & Gibbs 2002). *Phyllostomus hastatus* é o maior morcego neotropical reportado como polinizador principal de uma planta, embora seja predominantemente predador de insetos e pequenos vertebrados. Outras espécies de filostomídeos insetívoros/carnívoros também

Figura 14.2 (A) Copa (15 m de diâmetro) de *Parkia pendula* (Fabaceae) no dossel da Amazônia com inúmeros capítulos pendulares em diferentes estádios. (B) Visita do glossofagíneo *Glossophaga soricina* à flor de *Psittachantus corynocephalus* (Loranthaceae). (C) Flor de pólen de *Pseudobombax munguba* (Malvaceae) ao final da antese, início da manhã. (D-E) Inflorescências pendulares de *Couepia longipendula* (Chrysobalanaceae) visitadas por *G. soricina*, respectivamente, em voo e agarrado (comportamento atípico, favorecido pelo tipo de inflorescência e néctar farto). (F) Flor de *Eperua duckeana* (Fabaceae) polinizada por glossofagíneos e protegida por formigas contra visitantes que pousam. Linhas de escala = 5 cm. Fotos: Erich Fischer (A, C-F) e Paulo Robson de Souza (B).



podem consumir pólen, como *Chrotopterus auritus* (Peters, 1856), *Lophostoma silvicolum* d'Orbigny, 1836 e *L. brasiliense* Peters, 1866; assim como espécies essencialmente insetívoras de outras famílias, como *Noctilio albiventris* Demarest, 1818 (Noctilionidae) e *Molossops temminckii* (Burmeister, 1854) (Molossidae) (Gonçalves *et al.* 2007; Cunha *et al.* 2009; Munin *et al.* 2012). Visitas a flores por morcegos neotropicais insetívoros/carnívoros podem ser mais comuns do que o esperado, principalmente em ambientes perturbados ou regiões de seca prolongada onde há irregularidade da oferta de presas (Munin *et al.* 2012).

Os pteropodídeos, única família da subordem Megachiroptera, são originalmente herbívoros, predominantemente frugívoros e raramente consomem itens animais (Kitchener *et al.* 1990; Ferrarezzi & Gimenez 1996). Exceto por uma espécie, não apresentam habilidade de ecolocalização como os microquirópteros, e muitos apresentam hábito diurno ou crepuscular. Os morcegos da subfamília Pteropodinae são primariamente frugívoros, embora consumam néctar e pólen (Ferrarezzi & Gimenez 1996), enquanto morcegos da subfamília Macroglossinae são essencialmente nectarívoros e principais polinizadores de flores quiropterófilas paleotropicais (Start & Marshall 1976; Armstrong 1979; Hopkins & Hopkins 1993; Proctor *et al.* 1996). Os macroglossíneos forrageiam principalmente entre o final da tarde e as primeiras horas da noite, mas também podem visitar flores ao longo de toda a noite. *Macroglossus* spp. (15-25 g) visitam flores solitariamente em fontes próximas ao abrigo, ao passo que *Eonycteris* spp. (40-65 g) forrageiam em grupos de cinco a vinte indivíduos e percorrem longas distâncias (~ 38 km) entre fontes (Start & Marshall 1976). *Macroglossus* spp. são semelhantes aos glossofagíneos, e *Eonycteris* spp., às espécies de *Phyllostomus*, quanto ao tamanho e comportamento de visitas às flores.

Outros vertebrados antófilos

A especialização em consumir recursos florais é um fenômeno raro entre os mamíferos não voadores, reconhecido apenas para um dos menores marsupiais endêmicos da Austrália – *Tarsipes rostratus* Gervais & Verreaux, 1842 (7-15 g), única espécie de Tarsipedidae, linhagem antiga de marsupiais extintos (Wooller *et al.* 1993). Embora marsupiais antófilos possivelmente remontem ao Cretáceo, a origem de *T. rostratus* é estimada no início do Mioceno (Turner 1982; Armstrong 1979; Proctor *et al.* 1996). *Tarsipes rostratus* é noturno e solitário, apresenta focinho extremamente afilado e língua extensível e longa com papilas em forma de pincel. Adicionalmente, outros marsupiais onívoros paleotropicais (Dasyuridae, Burramyidae e Petauridae) polinizam flores de Proteaceae e Myrtaceae. Nos neotrópicos, os principais marsupiais antófilos são *Caluromys* spp. (200-400 g) e *Didelphis* spp. (500-3000 g) (Didelphidae) (Gribel *et al.* 1999; Tschapka & Helversen 1999; Martins & Gribel 2007), considerados importantes polinizadores de *Pseudobombax tomentosum* (Mart.) A. Robyns, 1963 (Malvaceae) e *Mabea fistulifera* Mart. (Euphorbiaceae), respectivamente (Gribel 1988; Vieira & Carvalho-Okano 1996).

Embora não sejam especialistas em recursos florais, pequenos roedores (Muridae) (20-130 g) são polinizadores principais de espécies de Proteaceae, na África, e de *Blakea* (Melastomataceae), na América Central (Lumer & Schoer 1986; Johnson *et al.* 2001). As menores espécies de primatas, lêmures Cheirogaleidae (60-500 g), consomem pólen e néctar e atuam como polinizadores principais de espécies de Clusiaceae e Strelitziaceae em Madagascar (Carpenter 1978; Wiens & Rourke 1978; Goldingay *et al.* 1991; Endress 1994; Kress *et al.* 1994). Outros

roedores (Sciuridae) e primatas (Aotidae, Cebidae, Callitrichidae e Atelidae), neotropicais ou paleotropicais, incluem pólen e/ou néctar em suas dietas e podem ser polinizadores eventuais de flores compartilhadas com morcegos ou aves (Peres 1993; Bittrich & Amaral 1996; Gribel *et al.* 1999; Tandon *et al.* 2003). Entre os mamíferos antófilos ocorrem ainda espécies de Soricidae (Soricomorpha), Viverridae (Carnivora) e até girafas (Giraffidae, Artiodactyla) na África; além de *Potos flavus* Geoffroy St-Hil. & Cuvier, 1795 (Procyonidae, Carnivora) na região neotropical (Ford & Hoffmann 1988; du Toit 1990; Proctor *et al.* 1996).

Lagartos antófilos são muito raros, geralmente encontrados em ilhas tropicais onde há baixa abundância de outros tipos de animais antófilos (Olesen & Valido 2003; Sazima *et al.* 2009). A formação de populações insulares densas possivelmente proporcionou força evolutiva para expansão da dieta de alguns lagartos, originalmente insetívora, em direção à inclusão de néctar e pólen (Eifer 1995; Olesen & Valido 2003). O pequeno cacto globoso da Caatinga, *Melocactus ernestii* Vaupel, é a única espécie continental conhecida polinizada por lagartos, *Tropidurus semitaeniatus* Spix 1825 (Tropiduridae), porém suas flores apresentam características ornitófilas e são polinizadas também por beija-flores (Gomes *et al.* 2013). No caso de flores adicionalmente polinizadas por animais voadores, a visitação por vertebrados não voadores pode levar à redução da atividade de polinizadores mais eficientes, e assim a um resultado líquido negativo para as plantas. Essa possibilidade não tem sido abordada em grande parte dos estudos que reportam animais não voadores como polinizadores e, portanto, novos estudos com esse enfoque são necessários para avaliar o papel de vertebrados não voadores como polinizadores.

As flores polinizadas por vertebrados

Flores polinizadas por animais vertebrados evoluíram originalmente de ancestrais polinizadas por borboletas, mariposas, abelhas ou moscas de língua longa (Proctor *et al.* 1996). Plantas polinizadas por aves evoluíram independentemente diversas vezes a partir de ancestrais polinizadas por abelhas ou borboletas, ao passo que plantas polinizadas por morcegos evoluíram principalmente a partir de flores polinizadas por mariposas ou aves (Proctor *et al.* 1996; Givnish *et al.* 2007; Cronk & Ojeda 2008). Essas direções evolutivas, assim como evolução secundária em sentido inverso, são em parte sustentadas pela presença de plantas atuais cujas flores são visitadas por aves e abelhas/borboletas, ou por morcegos e mariposas/aves (Armstrong 1979; Fischer *et al.* 1992; Sazima *et al.* 1994; Varassin & Sazima 2000; Araujo & Sazima 2003; Araujo *et al.* 2004; Freitas *et al.* 2006; Martins & Gribel 2007). Há casos excepcionais, como o de *Siphocampylus sulfureus* E. Wimm. (Lobeliaceae), adaptada à polinização concomitante por beija-flores e morcegos (Sazima *et al.* 1994; veja também Buzato *et al.* 1994). Exceto por espécies paleotropicais que podem ter sido polinizadas por marsupiais ou primatas desde o Cretáceo, as flores polinizadas por vertebrados não voadores parecem ter sido originadas principalmente a partir de flores ornitófilas ou quiropterófilas (Lumer & Schoer 1986; Kress *et al.* 1994; Proctor *et al.* 1996; Tandon *et al.* 2003; Godínez-Álvarez 2004; Ackermann & Weigend 2006).

Comparativamente às espécies aparentadas polinizadas por invertebrados, as espécies polinizadas por vertebrados apresentam flores ou inflorescências maiores e mais robustas, que produzem maior quantidade de néctar e pólen. Essas tendências também ocorrem em flores quiropterófilas quando comparadas

às ornitófilas, assim como em flores polinizadas por vertebrados grandes se comparadas àquelas polinizadas por vertebrados pequenos. As flores ornitófilas são inodoras, apresentam antese diurna e coloração conspícua, comumente tons de vermelho, laranja e/ou amarelo (Fig. 14.1); em contraste, as flores quiropterófilas são funcionais durante a noite, exalam odor forte e geralmente são brancas ou inconspícuas, palidamente esverdeadas ou amareladas (Fig. 14.2) (Sazima *et al.* 1999; Buzato *et al.* 2000; Varassin *et al.* 2001; Araujo & Sazima 2003). As flores associadas à polinização por marsupiais neotropicais apresentam néctar muito abundante e de fácil acesso em câmaras rasas com aberturas amplas; essas flores são eretas ou dispostas em inflorescências pendulares (Gribel 1988; Vieira & Carvalho-Okano 1996; Tschapka & Helvesen 1999). Flores paleotropicais polinizadas principalmente por marsupiais ou roedores são dispostas em inflorescências robustas, próximas ao chão ou apontadas para baixo, ou, ainda, dispostas em inflorescências inconspícuas em meio à folhagem. Flores polinizadas por marsupiais ou roedores murídeos são noturnas, enquanto as polinizadas por primatas, esquilos ou lagartos são diurnas (Lumer & Schoer 1986; Kress *et al.* 1994; Proctor *et al.* 1996; Tandon *et al.* 2003; Godínez-Álvarez 2004; Ackermann & Weigend 2006). Características de flores adaptadas à polinização por lagartos (saurofilia) geralmente também estão associadas a outros vetores, como aves ou abelhas (Dearing & Schall 1992; Pérez-Mellado & Casas 1997; Traveset & Sáez 1997; Olsson *et al.* 2000; Nyhagen *et al.* 2001; Godínez-Álvarez 2004; Sazima *et al.* 2009). Em *Erythrina velutina* Willd. (Fabaceae) o néctar muito diluído pode ser importante fonte de água, além de açúcares, aos lagartos *Euprepis atlanticus* (Schmidt, 1945) (Scincidae) que visitam suas flores, compartilhadas com aves que empoleiram, no arquipélago de Fernando de Noronha (Sazima *et al.* 2009).

Grande parte das espécies ornitófilas neotropicais especializadas quanto ao polinizador utilizam beija-flores como vetores, ao passo que plantas ornitófilas polinizadas por aves que empoleiram tendem a ser generalistas (Sazima *et al.* 1993; 2001; Maués & Venturieri 1996; Ragusa-Netto 2002), embora ocorram casos excepcionais como o de *Moronobea coccinea* Aubl. (Clusiaceae), cujas flores parecem ser especializadas para a polinização por periquitos (Vicentini & Fischer 1999). Entre as espécies polinizadas apenas por beija-flores, aquelas especializadas geralmente apresentam flores zigomorfas, corolas tubulares longas, depositam pólen em região bem delimitada sobre o corpo dos polinizadores (*e.g.*, bico, topo da cabeça) e abrem poucas flores por indivíduo por dia (Figs. 14.1 D,E) (Buzato *et al.* 2000; Freitas & Sazima 2001; Varassin *et al.* 2001; Araujo *et al.* 2004). Por outro lado, flores ornitófilas actinomorfas de corola curta recebem visitas de diferentes espécies de beija-flores e/ou de outras aves e abrem muitas flores por dia em inflorescências grandes (Lopes *et al.* 2002; Araujo *et al.* 2004; Arruda *et al.* 2007; Cronk & Ojeda 2008). As flores neotropicais polinizadas por aves que pousam são mais robustas que as polinizadas por beija-flores, sendo geralmente do tipo pincel orientadas para cima, e a deposição de pólen pode ocorrer em diferentes locais sobre o corpo das aves (Maués & Venturieri 1996; Buzato *et al.* 2000; Ragusa-Netto 2002; Sazima *et al.* 2009; Rocca & Sazima 2010). Adicionalmente, as flores neotropicais polinizadas por aves que empoleiram apresentam néctar duas a três vezes mais diluído e volume uma ordem de magnitude maior, além de antese mais prolongada, que as flores polinizadas por beija-flores (Rocca & Sazima 2010). Flores neotropicais polinizadas principalmente por aves que empoleiram podem oferecer, além de néctar, corpos alimentares, gelatina açucarada ou mistura de pólen e óleo (Sérsic & Cocucci 1996; Vicentini & Fischer 1999; Buzato *et al.* 2000; Machado & Lopes 2000; Sazima *et al.* 2001).

As flores neotropicais especializadas em usar morcegos glossófagos como polinizadores apresentam características semelhantes às especializadas em beija-flores, como flores zigomorfas, que depositam pólen em região específica do corpo dos polinizadores (*e.g.*, focinho, ventre), e presença de poucas flores abertas por noite por indivíduo; essas flores muitas vezes são tubulares, com abertura maior e comprimento menor que as ornitófilas, ou do tipo garganta (Sazima *et al.* 1999; Fleming & Muchhala 2008; mas veja Fischer *et al.* 1992). As flores quiropterófilas polinizadas principalmente por *Phyllostomus discolor* e *P. hastatus* são actinomorfas, do tipo pincel ou garganta com muitas anteras e grande produção de pólen, extremamente grandes ou reunidas em inflorescências grandes, ou em capítulos (*Parkia* spp.), e apresentam câmaras nectaríferas largas e/ou néctar que se acumulam em regiões de fácil acesso. A concentração de açúcares no néctar é semelhante ou pouco mais baixa que a de flores polinizadas por glossófagos, porém o volume oferecido por flor é uma ordem de magnitude maior (Hopkins 1984; Gribel & Hay 1993; Gribel *et al.* 1999). As flores quiropterófilas de *Pseudobombax munguba* são exceção pela ausência de néctar, além de apresentarem estilete mais robusto e filetes mais curtos que as flores congênicas (Fischer *et al.* 1992; Gribel & Gibbs 2002).

Fatores associados à interação entre plantas e vertebrados antófilos

Os padrões ecológico-evolutivos da polinização por vertebrados indicam que a nectarivoria é mais comum entre animais pequenos e voadores, provavelmente por serem mais eficazes como polinizadores do que vertebrados não voadores e por serem energeticamente menos dispendiosos para as plantas do que

vertebrados grandes. O deslocamento aéreo favorece substancialmente o acesso a flores distribuídas amplamente na vegetação, ao passo que o deslocamento terrestre ou sobre a vegetação geralmente implica menor mobilidade entre plantas coespecíficas. Em situações de recursos florais concentrados em locais com escassez de fontes alternativas, é provável que vertebrados não voadores apresentem fidelidade a flores e realizem turnos de visita entre plantas coespecíficas (Carthew 1994). O tamanho dos indivíduos é provavelmente outro fator determinante de padrões ecológico-evolutivos da polinização por vertebrados. O custo para as plantas em prover recursos aos polinizadores é maior quanto maior a massa dos animais. Além disso, animais maiores podem ser mais destrutivos e demandam investimento em inflorescências mais robustas (Proctor *et al.* 1996). Por outro lado, aves e morcegos pequenos apresentam alto metabolismo e demanda relativamente grande de fontes calóricas, características que aumentam o potencial para especialização em consumir néctar, além de serem animais menos destrutivos ao abordar as flores.

Visitas a flores por meio de voo pairado é um fenômeno tipicamente neotropical associado às principais espécies de aves e morcegos nectarívoros, animais que estão entre os menores vertebrados da Terra. Esse comportamento constitui um modo ágil e não destrutivo de abordagem das flores, conferindo mais sucesso ao sistema de polinização das plantas. A habilidade de adejar dos beija-flores e morcegos glossófagos é, provavelmente, um dos fatores determinantes da maior especialização e proporção de espécies de angiospermas ornitófilas e quiropterófilas nos neotrópicos que nos paleotrópicos (Fleming & Muchhala 2008). Além de doar e receber pólen com eficiência, o benefício para as plantas inclui também aumento da variabilidade genética da prole (Williams

et al. 2001). Espécies com distribuição agregada e populações numerosas, como muitas herbáceas, podem propiciar aumento do fluxo de pólen por meio da oferta de poucas flores por indivíduo e pouco néctar por flor (Machado *et al.* 1998; Fischer & Leal 2006). Entretanto, espécies de plantas que apresentam baixa densidade de indivíduos reprodutivos, como grande parte das espécies arbóreas e lianas lenhosas de florestas tropicais, geram maior custo de deslocamento para os polinizadores e demandam maior oferta de flores por indivíduo e de recursos por flor para viabilizarem a atração de vertebrados antófilos. Adicionalmente, para alcançarem níveis mais altos de variabilidade genética da prole, plantas distribuídas em baixa densidade demandam polinizadores que apresentem grande área de forrageamento, que, por sua vez, é uma característica positivamente relacionada ao tamanho dos animais (MacNab 1963; Williams *et al.* 2001). Portanto plantas grandes tendem a requerer polinizadores maiores e a produzir mais flores para atração de vertebrados grandes.

Vertebrados nectarívoros especializados demandam suprimento contínuo de flores. Podem ser localmente residentes quando associados a grupos de plantas que oferecem recursos sucessivamente ao longo do ano, ou então migram entre regiões que oferecem flores em períodos complementares (Araujo *et al.* 1994; 2004); ou, ainda, visitam flores adaptadas a outros tipos de polinizadores (Araujo & Sazima 2003). Em ambientes geologicamente antigos e pouco sazonais, espécies de plantas simpátricas podem partilhar polinizadores por meio de florações sequenciais ou deposição de pólen em locais diferentes do corpo dos vetores (Fischer *et al.* 1992; Araujo *et al.* 1994; 2004; Sazima *et al.* 1999; Buzato *et al.* 2000; Machado 2009). A variação do local de deposição de pólen pode viabilizar o uso concomitante de polinizadores vertebrados por grupos de

espécies herbáceas ou epífitas, que individualmente não seriam aptas em atrair e manter esses polinizadores devido à limitação energética intrínseca às plantas pequenas. Bromeliaceae, família de herbáceas terrestres e epífitas que evoluiu paralelamente aos beija-flores, apresenta conjuntos locais de dezenas de espécies que partilham polinizadores por meio de ambos os mecanismos, florações sequenciais e deposição de pólen em diferentes regiões do corpo dos beija-flores (Araujo *et al.* 1994; 2004; Buzato *et al.* 2000; Varassin & Sazima 2000; Givnish *et al.* 2007; Machado 2009). Por outro lado, árvores polinizadas por glossofagíneos podem formar conjuntos com poucas espécies que partilham polinizadores por meio de apenas um mecanismo, como florações em períodos distintos. Feinsinger (1983) propôs que conjuntos de plantas que partilham polinizadores vertebrados especializados em néctar podem interagir positivamente para a manutenção das populações locais de polinizadores e apresentou base teórica para a evolução desse tipo de interação entre plantas. O sub-bosque de florestas tropicais preservadas é um local provável para ocorrência de interação positiva entre plantas que utilizam um mesmo polinizador, uma vez que compreendem ambientes antigos e abrigam vertebrados especialistas em néctar. Entretanto estudos que demonstrem esse tipo de interação positiva entre plantas que compartilham polinizadores representam ainda um grande desafio.

Referências bibliográficas

- Ackermann, M. & Weigend, M. 2006. Nectar, floral morphology and pollination syndrome in Loasaceae subfam. Loasoideae (Cornales). **Annals of Botany**, 98, 503-514.
- Araujo, A. C.; Fischer, E. A. & Sazima, M. 1994. Floração sequencial e polinização de três espécies de *Vriesea* (Bromeliaceae) na região da Jureia, sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, 17, 113-118.

- Araujo, A. C. & Sazima, M. 2003. The assemblage of flowers visited by hummingbirds in the "capões" of Southern Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brazil. **Flora**, 198, 427-435.
- Araujo, A. C.; Fischer, E. & Sazima, M. 2004. As bromélias na região do Rio Verde. Pp. 162-171. In: O. Marques & W. Duleba (eds). **Estação Ecológica Jureia-Itatins: ambiente físico, flora e fauna**. Riberão Preto, Holos Editora, 384pp.
- Armstrong, J. A. 1979. Biotic pollination mechanisms in the Australian flora - a review. **New Zealand Journal of Botany**, 17, 467-508.
- Arruda, R.; Salles, J. C. & Oliveira, P. E. 2007. Hummingbird pollination in *Schwartzia adamantium* (Marcgraviaceae) in an area of Brazilian Savanna. **Revista Brasileira de Zoociências**, 9, 193-198.
- Barker, F. K.; Burns, K. J.; Klicka, J.; Lanyon, S. M. & Lovette, I. J. 2013. Going to extremes: contrasting rates of diversification in a recent radiation of New World passerine birds. **Systematic Biology**, 62, 298-320.
- Bittrich, V. & Amaral, M. C. E. 1996. Pollination biology of *Symphonia globulifera* (Clusiaceae). **Plant Systematics and Evolution**, 200, 101-110.
- Brown, E. D. & Hopkins, M. J. G. 1995. A test of pollinator specificity and morphological convergence between nectarivorous birds and rainforest tree flowers in New Guinea. **Oecologia**, 103, 89-100.
- Buzato, S.; Giannini T. C.; Machado, I. C.; Sazima, M. & Sazima, I. 2012. Polinizadores vertebrados: uma visão geral para as espécies brasileiras. Pp. 119-141. In: Fonseca, V.L.I.; Saraiva, A.M. & Canhos, D.A.L. (eds.) **Polinizadores no Brasil: contribuição e perspectivas para a biodiversidade, uso sustentável, conservação e serviços ambientais**. São Paulo, Edusp, 488pp.
- Buzato, S.; Sazima, M. & Sazima, I. 1994. Pollination of three species of *Abutilon* (Malvaceae) intermediate between bat and hummingbird flower syndromes. **Flora**, 189, 327-334.
- Buzato, S.; Sazima, M. & Sazima, I. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. **Biotropica**, 32, 824-841.
- Carpenter, F. L. 1978. Hooks for mammal pollination? **Oecologia**, 35, 123-132.
- Carthew, S. M. 1994. Foraging behavior of marsupial pollinators in a population of *Banksia spinulosa*. **Oikos**, 69, 133-139.
- Carvalho, C. T. 1960. Das visitas de morcegos às flores (Mammalia, Chiroptera). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 32, 359-377.
- Cotton, P.A. 2001. The behavior and interactions of birds visiting *Erythrina fusca* flowers in the Colombian Amazon. **Biotropica**, 33, 662-669.
- Cronk, Q. & Ojeda, I. 2008. Bird-pollinated flowers in an evolutionary and molecular context. **Journal of Experimental Botany**, 59, 715-727.
- Cunha, N.L.; Fischer, E.; Carvalho, L.F.A. C. & Santos, C.F. 2009. Bats of Buraco das Araras reserve, southwestern Brazil. **Biota Neotropica**, 9. Disponível em <http://www.biotaneotropica.org.br/v9n4/pt/abstract?inventory+bn02909042009>
- Datzmann, T.; Helversen, O.V. & Mayer, F. 2010. Evolution of nectarivory in phyllostomid bats (Phyllostomidae Gray, 1825, Chiroptera: Mammalia). **Evolutionary Biology**, 10, 165. Disponível em <http://www.biomedcentral.com/1471-2148/10/165>
- Dearing, D.M. & Schall, J.J. 1992. Testing models of optimal diet assembly by the generalist herbivorous lizard *Cnemidophorus murinus*. **Ecology**, 73, 845-858.
- Dickinson, E. 2003. **The Howard & Moore complete checklist of the birds of the world**. Princeton, Princeton University Press, 1056pp.
- du Toit, J.T. 1990. Giraffe feeding on *Acacia* flowers: predation or pollination? **African Journal of Ecology**, 28, 63-68.
- Eifer, D.A. 1995. Patterns of plant-visitation by nectar-feeding lizards. **Oecologia**, 101, 228-233.
- Endress, P.K. 1994. **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**. Cambridge, Cambridge University Press, 511pp.
- Faegri, K. & L. van der Pijl. 1971. **The principles of pollination ecology**. Oxford, Pergamon Press, 291pp.
- Feinsinger, P. 1983. Coevolution and pollination. p. 282-310. In: D. J. Futuyma & M. Slatkin (eds). **Coevolution**. Sunderland, Sinauer Associates, 555pp.
- Feinsinger, P. & Colwell, R.K. 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. **American Zoology**, 18, 779-795.
- Ferrarezzi, H. & Gimenez, E.A. 1996. Systematic patterns and the evolution of feeding habits in Chiroptera (Archonta: Mammalia). **Journal of Comparative Biology**, 1, 75-94.
- Fischer, E.A. 1992. Foraging of nectarivorous bats on *Bauhinia unguolata*. **Biotropica**, 24, 579-582.
- Fischer, E. & Leal, I.R. 2006. Effect of nectar secretion rate on pollination success of *Passiflora coccinea* (Passifloraceae) in the central Amazon. **Brazilian Journal of Biology**, 66, 747-754.
- Fischer, E.A., Jimenez, F.A. & Sazima, M. 1992. Polinização por morcegos em duas espécies de Bombacaceae na Estação Ecológica de Jureia, São Paulo. **Revista Brasileira de Botânica**, 15, 67-72.
- Fleming, T.H. 1982. Foraging strategies of plant-visiting bats. Pp. 287-323. In: Kunz, T. H. (ed.). **Ecology of Bats**. New York e London, Plenum Press, 425pp.

- Fleming, T.H. & Muchhala, N. 2008. Nectar-feeding bird and bat niches in two worlds: pantropical comparisons of vertebrate pollination systems. **Journal of Biogeography**, 35, 764-780.
- Fleming, T.H.; Geiselman, C. & Kress, W.J. 2009. The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective. **Annals of Botany**, 104, 1017-1043.
- Ford, L.S. & Hoffmann, R.S. 1988. *Potos flavus*. **Mammalian Species**, 321, 1-9.
- Freitas, L. & Sazima, M. 2001. Nectar features in *Esterhazyia macrodonta*, a hummingbird-pollinated Scrophulariaceae in southeastern Brazil. **Journal of Plant Research**, 114, 187-191.
- Freitas, L.; Galetto, L. & Sazima, M. 2006. Pollination by hummingbirds and bees in eight syntopic species and a putative hybrid of Ericaceae in southeastern Brazil. **Plant Systematics and Evolution**, 258, 49-61.
- Giannini, N.P. & Simmons, N.B. 2003. A phylogeny of megachiropteran bats (Mammalia: Chiroptera: Pteropodidae) based on direct optimization analysis of one nuclear and four mitochondrial genes. **Cladistics**, 19, 496-511.
- Gibbs, P.E.; Oliveira, P.E. & Bianchi, M.A. 1999. Postzygotic control of selfing in *Hymenaea stigonocarpa* (Leguminosae: Caesalpinioideae), a bat-pollinated tree of the Brazilian Cerrado. **International Journal of Plant Sciences**, 160, 72-78.
- Gill, F. B. 1988. Trapline foraging by hermit hummingbirds: competition for an undefended, renewable resource. **Ecology**, 69, 1933-1942.
- Gill, F. B.; Fowler, R.T. & Mori, S.A. 1996. Pollination biology of *Symphonia globulifera* (Clusiaceae) in Central French Guiana. **Biotropica**, 30, 139-144.
- Givnish, T.J.; Millam, K.C.; Berry, P.E. & Sytsma, K.J. 2007. Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography of Bromeliaceae inferred from *ndhF* sequence data. **Aliso**, 23, 3-26.
- Godínez-Álvarez, H. 2004. Pollination and seed dispersal by lizards: a review. **Revista Chilena de Historia Natural**, 77, 569-577.
- Goldingay, R.L.; Carthew, S.M. & Whelan, R.J. 1991. The importance of non-flying mammals in pollination. **Oikos**, 61, 79-87.
- Gomes, V.G.N.; Quirino, Z.G.M. & Machado, I.C. 2013. Pollination and seed dispersal of *Melocactus ernestii* Vaupel subsp. *ernestii* (Cactaceae) by lizards: an example of double mutualism. **Plant Biology** (doi:10.1111/plb.12063).
- Gonçalves, F.; Munin, R.; Costa, P. & Fischer, E. 2007. Feeding habits of *Noctilio albiventris* (Noctilionidae) bats in the Pantanal, Brazil. **Acta Chiropterologica**, 9, 535-538.
- Gribel, R. 1988. Visits of *Caluromys lanatus* (Didelphidae) to flowers of *Pseudobombax tomentosum* (Bombacaceae): a probable case of pollination by marsupials in central Brazil. **Biotropica**, 20, 344-347.
- Gribel, R. & Gibbs, P.E. 2002. High outbreeding as a consequence of selfed ovule mortality and single vector bat pollination in the Amazonian tree *Pseudobombax munguba* (Bombacaceae). **International Journal of Plant Science**, 163, 1035-1043.
- Gribel, R.; Gibbs, P.E. & Queiróz, A.L. 1999. Flowering phenology and pollination biology of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) in Central Amazonia. **Journal of Tropical Ecology**, 15, 247-263.
- Gribel, R. & Hay, J.D. 1993. Pollination ecology of *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae) in Central Brazil Cerrado vegetation. **Journal of Tropical Ecology**, 9, 199-211.
- Helversen, O.V. & Reyer, H.U. 1984. Nectar intake and energy expenditure in a flower visiting bat. **Oecologia**, 63, 178-184.
- Hopkins, H.C. 1984. Floral biology and pollination ecology of the Neotropical species of *Parkia*. **Journal of Ecology**, 72, 1-23.
- Hopkins, H.C. & Hopkins, M.J.G. 1993. Rediscovery of *Mucuna macropoda* (Leguminosae: Papilionoideae), and its pollination by bats in Papua New Guinea. **Kew Bulletin**, 48, 297-305.
- Howell, D.J. 1979. Flock foraging in nectar-feeding bats: advantages to the bats and to the host plants. **The American Naturalist**, 114, 23-49.
- Johnson, K.A. 2013. Are there pollination syndromes in the Australian epacrids (Ericaceae: Styphelioideae)? A novel statistical method to identify key floral traits per syndrome. **Annals of Botany**, 112, 141-149.
- Johnson, S.D.; Pauw, A. & Midgley, J. 2001. Rodent pollination in the African lily *Massonia depressa* (Hyacinthaceae). **American Journal of Botany**, 88, 1768-1773.
- Juniper, T. & Parr, M. 1998. **Parrots: a guide to parrots of the world**. New Haven e London, Yale University Press, 584pp.
- Kitchener, D.J.; Gunnell, A. & Maharadatunkamsi. 1990. Aspects of the feeding biology of the fruit bats (Pteropodidae) on Lombok Island, Nusa Tenggara, Indonesia. **Mammalia**, 54, 561-578.
- Koopman, K.F. 1981. The distributional patterns of new world nectar-feeding bats. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, 68, 352-369.
- Kress, W.J.; Schatz, G.E.; Andrianifahanana, M. & Morland, H.S. 1994. Pollination of *Ravenala madagascariensis* (Strelitziaceae) by lemurs in Madagascar: evidence for an archaic coevolutionary system? **American Journal of Botany**, 81, 542-551.

- Lemke, T.O. 1984. Foraging ecology of the long-nosed bat, *Glossophaga soricina*, with respect to resource availability. **Ecology**, 65, 538-548.
- Longo, J.M. & Fischer, E. 2006. Efeito da taxa de secreção de néctar sobre a polinização e a produção de sementes em flores de *Passiflora speciosa* Gardn. (Passifloraceae) no Pantanal. **Revista Brasileira de Botânica**, 29, 481-488.
- Lopes, A.V.; Vogel, S. & Machado, I.C. 2002. Secretory trichomes, a substitutive floral nectar source in *Lundia* A. DC. (Bignoniaceae), a genus lacking a functional disc. **Annals of Botany**, 90, 169-174.
- Lumer, C. & Schoer, R.D. 1986. Pollination of *Blakea austinsmithii* and *B. penduliflora* (Melastomataceae) by small rodents in Costa Rica. **Biotropica**, 18, 363-364.
- Machado, C.G. & Semir, J. 2006. Fenologia da floração e biologia floral de bromeliáceas ornitófilas de uma área da Mata Atlântica do sudeste brasileiro. **Revista Brasileira de Botânica**, 29, 163-174.
- Machado, C.G. 2009. Beija-flores (Aves: Trochilidae) e seus recursos florais em uma área de caatinga da Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. **Zoologia**, 26, 255-265.
- Machado, C.C.; Coelho, A.G.; Santana, C.S. & Rodrigues, M. 2007. Beija-flores e seus recursos florais em uma área de campo rupestre da Chapada Diamantina, Bahia. **Revista Brasileira de Ornitologia**, 15, 267-279.
- Machado, I.C. & Lopes, A.V. 2000. *Souroubea guianensis* Aubl.: quest for its legitimate pollinator and the first record of tapetal oil in the Marcgraviaceae. **Annals of Botany**, 85, 705-711.
- Machado, I.C. & Vogel, S. 2004. The north-east-Brazilian liana, *Adenocalymna dichilum* (Bignoniaceae) pollinated by bats. **Annals of Botany**, 93, 609-613.
- Machado, I.C.; Sazima, I. & Sazima, M. 1998. Bat pollination of the terrestrial herb *Irlbachia alata* (Gentianaceae) in the northeastern Brazil. **Plant Systematics and Evolution**, 209, 231-237.
- MacNab, B.K. 1963. Bioenergetics and the determination of home range size. **The American Naturalist**, 97, 133-140.
- Mancina, C.A. & Gerardo-Herrera, L.M. 2010. Disparate feeding strategies used by syntopic Antillean nectarivorous bats to obtain dietary protein. **Journal of Mammalogy**, 91, 960-966.
- Maués, M.M. & Venturieri, G.C. 1996. Ecologia da polinização do bacurizeiro (*Platonia insignis* Mart.) Clusiaceae. **Boletim de Pesquisa Embrapa**, 170, 1-24.
- Martins, R.L. & Gribel, R. 2007. Polinização de *Caryocar villosum* (Aubl.) Pers. (Caryocaraceae) uma árvore emergente da Amazônia Central. **Revista Brasileira de Botânica**, 30, 37-45.
- Mayr, G. 2004. Old World fossil record of modern-type hummingbirds. **Science**, 304, 861-864.
- McFarland, D.C. 1986. Determinants of feeding territory size in the New Holland honeyeater *Phylidonyris novaehollandiae*. **Emu**, 86, 180-185.
- McGuire J. A.; Witt, C.C.; Douglas, L.A. & Remsen, J.V. 2007. Phylogenetic systematics and biogeography of hummingbirds: Bayesian and maximum likelihood analyses of partitioned data and selection of an appropriate partitioning strategy. **Systematic Biology**, 56, 837-856.
- Munin, R.L.; Fischer, E. & Gonçalves, F. 2012. Food habits and dietary overlap in a phyllostomid bat assemblage in the Pantanal of Brazil. **Acta Chiropterologica**, 14, 195-204.
- Nyhagen, D.F.; Kragelund, C.; Olesen, J.M. & Jones, C.G. 2001. Insular interactions between lizards and flowers: flower visitation by an endemic Mauritian gecko. **Journal of Tropical Ecology**, 17, 755-761.
- Olesen, J.M. & Valido, A. 2003. Lizards as pollinators and seed dispersers: an island phenomenon. **Trends in Ecology and Evolution**, 18, 177-181.
- Ollerton, J.; Alarcón, R.; Waser, N.M.; Price, M.V.; Watts, S.; Cranmer, L.; Hingston, A.; Peter, C.I. & Rotenberry, J. 2009. A global test of the pollination syndrome hypothesis. **Annals of Botany**, 103, 1471-1480.
- Olsson, M.; Shine, R. & Ba'k-Olsson, E. 2000. Lizards as a plant's "hired help": letting pollinators in and seeds out. **Biological Journal of the Linnean Society**, 71, 191-202.
- Pacheco, M.A.; Battistuzzi, F.U.; Lentino, M.; Aguilar, R.F.; Kumar, S. & Escalante, A.A. 2011. Evolution of modern birds revealed by mitogenomics: timing the radiation and origin of major orders. **Molecular Biology and Evolution**, 28, 1927-1942.
- Peres, C.A. 1993. Diet and feeding ecology of saddle-back (*Saguinus fuscicollis*) and moustached (*S. mystax*) tamarins in an Amazonian terra firme forest. **Journal of Zoology**, 230, 567-592.
- Pérez-Mellado, V. & Casas, J.L. 1997. Pollination by a lizard on a Mediterranean island. **Copeia**, 1997, 593-595.
- Piacentini, V.Q. 2011. **Taxonomia e distribuição geográfica dos representantes do gênero *Phaethornis* Swainson, 1827 (Aves: Trochilidae)**. Tese de doutorado, Universidade de São Paulo. 404p.
- Proctor, M.; Yeo, P. & Lack, A. 1996. **The natural history of pollination**. Portland, Timber Press, 479pp.
- Ragusa-Netto, J. 2002. Exploitation of *Erythrina dominguezii* Hassl. (Fabaceae) nectar by perching birds in a dry forest in western Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, 4B, 877-883.
- Rocca, M.A. & Sazima, M. 2008. Ornithophilous canopy species in the Atlantic rain forest of southeastern Brazil. **Journal Field Ornithology**, 79, 130-137.

- Rocca, M.A. & Sazima, M. 2010. Beyond hummingbird-flowers: the other side of ornithophily in the Neotropics. **Oecologia Australis**, 14, 67-99.
- Rocca, M.A. & Sazima, M. 2013. Quantity versus quality: identifying the most effective pollinators of the hummingbird-pollinated *Vriesea rodigasiana* (Bromeliaceae). **Plant Systematics and Evolution**, 299, 97-105.
- Rodrigues, L.C. & Araujo, A.C. 2011. The hummingbird community and their floral resources in an urban forest remnant in Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, 71, 1-12.
- Sazima, I. & Sazima, M. 1977. Solitary and group foraging: two flower visiting patterns of the Lesser Spear-Nosed Bat *Phyllostomus discolor*. **Biotropica**, 9, 213-215.
- Sazima, I.; Buzato, S. & Sazima, M. 1993. The bizarre inflorescence of *Norantea brasiliensis* (Marcgraviaceae): visits of hovering and perching birds. **Botanica Acta**, 106, 507-513.
- Sazima, I.; Buzato, S. & Sazima, M. 1995. The Saw-billed Hermit *Ramphodon naevius* and its flowers in southeastern Brazil. **Journal für Ornithologie**, 136, 195-206.
- Sazima, I.; Sazima, C. & Sazima, M. 2009. A catch-all leguminous tree: *Erythrina velutina* visited and pollinated by vertebrates at an oceanic island. **Australian Journal of Botany**, 57, 26-30.
- Sazima, M.; Sazima I. & Buzato, S. 1994. Nectar by day and night: *Siphocampylus sulfureus* (Lobeliaceae) pollinated by hummingbirds and bats. **Plant Systematics and Evolution**, 191, 237-246.
- Sazima, M.; Buzato, S. & Sazima, I. 1999. Bat-pollinated flower assemblages and bat visitors at two Atlantic forest sites in Brazil. **Annals of Botany**, 83, 705-712.
- Sazima, M.; Vogel, S.; Prado, A.L.; Oliveira, D.M.; Franz, G. & Sazima, I. 2001. The sweet jelly of *Combretum lanceolatum* flowers (Combretaceae): a cornucopia resource for bird pollinators in the Pantanal, western Brazil. **Plant Systematics and Evolution**, 227, 195-208.
- Sérsic, N.A. & Cocucci, A.A. 1996. A remarkable case of ornithophily in *Calceolaria*: food bodies as rewards for a non-nectarivorous bird. **Botanica Acta**, 109, 172-176.
- Start, A.N. & Marshall, A.G. 1976. Nectarivorous bats as pollinators of trees in West Malaysia. Pp. 141-150. In: Burley, J. & Styles, B. T. (eds.) **Tropical trees: variation, breeding and conservation**. London, Academic Press.
- Stiles, G. 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution with particular reference to Central America. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, 68, 323-351.
- Sussman, R.W. & Raven, P.H. 1978. Pollination by lemurs and marsupials: an archaic coevolutionary system. **Science**, 200, 731-736.
- Tandon, R.; Shivanna, K.R. & Mohan Ram, H.Y. 2003. Reproductive biology of *Butea monosperma* (Fabaceae). **Annals of Botany**, 92, 715-723.
- Traveset, A. & Sáez, E. 1997. Pollination of *Euphorbia dendroides* by lizards and insects: spatio-temporal variation in patterns of flower visitation. **Oecologia**, 111, 241-248.
- Tschapka, M. & Helversen, O.V. 1999. Pollinators of syntopic *Marcgravia* species in Costa Rican lowland rain forests: bats and opossums. **Plant Biology**, 1, 382-388.
- Turner, V. 1982. Marsupials as pollinators in Australia. Pp. 55-66. In: J. A. Armstrong, J.M. Powell & A.J. Richards (eds.). **Pollination and evolution**. Sydney, Royal Botanic Gardens.
- Varassin, I.G. & Sazima, M. 2000. Recursos de Bromeliaceae utilizados por beija-flores e borboletas em Mata Atlântica no sudeste do Brasil. **Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão**, 11/12, 57-70.
- Varassin, I.G.; Trigo, J.R. & Sazima, M. 2001. The role of nectar production, flower pigments and odour in the pollination of four species of *Passiflora* (Passifloraceae) in south-eastern Brazil. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 136, 139-152.
- Vicentini, A. & Fischer, E.A. 1999. Pollination of *Moronobea coccinea* (Clusiaceae) by the Golden-winged Parakeet in Central Amazon. **Biotropica**, 31, 692-696.
- Vieira, M. F. & Carvalho-Okano, R. N. 1996. Pollination biology of *Mabea fistulifera* (Euphorbiaceae) in southeastern Brazil. **Biotropica**, 28, 61-68.
- Westerkamp, C. 1990. Bird-flowers: hovering versus perching exploitation. **Botanica Acta**, 103, 366-371.
- Wiens, D. & Rourke, J.P. 1978. Rodent pollination in southern African *Protea* spp. **Nature**, 276, 71-73.
- Williams, C. F.; Ruvinsky, J.; Scott, P. E. & Hews, D. K. 2001. Pollination, breeding system, and genetic structure in two sympatric *Delphinium* (Ranunculaceae) species. **American Journal of Botany**, 88, 1623-1633.
- Wooller, R.D.; Richardson, K.C. & Collins, B.G. 1993. The relationship between nectar supply and the rate of capture of a nectar-dependent small marsupial *Tarsipes rostratus*. **Journal of Zoology**, 229, 651-658.



Foto: Artur Antunes

* Capítulo 15 *

Polinização por engodo

Fábio Pinheiro

Departamento de Botânica, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista UNESP – Avenida 24A, 1.515 – CEP: 13506-900 – Rio Claro-SP – Brasil. e-mail: biopinheiro@yahoo.com.br

Existem visitantes florais que coletam recursos em flores sem realizar polinização, e também há espécies de plantas que atraem polinizadores sem oferecer qualquer recurso. A maioria das espécies polinizadas por engodo simula a presença de recursos florais, como néctar, pólen, óleos e local de desova. Em casos extremos, algumas flores simulam características de insetos fêmeas, atraindo machos da mesma espécie que tentam copular com a flor, efetuando, assim, a polinização. Neste contexto, os polinizadores são atraídos por estímulos visuais e olfativos exagerados dos quais se valem as plantas, que em muitos casos equilibram a falta de recompensas florais. Plantas que exploram esta estratégia surgiram de maneira independente em diversas famílias, sendo que grande parte das espécies pertence à família Orchidaceae. A simulação de recompensa pode seguir um modelo generalista, no qual as espécies polinizadas por engodo possuem flores que se assemelham em linhas gerais às flores de espécies com recompensa presentes na comunidade. Porém existem casos bastante específicos nos quais espécies polinizadas por engodo produzem aromas extremamente específicos que atraem apenas uma espécie de polinizador. Os benefícios deste tipo de polinização ainda são discutidos, mas já se sabe que diversas espécies polinizadas por engodo possuem altas taxas de fecundação cruzada e elevados níveis de diversidade genética. Para os polinizadores, não existem benefícios claros, e, em alguns casos, o sucesso reprodutivo dos insetos é prejudicado, caracterizando uma relação de parasitismo. Neste capítulo pretende-se oferecer uma visão geral dos sistemas de polinização por engodo conhecidos, discutindo suas vantagens e provável evolução.

A polinização por engodo em angiospermas

A polinização é um dos exemplos de mutualismo mais emblemáticos presentes na literatura científica. De um lado, plantas com flores oferecem uma extensa variedade de recursos florais, os quais podem ser utilizados pelos agentes polinizadores como alimento (néctar, óleos e pólen), como material para construção de abrigos e ninhos (resinas) e até mesmo para compor fragrâncias utilizadas na atração de parceiros sexuais (óleos essenciais) (Capítulo 6). Por outro lado, os polinizadores desempenham uma função importante na reprodução da planta, que é a de dispersão dos gametas masculinos, garantindo, em muitos casos, altos níveis de fecundação cruzada. A evolução da relação planta/polinizador é bastante dinâmica e deu origem a associações complexas e intrincadas, as quais podem ser observadas ao longo dos capítulos deste livro. Porém uma grande quantidade de espécies vegetais produz flores que não oferecem qualquer tipo de recompensa aos agentes polinizadores. Este tipo de associação é denominado polinização por engodo, sendo particularmente comum em plantas polinizadas por insetos (Van der Pijl & Dodson 1966; Dressler 1990; Renner 2006).

A polinização por engodo foi descoberta por Sprengel (1793), que descreveu a ausência de néctar em flores de diversas espécies de *Orchis* (Orchidaceae), concluindo que estas plantas eram polinizadas a partir da simulação de recompensa aos polinizadores. Entretanto esta afirmação foi recebida com incredulidade pela comunidade científica, até mesmo por Darwin (1877, p. 37), o qual examinou um grande número de espécies e fez alguns experimentos na tentativa de refutar esta hipótese. Apesar de não ter encontrado algum traço de néctar no interior das flores examinadas, Darwin concluiu que o néctar não

ficava exposto nestas espécies e que os polinizadores utilizavam os seus aparelhos bucais para perfurar os tecidos florais que armazenavam o néctar (Darwin 1877, p. 40). Entre as importantes contribuições de Darwin para o entendimento da evolução dos caracteres florais, sua explicação para a ausência de néctar em determinadas espécies de plantas foi a única que se mostrou completamente equivocada (Harder & Johnson 2009).

Apesar de se constituir numa relação em que o benefício é unilateral (para plantas), a polinização por engodo ocorre em diversas famílias vegetais, podendo ser observada em gêneros altamente diversos, indicando que este tipo de polinização é uma importante estratégia evolutiva (Cozzolino & Widmer 2005). Espécies de plantas com flores que não oferecem algum tipo de recurso aos polinizadores podem ser encontradas em cerca de trinta e três famílias e cento e quarenta e seis gêneros (Renner 2006; Jersáková *et al.* 2006). Nestes grupos, as flores possuem características que simulam a existência de diferentes tipos de recursos, utilizados pelos polinizadores em diferentes contextos como: a) restos de animais em decomposição procurados por moscas e besouros saprófagos para alimentação e oviposição (Fig. 15.1 I); b) local de abrigo (Fig. 15.1 F); c) néctar e pólen procurados como alimento, principalmente por abelhas, moscas, besouros e borboletas (Fig. 15.1 A) e; d) sinais associados à existência de um parceiro sexual, que atraem principalmente vespas e abelhas do sexo masculino que tentam copular com determinadas estruturas florais (Figs. 15.1 D,E,G,H). Grande parte das espécies polinizadas por engodo concentra-se na família Orchidaceae (cerca de 6.000 espécies) (Van der Pijl & Dodson 1966; Ackerman 1986; Dressler 1990; Jersáková *et al.* 2006). Desta forma, grande parte dos exemplos que serão apresentados a seguir faz parte de estudos realizados com orquídeas.

Simulação de locais para oviposição e abrigo

Representantes de diferentes famílias apresentam este tipo de estratégia, como Aristolochiaceae, Apocynaceae, Araceae e Orchidaceae (Fig. 15.1 I). Neste tipo de polinização por engodo são encontradas plantas que simulam diferentes tipos de locais utilizados por insetos para oviposição, principalmente das ordens Coleoptera e Diptera. Apesar de as flores possuírem uma coloração que lembra, em muitos casos, carcaças em decomposição, o odor é a principal fonte de atração dos polinizadores (Jersáková *et al.* 2009). As flores podem emitir odores associados a carcaças em decomposição, esterco ou corpos de frutificação de fungos. Em muitos casos este tipo de simulação leva os polinizadores a depositarem ovos nas flores (Borba & Semir 2001; Van der Niet *et al.* 2011). Em espécies evolutivamente próximas de *Acianthera* (Orchidaceae) a polinização é realizada por espécies distintas de moscas (Borba & Semir 2001), especialmente quando as plantas ocorrem em simpatria (Melo *et al.* 2011). A intensidade do odor produzido pelas flores de *Satyrium pumilum* Thunb. (Orchidaceae) atrai apenas uma espécie de mosca, a qual também prefere carcaças com intensidades de odor similares às aquelas encontradas na flor (Van der Niet *et al.* 2011).

Diversas espécies com flores que atraem insetos para oviposição também secretam néctar, que é consumido pelos insetos. Nestes casos, a existência de polinização por engodo é duvidosa, uma vez que não se sabe exatamente se é a busca por alimento ou por um local para a deposição dos ovos o fator principal para a atração dos polinizadores (Jersáková *et al.* 2006). Aparentemente a secreção de néctar tem a função de aumentar a permanência dos polinizadores na flor, aumentando o tempo de contato com um

aroma específico ou até que o pólen seja retirado ou depositado corretamente. Em um estudo sobre aromas florais em quinze espécies de *Stapelia* (Apocynaceae), os autores concluíram que pequenas quantidades de néctar podem fazer que os polinizadores associem este recurso ao aroma específico, aumentando as chances de este inseto visitar outras flores da mesma espécie (Jürgens *et al.* 2006). Em espécies de *Bulbophyllum* (Orchidaceae), a polinização é auxiliada pelo vento, o qual movimenta o labelo e posiciona o inseto no local adequado para remoção ou deposição do pólen (Borba & Semir 1998; Tan & Nishida 2000; Tan *et al.* 2002). A secreção de néctar faz que os polinizadores permaneçam na flor por um período prolongado, até que o vento auxilie na remoção ou deposição do pólen na flor (Borba & Semir 1998). É interessante notar que a deposição de ovos pelas moscas polinizadoras foi observada nas espécies de *Acianthera* e *Stapelia* que não oferecem néctar, podendo indicar a presença de aromas florais mais sofisticados que garantem a presença dos polinizadores mesmo com a ausência da recompensa alimentar (Borba & Semir 2001; Jürgens *et al.* 2006).

Uma curiosa síndrome de polinização por engodo é encontrada em orquídeas do gênero *Serapias* da região do Mediterrâneo (Fig. 15.1 F). As flores simulam locais de abrigo utilizados por espécies de besouros, vespas e abelhas solitárias (Jersáková *et al.* 2006). Sépalas e pétalas formam um tubo floral que se assemelha a entrada de ninhos e abrigo destes insetos, e a temperatura no interior das flores é superior àquela encontrada no ambiente (Dafni *et al.* 1981). Como os insetos obtêm uma vantagem ao se abrigar nas flores, uma vez que estas realmente oferecem um abrigo, a existência de polinização por engodo nestes casos é discutível (Jersáková *et al.* 2006). Em *Iris atropurpurea*, uma Iridaceae da região do Mediterrâneo, foi observado que o túnel de

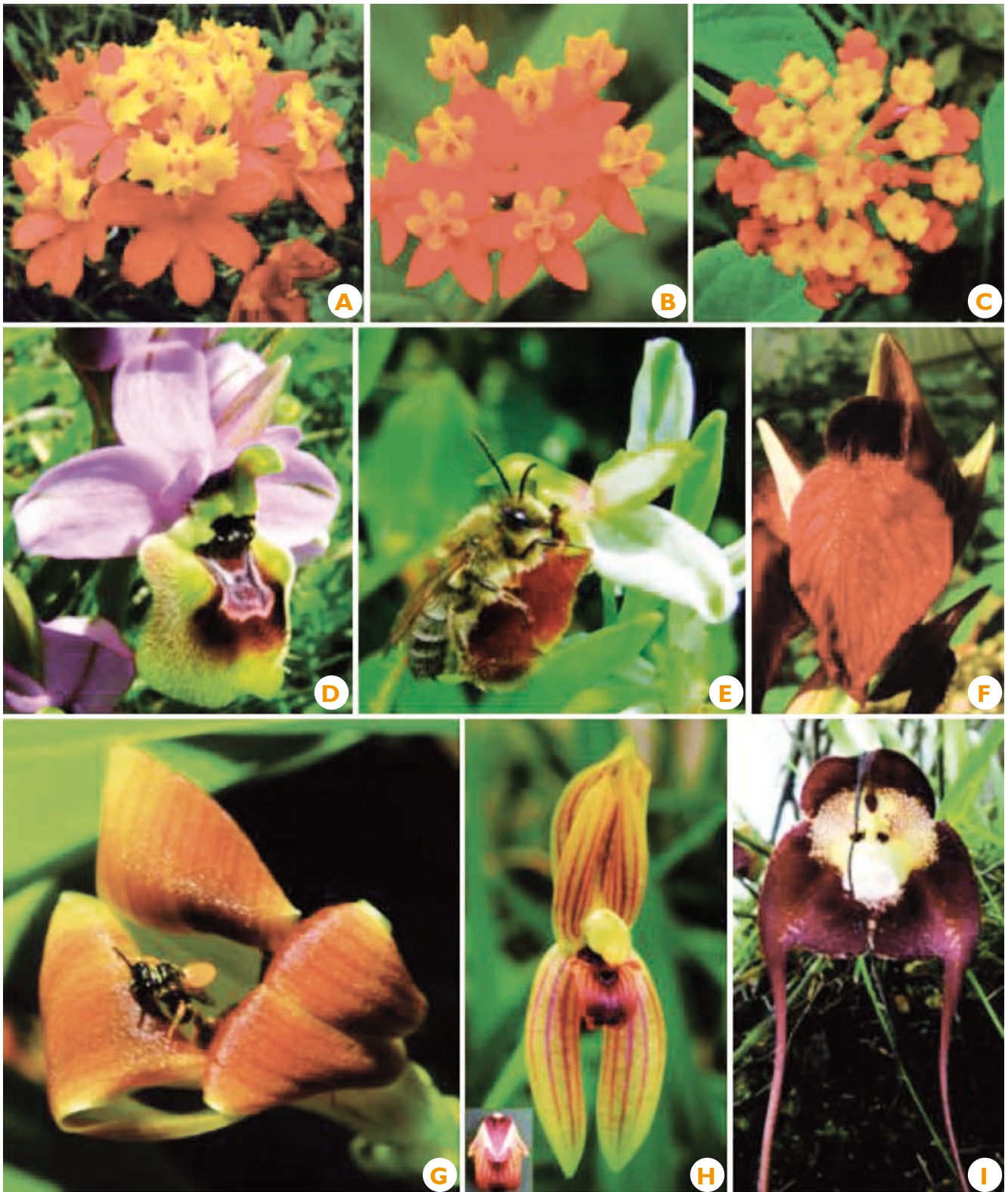


Figura 15.1 Exemplos de espécies de Orchidaceae polinizadas por engodo. (A) *Epidendrum fulgens* Brongn. é uma espécie que simula recompensa alimentar. (B) *Asclepias curassavica* L. e (C) *Lantana camara* L. são espécies que oferecem néctar e possuem morfologia similar e frequentemente ocorrem em simpatria com *E. fulgens*. (D) *Ophrys tenthredinifera* Willd. (E) *Ophrys archipelagi* Gözl & H.R. Reinhard sendo visitada por um macho de *Colletes cunicularius*, o qual tenta copular com a flor. (F) *Serapias*

cordigera L. é uma espécie que simula abrigo para diversas espécies de Hymenoptera e Coleoptera. (G) Flor de *Trigonidium obtusum* em forma de tubo, com um macho de *Plebeia droryana* saindo do interior da flor carregando pólen em seu dorso. (H) Flor de *Mormolyca ringens* e, no detalhe, o labelo da flor, semelhante a um inseto. (I) Espécie de *Dracula* que simula o local de desova de espécies de Diptera. A foto da Figura 14.1 E foi cedida por Hendrik Breitkopf.

coloração escura formado pelas pétalas e sépalas das flores era a principal fonte de atração dos polinizadores, os quais eram abelhas macho solitárias da espécie *Synhalonia spectabilis* (Vereecken *et al.* 2013). Neste exemplo, tanto a produção de aromas, a presença de cores contrastantes (as flores eram percebidas pelos insetos como tendo coloração escura, próxima do preto) quanto o aquecimento das flores pelo sol não foram características determinantes para a atração dos polinizadores. Este fato é curioso porque espécies que simulam abrigo são evolutivamente próximas de espécies que simulam o parceiro sexual de insetos, as quais são dependentes de aromas e cores para a atração dos polinizadores (Vereecken *et al.* 2012). Aparentemente, a transição entre estes dois tipos de polinização por engodo, tanto em Orchidaceae como em Iridaceae, depende da expressão de poucos genes, responsáveis pela produção de aromas específicos nas linhagens que simulam o parceiro sexual (Vereecken *et al.* 2010; 2012).

Simulação de alimento

A sinalização de recurso alimentar é a estratégia mais abundante entre as plantas polinizadas por engodo, novamente com a maioria dos exemplos encontrada na família Orchidaceae (Jersáková *et al.* 2009). Além de Orchidaceae, a ausência total de recursos alimentares também é observada em algumas espécies de Apocynaceae, Begoniaceae, Berberidaceae e Bignoniaceae (Renner 2006; Umaná *et al.* 2011). Também são observados casos intermediários de engodo nos quais a recompensa alimentar está presente

em indivíduos de apenas algumas populações (Sigrist & Sazima 2004; López-Portillo *et al.* 1993), em apenas uma parte das flores de uma inflorescência (Thakar *et al.* 2003) ou apenas em flores unissexuais, geralmente a flor masculina (Arecaceae, Asteraceae, Cucurbitaceae, Myristicaceae) (Renner 2006; Jersáková *et al.* 2009). Existem também casos em que o volume de néctar produzido por algumas espécies de orquídeas é muito menor se comparado ao produzido por outras plantas da mesma comunidade (Salguero-Farías & Ackerman 1999; Rech *et al.* 2010). Neste contexto, estudos de anatomia floral são fundamentais para o esclarecimento da oferta ou não de recurso ao polinizador (Teixeira *et al.* 2004; Bell *et al.* 2009; Pansarin *et al.* 2009; Sanguinetti *et al.* 2012). Em muitos casos, uma quantidade muito pequena de néctar é produzida pelas flores (Ackerman *et al.* 1994; Pansarin & Amaral 2008) e estudos anatômicos, histoquímicos e de fragrância floral são necessários para a detecção do recurso floral. Existe também a possibilidade de o recurso não ser oferecido nas flores, mas, sim, em outros órgãos, como nos nectários extraflorais, os quais garantem um sucesso reprodutivo maior às plantas devido ao patrulhamento realizado por formigas nas flores (Jeffrey *et al.* 1970; Almeida & Figueiredo 2003). Desta forma, os limites para que o tipo de polinização de uma planta seja considerado engodo podem ser variáveis e de difícil determinação, e uma quantidade maior de estudos com espécies tropicais pode auxiliar no esclarecimento desta questão.

Abelhas são os polinizadores mais comuns de plantas que simulam recompensa alimentar, mas outras ordens de insetos, como Coleoptera, Diptera

e Lepidoptera, também estão envolvidas neste tipo de polinização (Schiestl 2005). Diversos estudos indicam que estímulos visuais são os mais importantes na atração dos polinizadores em plantas que simulam recompensa alimentar, especialmente pólen, que é um recurso exposto (Salzmann *et al.* 2007; Dormont *et al.* 2009). A simulação de pólen nas flores pode ser observada em espécies que possuem manchas amarelas nas sépalas e pétalas (Dafni & Ivri 1981; Pansarin 2008). Em espécies de orquídeas que possuem este tipo de polinização é possível notar uma grande variação na morfologia, na coloração e no aroma das flores, indicando que na maior parte dos casos não ocorre o mimetismo de uma espécie modelo-específica (Jersáková *et al.* 2009), como nos casos de mimetismo batesiano (Gumbert & Kunze 2001; Johnson *et al.* 2003a; Johnson 1994; Galizia *et al.* 2005). A permanência do polimorfismo floral nestas espécies pode estar ligada à seleção natural fraca, na qual fenótipos variáveis possuem um sucesso reprodutivo semelhante (Aragón & Ackerman 2004; Salzmann *et al.* 2007; Dormont *et al.* 2009). A ideia é que a maior parte das espécies se enquadra num modelo de polinização por engodo generalista, em que a morfologia e coloração das flores se assemelham, em linhas gerais, às flores de outras espécies que oferecem recompensa e que são polinizadas pela mesma categoria de polinizadores (Jersáková *et al.* 2009). No Brasil este tipo de polinização foi identificado para diversas espécies de orquídeas (Borba & Braga 2003; Smidt *et al.* 2006; Silva-Pereira *et al.* 2007; Pansarin 2008; Sanguinetti *et al.* 2012, entre outros). Em espécies de *Epidendrum* (Fig. 15.1 A) polinizadas por engodo foram realizadas diversas tentativas de identificar uma relação de mimetismo floral com espécies de *Lantana* (Verbenaceae) e *Asclepias* (Apocynaceae), as quais produzem néctar, assemelham-se morfologicamente (Figs. 15.1 B,C) e ocorrem na mesma comunidade. Em nenhum dos

casos foi obtido um resultado positivo (Bierzychudek 1981; Fuhro *et al.* 2010), indicando que não se trata de um mimetismo batesiano, mas, sim, de uma semelhança fenotípica entre espécies que são polinizadas por diversas espécies de Lepidoptera. Outros casos semelhantes envolvendo similaridades entre orquídeas sem recompensa alimentar e espécies de Malpighiaceae também se enquadram nesta categoria de polinização por engodo generalista (Pansarin *et al.* 2008; Carmona-Díaz *et al.* 2009; Vale *et al.* 2011a). Em muitos casos, o aumento do sucesso reprodutivo de espécies polinizadas por engodo é proporcional à abundância de outras espécies presentes na mesma comunidade que oferecem recompensa, aumentando a frequência de polinizadores entre as espécies envolvidas (“efeito magnético”) (Johnson *et al.* 2003b; Juillet *et al.* 2007).

Existem alguns casos bem documentados nos quais o mimetismo batesiano foi identificado em orquídeas polinizadas por engodo, indicando pressões seletivas intensas que levaram à convergência de atributos florais de uma espécie mímica, polinizada por engodo, sobre uma espécie modelo, que possui recompensa floral (Jersáková *et al.* 2012; Newman *et al.* 2012). Uma série de características precisa ser considerada antes de afirmar a existência de um complexo mimético batesiano, entre elas: a) o polinizador ser incapaz de distinguir flores da espécie modelo e flores da espécie mímica; b) discriminar quais características florais inibem a discriminação, por parte do polinizador, de plantas que oferecem recompensa e plantas polinizadas por engodo; c) o sucesso reprodutivo da espécie mímica deve ser maior quando esta ocorre próxima da espécie modelo; d) os caracteres responsáveis pela semelhança da espécie mímica com a espécie modelo precisam ser recentes e indicar estados derivados em relação a outras espécies filogeneticamente próximas da espécie polinizada por engodo. Por

esta razão, a existência de filogenias que descrevam a relação evolutiva de espécies polinizadas por engodo é fundamental. Neste contexto, trabalhos realizados com orquídeas na África do Sul são especialmente relevantes, uma vez que atendem a grande parte dos itens listados anteriormente. A orquídea *Disa ferruginea* Sw. é polinizada por engodo e possui sucesso reprodutivo maior quando ocorre em simpatria com *Tritoniopsis triticea* (Burm.f.) Goldblatt (Iridaceae), uma espécie que oferece néctar aos polinizadores (Johnson 1994). Além disso, no mesmo estudo foi verificado que o polinizador não discriminava as espécies com e sem recompensa durante o forrageio devido à elevada similaridade morfológica entre as espécies. Johnson *et al.* (2003a) também identificaram um complexo mimético entre *Disa cephalotes* Rchb.f., uma orquídea polinizada por engodo, e *Scabiosa columbaria* L. (Dipsacaceae), a qual possui flores com néctar. Neste caso, além de o polinizador visitar ambas as espécies de maneira semelhante, foi verificado que a disposição das flores na inflorescência era uma característica chave que inibia a discriminação, por parte do polinizador, de flores que possuíam ou não recompensa. Além disso, a semelhança de *D. cephalotes* com a espécie modelo era baseada em caracteres derivados, sugerindo uma origem recente deste complexo mimético (Johnson *et al.* 2003a).

Simulação de parceiro sexual

Neste tipo de polinização os insetos do sexo masculino são os principais polinizadores, uma vez que as flores simulam a presença de fêmeas (Schiestl 2005; Vereecken 2009). A simulação do parceiro sexual ocorre de diversas formas e possui diferentes graus de especificidade. Algumas orquídeas simulam as características de flores que são utilizadas pelos insetos para acasalamento (*rendezvous flowers* = flores de encontro)

(Jersáková *et al.* 2006). Os machos são atraídos pelas flores destas orquídeas à procura de fêmeas e, assim, efetuam a polinização (Vereecken 2009; Vale *et al.* 2011b). A polinização por pseudocópula é um caso em que a simulação do parceiro sexual atinge graus elevados de especificidade, uma vez que o inseto macho efetua a polinização quando tenta se acasalar com determinadas partes da flor, a qual simula a presença de uma fêmea (Vereecken 2009). Segundo Schiestl & Cozzolino (2008), espécies polinizadas por pseudocópula podem ter evoluído de ancestrais que simulavam características de flores utilizadas por insetos para acasalamento.

A polinização baseada na simulação de sinais emitidos pelo parceiro sexual é encontrada quase que exclusivamente em Orchidaceae (Schiestl 2005). Recentemente, também foi descrito um caso de polinização por pseudocópula na família Asteraceae (Ellis & Johnson 2010). A origem desta síndrome de polinização pode estar associada ao surgimento de aromas florais que foram selecionados pelas plantas para defesa contra herbivoria (Gang 2005). Estes aromas se assemelhavam aos feromônios de insetos agressivos, os quais passaram a ser atraídos pelas flores e atuar como polinizadores (Gaskett 2011). De fato, os aromas emitidos pelas flores desempenham um papel fundamental na polinização por pseudocópula, uma vez que a maior parte dos compostos mimetizam feromônios sexuais emitidos por insetos fêmeas, atraindo desta forma indivíduos machos que atuam como polinizadores (Schiestl *et al.* 1999). Diferentes espécies de orquídeas emitem aromas que diferem levemente em sua composição, atraindo polinizadores específicos (Peakall *et al.* 2010; Vereecken *et al.* 2010; Xu *et al.* 2012).

No contexto deste tipo de polinização altamente especializado, a morfologia floral ocupa um papel secundário na atração do polinizador, e sua função

pode estar mais relacionada ao posicionamento e controle da permanência do inseto na flor (Gaskett 2011), porém diversas espécies de orquídeas exibem partes das flores morfológicamente semelhantes aos insetos mimetizados. Os casos mais famosos podem ser observados em espécies do gênero *Ophrys* (Figs. 15.1 D,E) e *Chiloglottis*, nas quais o labelo das flores mimetiza diversas características dos insetos fêmeas. Na América do Sul também são encontrados exemplos de orquídeas polinizadas por pseudocópula que exibem o labelo morfológicamente semelhante aos seus polinizadores, como em *Mormolyca ringens* (Lindl.) Gentil (Fig. 15.1 H, Singer *et al.* 2004) e *Bipinnula penicillata* (Rchb.f.) Cisternas & Salazar (Ciotek *et al.* 2006). Entretanto a semelhança morfológica de partes da flor com o inseto mimetizado não é obrigatória, já que são os aromas florais os elementos mais importantes para a atração dos polinizadores (Gaskett 2011). Em espécies de *Lepanthes*, os insetos machos são atraídos para a flor e tentam copular com o labelo, apesar de as flores não se assemelharem morfológicamente às fêmeas (Blanco & Barboza 2005). Um sistema complexo de polinização foi encontrado por Singer (2002) para *Trigonidium obtusum* Lindl., que combina a atração dos polinizadores através de aromas que provavelmente mimetizam feromônios sexuais. As flores desta orquídea formam um tubo (Fig. 15.1 G) onde as abelhas macho de *Plebeia droryana* (Fries, 1900) são presas quando tentam copular com as extremidades das sépalas da flor, caracterizando um sistema de polinização baseado em pseudocópula e armadilha (Singer 2002). Considerando que a polinização por pseudocópula não depende de uma semelhança morfológica entre as flores e os insetos mimetizados, é esperado um número muito maior de casos de orquídeas que exploram este tipo de polinização, principalmente na região Neotropical.

Diferentes autores têm sugerido que a polinização por pseudocópula pode diminuir o sucesso reprodutivo dos polinizadores envolvidos, caracterizando uma relação de parasitismo (Vereecken 2009). No estudo realizado por Wong & Schiestl (2002), vespas fêmeas da espécie *Neozeleboria cryptoides* (Smith, 1859) tinham uma chance significativamente menor de acasalamento quando a orquídea *Chiloglottis trapeziformis* Fitzg. ocorria no mesmo local. O sucesso reprodutivo das vespas fêmeas aumentava apenas quando estas se distanciavam das orquídeas que as mimetizavam (Wong *et al.* 2004). O mimetismo sexual em alguns casos é tão eficiente que chega a promover a ejaculação do inseto macho durante a pseudocópula (Blanco & Barboza 2005; Gaskett *et al.* 2008). Nestes casos o desperdício energético que incide sobre os insetos machos pode causar sérias consequências para a reprodução da espécie como um todo, e estudos de longa duração acerca dos efeitos deste tipo de polinização sobre o sucesso reprodutivo dos insetos associados são necessários.

Evolução dos sistemas de polinização por engodo

Os sistemas de polinização por engodo surgiram de maneira independente em diversas famílias de plantas (Renner 2006). Em Orchidaceae este tipo de polinização também surgiu de maneira independente em diferentes gêneros e grupos de espécies, e provavelmente a ausência de flores com néctar seja um estado de caráter ancestral na família (Dressler 1990; Schiestl 2005). Em *Disa* e *Anacamptis*, espécies que oferecem recompensa aos polinizadores provavelmente evoluíram de ancestrais que não ofereciam recompensa (Johnson *et al.* 1998; Cozzolino *et al.* 2001). A transição entre diferentes tipos de polinização por engodo também é comum mesmo

em grupos de espécies próximas. Vereecken *et al.* (2012) mostram que a transição entre sistemas de polinização por engodo específicos e generalistas, como a pseudocópula e a simulação de abrigo, ocorre em diferentes gêneros de Orchidaceae e Iridaceae. Por exemplo, *Ophrys helenae* Renz é uma espécie polinizada a partir da simulação de abrigo e ocupa uma posição derivada na filogenia do grupo, o qual é caracterizado principalmente pela presença de polinização por pseudocópula (Vereecken *et al.* 2012).

Diversos estudos têm corroborado a hipótese de que os sistemas de polinização por engodo aumentam as taxas de fecundação cruzada e diminuem a geitonogamia (Cozzolino & Widmer 2005). Por este motivo, a polinização por engodo pode ser considerada uma das muitas estratégias das plantas para evitar o endocruzamento (Schiestl *et al.* 2010). Após visitarem flores que não oferecem recompensa, os polinizadores se deslocam por grandes distâncias, transportando o pólen para localidades vizinhas, diminuindo assim a diferenciação genética entre populações de orquídeas polinizadas por engodo (Scopece *et al.* 2010; Pinheiro *et al.* 2011). De fato, experimentos baseados na adição de néctar artificial em flores de espécies polinizadas por engodo mostraram um aumento significativo da permanência dos polinizadores nas flores, bem como dos eventos de autopolinização (Johnson *et al.* 2004; Jersáková & Johnson 2006). As baixas taxas de frutificação observadas em espécies polinizadas por engodo também não parecem comprometer este tipo de polinização, pelo menos em orquídeas. Nestas plantas, os grãos de pólen estão todos reunidos em estruturas denominadas de políneas, e um único evento de polinização pode ser capaz de transportar todos os grãos de pólen de uma flor para outra de uma única vez, gerando um fruto que pode conter milhões de sementes (Cozzolino & Widmer 2005). No caso das espécies polinizadas por

pseudocópula, a eficiência da polinização (proporção de flores polinizadas/proporção de flores com políneas removidas) parece estar associada à presença de polinizadores específicos, e não propriamente à presença de recompensa floral (Scopece *et al.* 2010). Espécies polinizadas por pseudocópula possuem uma polinização altamente específica, que contribui para uma elevada eficiência da polinização. De fato, a eficiência da polinização observada neste grupo de orquídeas é similar à de espécies que oferecem recurso aos polinizadores (Scopece *et al.* 2010).

A polinização por engodo possui implicações diretas sobre os mecanismos de especiação e evolução de orquídeas. Em geral, orquídeas que simulam a existência de recompensa alimentar são polinizadas por diversas espécies de insetos, e em muitos casos compartilham polinizadores numa mesma população. Nestas espécies são observadas fortes barreiras pós-zigóticas (sementes inviáveis, esterilidade e infertilidade de híbridos), as quais atuam na manutenção das barreiras reprodutivas entre diferentes espécies (Cozzolino & Scopece 2008). Diferentes números cromossômicos (Cozzolino *et al.* 2004) e seleção por *habitats* distintos (Pinheiro *et al.* 2010) são alguns mecanismos de isolamento pós-zigóticos encontrados em espécies polinizadas por engodo que simulam a presença de néctar. Por outro lado, em espécies polinizadas por pseudocópula, a polinização é altamente específica, contribuindo para elevadas barreiras pré-zigóticas (Cozzolino & Scopece 2008). A atração de polinizadores específicos está associada a aromas que se diferenciam devido a pequenas alterações em sua estrutura molecular (Schiestl 2005). Porém, mesmo nestes casos, existem eventos de hibridação, principalmente associados a polinizadores jovens e inexperientes, que ainda não discriminam os feromônios específicos da sua espécie. Estes insetos visitam flores de espécies distintas, promovendo sua fecundação e

gerando diversos casos de hibridação interespecífica (Cozzolino & Scopece 2008). A hibridação entre espécies de orquídeas pode ter um importante papel no surgimento de novas espécies, como no caso de *Ophrys*, em que indivíduos híbridos são férteis e produzem aromas distintos capazes de atrair diferentes polinizadores (Vereecken *et al.* 2010).

A manutenção das estratégias de polinização por engodo

Apesar de se constituir numa relação de antagonismo, na qual polinizadores não obtêm benefício, a polinização por engodo surgiu e se manteve inúmeras vezes ao longo da evolução de diversas famílias de plantas (Jersáková *et al.* 2006). Gêneros extremamente diversos são caracterizados por este tipo de polinização, como *Epidendrum* (1.500 espécies) e *Lepanthes* (oitocentas espécies). Neste contexto, diferentes trabalhos têm tentado esclarecer os mecanismos evolutivos que permitem a manutenção deste tipo de polinização, principalmente em casos nos quais os polinizadores podem sofrer redução em seu sucesso reprodutivo ao serem “enganados” (Vereecken 2009).

Uma hipótese bastante explorada na literatura é baseada na presença de flores com morfologia e aromas variáveis entre diferentes indivíduos em espécies polinizadas por engodo. Esta variação confundiria os polinizadores, os quais teriam dificuldade em aprender a discriminar flores que apresentam ou não recompensa, e continuariam a visitar espécies polinizadas por engodo mesmo depois de terem sido “enganados” (Jersáková *et al.* 2006; Tremblay & Ackerman 2007; Morales *et al.* 2010). Este efeito seria mais pronunciado em insetos jovens e inexperientes, como os machos de vespas solitárias que visitam espécies polinizadas por pseudocópula (Schiestl 2005).

Orquídeas polinizadas por engodo possuem flores mais variáveis do que orquídeas que oferecem recompensa (Ackerman *et al.* 2011), porém o fato de serem mais polimórficas não está associado ao aumento do seu sucesso reprodutivo (Juillet & Scopece 2010). Aparentemente a manutenção do polimorfismo floral entre diferentes indivíduos está associada a uma seleção natural menos intensa dos caracteres variáveis, os quais não influenciam o comportamento dos polinizadores (Aragón & Ackerman 2004; Salzmann *et al.* 2007; Juillet & Scopece 2010). Os aromas produzidos por *Ophrys exaltata* Ten. são variáveis e atraem machos da abelha solitária *Colletes cunicularius* (Linnaeus, 1758), que efetua a polinização por pseudocópula. Instintivamente, os indivíduos machos são atraídos por aromas levemente distintos porque eles podem indicar a presença de fêmeas provenientes de populações vizinhas, evitando assim o acasalamento entre parentes próximos de uma mesma população (Vereecken *et al.* 2007). A preferência dos machos de *C. cunicularius* por aromas distintos provocaria uma pressão seletiva positiva sobre os aromas produzidos por *O. exaltata*, uma vez que indivíduos com flores que apresentam aromas distintos dos demais teriam uma chance maior de receber visitas do que indivíduos que não apresentam essa variação (Vereecken & Schiestl 2008). Este exemplo ilustra como a variação floral pode ser vantajosa em espécies polinizadas por engodo, não tendo relação direta com a inibição do aprendizado por parte dos polinizadores.

A ausência de recurso floral pode ser transitória em várias espécies vegetais (Thakar *et al.* 2003), e este fato pode explicar o porquê de insetos polinizadores não aprenderem a evitar flores sem recompensa. A baixa disponibilidade de água, altas temperatura ou visitas prévias realizadas por outros polinizadores também podem ser eventos que aumentam a quantidade de flores sem néctar encontradas durante o forrageio.

Menzel & Greggers (1992) mostram que abelhas aprendem estímulos negativos (ausência de néctar) de maneira mais lenta do que estímulos positivos (presença de néctar). Insetos que precisam dividir sua atenção entre flores com e sem recompensa têm uma diminuição na capacidade de discriminar espécies distintas na comunidade (Dukas & Real 1993). No experimento realizado por Juillet *et al.* (2011), o aprendizado de abelhas do gênero *Bombus* foi medido através da adição de anisaldeído, um aroma típico de flores que oferecem néctar, em flores de *Anacamptis morio*, uma orquídea polinizada por engodo. Os resultados indicaram que as abelhas não foram capazes de distinguir as flores manipuladas (com anisaldeído) das flores controle (sem anisaldeído), já que o número de visitas e a quantidade de pólen transportado não foram significativamente diferentes entre os grupos experimentais analisados (Juillet *et al.* 2011). Neste contexto insetos polinizadores preferem mudar o local de forrageio quando encontram flores que não oferecem algum tipo de recurso (Anderson & Johnson 2006; Internicola *et al.* 2006; Whitehead & Peakall 2013). Desta forma, a manutenção de plantas polinizadas por engodo pode estar associada a um comportamento de forrageio flexível, no qual os polinizadores não evitam completamente flores sem recompensa, uma vez que diversas espécies produzem flores que, ocasionalmente, podem não conter recursos (Renner 2006).

Conclusão e perspectivas para estudos futuros

A simulação de recompensas florais é uma estratégia que ocorre em diferentes famílias de angiospermas, mas é particularmente comum em orquídeas. Nestas plantas a polinização por engodo surgiu de maneira independente em diferentes linhagens, e é possível observar a evolução de diferentes mecanismos para atração

dos polinizadores, os quais não obtêm qualquer tipo de recompensa. As estratégias para atração dos insetos são bastante distintas e vão desde a atração de insetos machos, através da produção de feromônios sexuais similares àqueles produzidos por fêmeas, até síndromes mais generalistas de polinização, em que as flores possuem uma morfologia que lembra outras espécies na comunidade que oferecem recompensa alimentar. A composição de espécies da comunidade também é uma peça chave nestes sistemas de polinização, uma vez que a quantidade de espécies que oferecem recurso influencia o sucesso reprodutivo de espécies polinizadas por engodo. Em orquídeas este tipo de polinização parece ser uma estratégia fortemente associada à fecundação cruzada, a qual possui um impacto direto na evolução e diversificação do grupo. Considerando que a maior parte dos estudos tem sido realizada em regiões temperadas, estudos em regiões tropicais possuem um grande potencial, uma vez que aí se concentra a maior parte de espécies de plantas do planeta. Diferentes abordagens podem ser adotadas para o estudo da polinização por engodo, com destaque para:

A caracterização de plantas que não oferecem tipo algum de recurso e a observação do comportamento e da identidade dos polinizadores que visitam estas espécies;

A influência da composição de espécies da comunidade no sucesso reprodutivo de espécies polinizadas por engodo;

O impacto de síndromes de polinização por engodo no sucesso reprodutivo dos polinizadores, uma vez que em muitos casos esta relação pode ser classificada como parasitismo;

O papel dos aromas na atração dos polinizadores, principalmente em espécies polinizadas por pseudo-cópula, em que feromônios sexuais dos polinizadores envolvidos são mimetizados pelos aromas florais;

A evolução dos caracteres florais responsáveis pela semelhança com outras espécies que oferecem recompensa, mesmo em casos de polinização por engodo que envolvem diversos tipos de polinizadores, com o objetivo de identificar os estados ancestrais e derivados envolvidos na transição de flores com e sem recompensa;

O impacto deste tipo de polinização sobre as taxas de fecundação cruzada em espécies polinizadas por engodo, a partir da análise da estrutura genética de espécies que não oferecem recompensa aos polinizadores;

O surgimento da polinização por engodo pode ser acompanhado ou não por eventos de radiação adaptativa, como observado em *Ophrys* e *Chiloglottis*;

Os mecanismos presentes em plantas polinizadas por engodo que inibem sua discriminação e mantêm as visitas dos polinizadores mesmo na ausência de recurso.

Agradecimentos

O autor agradece a Angel Vale, Giovanni Scopece e Salvatore Cozzolino pelas críticas e sugestões ao manuscrito; à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo, pelo financiamento (FAPESP 2009/15052-0); e a Hendrik Breitenkopff gentilmente, que cedeu a imagem utilizada na Fig. 15.1 E.

Referências bibliográficas

- Ackerman, J.D. 1986. Mechanisms and evolution of food-deceptive pollination systems in orchids. **Lindleyana**, 1, 108-113.
- Ackerman, J.D.; Rodriguez-Robles, J. A. & Melendez E.J. 1994. A meager nectar offering by an epiphytic orchid is better than nothing. **Biotropica**, 26, 44-49.
- Ackerman, J.D.; Cuevas, A.A. & Hof, D. 2011. Are deception-pollinated species more variable than those offering a reward? **Plant Systematics and Evolution**, 293, 91-99.
- Almeida, A. M. & R. A. Figueiredo. 2003. Ants visit nectaries of *Epidendrum denticulatum* (Orchidaceae) in a Brazilian rainforest: effects on herbivory and pollination. **Brazilian Journal of Biology**, 63, 551-558.
- Anderson, B. & Johnson, S.D. 2006. The effects of floral mimics and models on each other's fitness. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, 273, 969-974.
- Aragón, S. & Ackerman, J.D. 2004. Does flower color variation matter in deception pollinated *Psychilis monensis* (Orchidaceae)? **Oecologia**, 138, 405-413.
- Bell, A.K.; Roberts, D.L.; Hawkins, J.A.; Rudall, P.J.; Box, M.S. & Bateman, R.M. 2009. Comparative micromorphology of nectariferous and nectarless labellar spurs in selected clades of subtribe Orchidinae (Orchidaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, 160, 369-387.
- Bierzychudek, P. 1981. *Asclepias*, *Lantana* and *Epidendrum*: a floral mimicry complex? **Biotropica** 13: 54-58.
- Blanco, M.A. & Barboza, G. 2005. Pseudocopulatory pollination in *Lepanthes* (Orchidaceae: Pleurothallidinae) by fungus gnats. **Annals of Botany**, 95, 763-772.
- Borba, E.L. & Semir, J. 1998. Wind-assisted fly pollination in three *Bulbophyllum* (Orchidaceae) species occurring in the Brazilian "campos rupestres". **Lindleyana**, 13, 203-218.
- Borba, E.L. & Semir, J. 2001. Pollinator specificity and convergence in fly-pollinated *Pleurothallis* (Orchidaceae) species: a multiple population approach. **Annals of Botany**, 88, 75-88.
- Borba, E.L. & Braga, P.I.S. 2003. Biologia reprodutiva de *Pseudolaelia corcovadensis* (Orchidaceae): melitofilia e autocompatibilidade em uma Laeliinae basal. **Revista Brasileira de Botânica**, 26, 541-549.
- Carmona-Díaz, G. & García-Franco, J.G. 2009. Reproductive success in the Mexican rewardless *Oncidium cosymbephorum* (Orchidaceae) facilitated by the oil-rewarding *Malpighia glabra* (Malpighiaceae). **Plant Ecology**, 203, 253-261.
- Ciotek, L.; Giorgis, P.; Benitez-Vieyra, S. & Cocucci, A.A. 2006. First confirmed case of pseudocopulation in terrestrial orchids of South America: pollination of *Geoblasta pennicillata* (Orchidaceae) by *Campsomeris bistrimacula* (Hymenoptera, Scoliidae). **Flora**, 201, 365-369.
- Cozzolino, S.; Aceto, S.; Caputo, P.; Widmer, A. & Dafni, A. 2001. Speciation processes in eastern Mediterranean *Orchis* s.l. species: molecular evidence and the role of pollination biology. **Israel Journal of Plant Sciences**, 49, 91-103.

- Cozzolino, S.; D'Emérico, S. & Widmer, A. 2004. Evidence for reproductive isolate selection in Mediterranean orchids: karyotype differences compensate for the lack of pollinator specificity. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, 271, 259-262.
- Cozzolino, S. & Widmer, A. 2005. Orchid diversity: an evolutionary consequence of deception? **Trends in Ecology and Evolution**, 20, 487-494.
- Cozzolino, S. & Scopece, G. 2008. Specificity in pollination and consequences for postmating reproductive isolation in deceptive Mediterranean orchids. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, 363, 3037-3046.
- Dafni, A. & Ivri, Y. 1981. The flower biology of *Cephalanthera longifolia* (Orchidaceae) – pollen imitation and facultative floral mimicry. **Plant Systematics and Evolution**, 137, 229-240.
- Dafni, A.; Ivri, Y. & Brantjes, N.B.M. 1981. Pollination of *Serapias vomeracea* Briq. (Orchidaceae) by imitation of holes for sleeping solitary male bees (Hymenoptera). **Acta Botanica Neerlandica**, 30, 69-73.
- Darwin, C.R. 1877. **The various contrivances by which orchids are fertilised by insects**, 2nd edn. London, John Murray, 300pp.
- Dormont, L.; Delle-Vedove, R.; Bessière, J.-M.; Hossaert Mc Key, M. & Schatz, B. 2009. Rare white-flowered morphs increase the reproductive success of common purple morphs in a food-deceptive orchid. **New Phytologist**, 185, 300-310.
- Dressler, D. 1990. **Orchids - natural history and classification. 2nd Edn.** Cambridge, Harvard University Press, 332pp.
- Dukas, R. & Real, L. 1993. Cognition in bees: from stimulus reception to behavioral change. Pp. 343-373. In: D.R. Papaj & A.C. Lewis (ed.). **Insect learning**. New York, Chapman & Hall, 398pp.
- Ellis, A.G. & Johnson, S.D. 2010. Floral mimicry enhances pollen export: the evolution of pollination by sexual deceit outside of the orchidaceae. **American Naturalist**, 176, E143-E151.
- Fuhro, D., Araújo, A.M. & Irgang, B.E. 2010. Are there evidences of a complex mimicry system among *Asclepias curassavica* (Apocynaceae), *Epidendrum fulgens* (Orchidaceae), and *Lantana camara* (Verbenaceae) in Southern Brazil? **Revista Brasileira de Botânica**, 33, 589-598.
- Galizia, C.G.; Kunze, J.; Gumbert, A.; Borg-Karlson, A.-K.; Sachse, S.; Markl, C. & Menzel, R. 2005. Relationship of visual and olfactory signal parameters in a food-deceptive flower mimicry system. **Behaviour Ecology**, 16, 159-168.
- Gang, D.R. 2005. Evolution of flavors and scents. **Annual Review of Plant Biology**, 56, 301-325.
- Gaskett, A.C. 2011. Orchid pollination by sexual deception: pollinator perspectives. **Biological Review**, 86, 33-75.
- Gaskett, A.C.; Winnick, C.G. & Herberstein, M.E. 2008. Orchid sexual deceit provokes ejaculation. **American Naturalist**, 171, E206-E212.
- Gumbert, A. & Kunze, J. 2001. Colour similarity to rewarding model affects pollination in a food deceptive orchid, *Orchis boryi*. **Biological Journal of the Linnean Society**, 72, 419-433.
- Harder, L.D. & Johnson, S.D. 2009. Darwin's beautiful contrivances: evolutionary and functional evidence for floral adaptation. **New Phytologist**, 183, 530-545.
- Internicola, A.I.; Juillet, N.; Smithson, A. & Gigord, L.D.B. 2006. Experimental investigation of the effect of spatial aggregation on reproductive success in a rewardless orchid. **Oecologia**, 150, 435-441.
- Jeffrey, D.C.; Arditti, J. & Koopowitz H. 1970. Sugar contents in floral and extrafloral exudates of orchid: pollination, myrmecology and chemotaxonomy implications. **New Phytologist**, 69, 187-195.
- Jersáková, J. & Johnson, S.D. 2006. Lack of floral nectar reduces self pollination in a fly-pollinated orchid. **Oecologia**, 147, 60-68.
- Jersáková, J.; Johnson, S.D. & Kindlmann, P. 2006. Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. **Biological Reviews**, 81, 219-235.
- Jersáková, J.; Johnson, S.D. & Jürgens, A. 2009. Deceptive behaviour in plants II. Food deception by plants: from generalized systems to specialized floral mimicry. p. 223-246. In: F. Baluška (ed.). **Plant-Environment Interactions, Signaling and Communication in Plants, From Sensory Plant Biology to Active Plant Behavior**. Berlin, Springer-Verlag, 308pp.
- Jersáková, J.; Jürgens, A.; Šmilauer, P. & Johnson, S.D. 2012. The evolution of floral mimicry: identifying traits that visually attract pollinators. **Functional Ecology**, 26, 1381-1389.
- Johnson, S.D. 1994. Evidence for Batesian mimicry in a butterfly pollinated orchid. **Biological Journal of the Linnean Society**, 53, 91-104.
- Johnson, S.D.; Linder, H.P. & Steiner, K.E. 1998. Phylogeny and radiation of pollination systems in *Disa* (Orchidaceae). **American Journal of Botany**, 85, 402-411.
- Johnson, S.D.; Alexandersson, R. & Linder, H.P. 2003a. Experimental and phylogenetic evidence for floral mimicry in a guild of fly-pollinated plants. **Biological Journal of the Linnean Society**, 80, 289-304.
- Johnson, S.D.; Craig, P.I.; Nilsson, A.L. & Agren, J. 2003b. Pollination success in a deceptive orchid is enhanced by co-occurring rewarding magnet plants. **Ecology**, 84, 2919-2927.

- Johnson, S.D.; Craig, P.I. & Agren, J. 2004. The effects of nectar addition on pollen removal and geitonogamy in the non-rewarding orchid *Anacamptis morio*. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, 271, 803-809.
- Juillet, N.; Gonzalez, M.A.; Page, P.A. & Gigord, L.D.B. 2007. Pollination of the European food-deceptive *Traunsteinera globosa* (Orchidaceae): the importance of nectar producing neighbouring plants. **Plant Systematics and Evolution**, 265, 123-129.
- Juillet, N. & Scopece, G. 2010. Does floral trait variability enhance reproductive success in deceptive orchids? **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, 12, 317-322.
- Juillet, N.; Salzmann, C.C. & Scopece, G. 2011. Does facilitating pollinator learning impede deceptive orchid attractiveness? A multi-approach test of avoidance learning. **Plant Biology**, 13, 570-575.
- Jürgens, A.; Dötterl, S. & Meve, U. 2006. The chemical nature of fetid floral odors in stapeliads (Apocynaceae-Asclepiadoideae-Ceropegieae). **New Phytologist**, 172, 452-468.
- López-Portillo, J.; Eguiarte, L.E. & Montaña, C. 1993. Nectarless honey-mesquites. **Functional Ecology**, 7, 452-461.
- Melo, M.C.; Taucce, P.P.G. & Borba, E.L. 2011. Reproductive biology and isolation mechanisms in rupicolous species of the *Acianthera prolifera* complex (Orchidaceae) occurring in southeastern Brazil. **Plant Systematics and Evolution**, 293, 161-176.
- Menzel, R. & Greggers, U. 1992. Temporal dynamics and foraging behaviour in honeybees. Pp. 303-318. In: J. Billen (ed.). **Biology and evolution of social insects**. Leuven, Leuven University Press, 390pp.
- Morales, M.; Ackerman, J.D. & Tremblay, R.L. 2010. Morphological flexibility across an environmental gradient in the epiphytic orchid, *Tolumnia variegata*: complicating patterns of fitness. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 163, 431-446.
- Newman, E., Anderson, B. & Johnson, S.D. 2012. Flower colour adaptation in a mimetic orchid. **Proceedings of the Royal Society of London B**, 279, 2309-2313.
- Pansarin, E.R. 2008. Reproductive biology and pollination of *Govenia utriculata*: a syrphid fly orchid pollinated through a pollen deceptive mechanism. **Plant Species Biology**, 23, 90-96.
- Pansarin, E.R. & Amaral, M.C.E. 2008. Pollen and nectar as a reward in the basal epidendroid *Psilochilus modestus* (Orchidaceae: Triphoreae): a study on floral morphology, reproductive biology and pollination strategy. **Flora**, 203, 474-483.
- Pansarin, L.M.; Pansarin, E.R. & Sazima, M. 2008. Reproductive biology of *Cyrtopodium polyphyllum* (Orchidaceae): a Cyrtopodiinae pollinated by deceit. **Plant Biology**, 10, 650-659.
- Pansarin, L.M.; Castro, D.M. & Sazima, M. 2009. Osmophore and elaiophores of *Grobya amherstiae* (Catasetinae, Orchidaceae) and their relation to pollination. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 159, 408-415.
- Peakall, R.; Ebert, D.; Poldy, J.; Barrow, R.A.; Francke, W.; Bower, C.C. & Schiestl, F.P. 2010. Pollinator specificity, floral odour chemistry and the phylogeny of Australian sexually deceptive *Chiloglottis* orchids: implications for pollinator-driven speciation. **New Phytologist**, 188, 437-450.
- Pinheiro, F.; Barros, F.D.; Palma-Silva, C.; Meyer, D.; Fay, M.F.; Suzuki, R.M.; Lexer, C. & Cozzolino, S. 2010. Hybridization and introgression across different ploidy levels in the Neotropical orchids *Epidendrum fulgens* and *E. puniceoluteum* (Orchidaceae). **Molecular Ecology**, 19, 3981-3994.
- Pinheiro, F.; Barros, F.; Palma-Silva, C.; Fay, M.F.; Lexer, C. & Cozzolino, S. 2011. Phylogeography and genetic differentiation along the distributional range of the orchid *Epidendrum fulgens*: a Neotropical coastal species not restricted to glacial refugia. **Journal of Biogeography**, 38, 1923-1935.
- Rech A.R.; Rosa Y.B.C.J. & Manente-Balestieri F.C.L. 2010. Aspects of the reproductive biology of *Brassavola cebolleta* Rchb.f. (Orchidaceae). **Acta Scientiarum, Biological Sciences**, 32, 335-341.
- Renner, S.S. 2006. Rewardless flowers in the angiosperms and the role of insect cognition in their evolution. Pp. 123-144. In: Waser, N.M. & Ollerton, J. (eds.). **Plant-Pollinator Interactions: From Specialization to Generalization**. Chicago, University of Chicago Press, 488pp.
- Salguero-Farías, J.A. & Ackerman, J.D. 1999. A nectar reward: is more better? **Biotropica**, 31, 303-311.
- Salzmann, C.C.; Nardella, A.M.; Cozzolino, S. & Schiestl, F.P. 2007. Variability in floral scent in rewarding and deceptive orchids: the signature of pollinator-imposed selection? **Annals of Botany**, 100, 757-765.
- Sanguinetti, A.; Buzatto, C.R.; Pedron, M.; Davies, K.L.; Ferreira, P.M.A.; Maldonado, S. & Singer, R.B. 2012. Floral features, pollination biology and breeding system of *Chloraea membranacea* Lindl. (Orchidaceae: Chloraeinae). **Annals of Botany**, 110, 1607-1621.
- Schiestl, F.P. 2005. On the success of a swindle: pollination by deception in orchids. **Naturwissenschaften**, 92, 255-264.
- Schiestl, F.P.; Ayasse, M.; Paulus, H.F.; Löfstedt, C.; Hansson, B.S.; Ibarra, F. & Francke, W. 1999. Orchid pollination by sexual swindle. **Nature**, 399, 421-422.
- Schiestl, F.P. & Cozzolino, S. 2008. Evolution of sexual mimicry in the Orchidinae: the role of preadaptations in the attraction of male bees as pollinators. **BMC Evolutionary Biology**, 8, 27.
- Schiestl, F.P.; Johnson, S.D. & Raguso, R.A. 2010. Floral evolution as a figment of the imagination of pollinators. **Trends in Ecology and Evolution**, 25, 382-383.

- Scopece, G.; Cozzolino, S.; Johnson, S.D. & Schiestl, F.P. 2010. Pollination efficiency and the evolution of specialized deceptive pollination systems. **American Naturalist**, 175, 98-105.
- Sigrist, M.R. & Sazima, M. 2004. Pollination and reproductive biology of twelve species of neotropical Malpighiaceae: stigma morphology and its implications for the breeding system. **Annals of Botany**, 94, 33-41.
- Silva-Pereira, V.; Smidt, E.C.; & Borba, E.L. 2007. Isolation mechanisms between two sympatric *Sophranitis* (Orchidaceae) species endemic to Northeastern Brazil. **Plant Systematics and Evolution**, 269, 171-182.
- Singer, R.B. 2002. The pollination mechanism in *Trigonidium obtusum* Lindl. (Orchidaceae: Maxillariinae): sexual mimicry and trap-flowers. **Annals of Botany**, 89, 157-163.
- Singer, R.B.; Flach, A.; Koehler, S.; Marsaioli, A.J. & Amaral, M.D.C.E. 2004. Sexual mimicry in *Mormolyca ringens* (Lindl.) Schltr. (Orchidaceae: Maxillariinae). **Annals of Botany**, 93, 755-762.
- Smidt, E.C.; Silva-Pereira, V. & Borba, E.L. 2006. Reproductive biology of two *Cattleya* (Orchidaceae) species endemic to Northeastern Brazil. **Plant Systematics and Evolution**, 21, 85-91.
- Sprengel, C.K. 1793. **Das Entdeckte Geheimniss in der Natur im Bau und in der Befuchtung der Blumen**. Berlin, Friedrich Vieweg dem aeltern.
- Tan, K. & Nishida, R. 2000. Mutual reproductive benefits between a wild orchid, *Bulbophyllum patens*, and *Bactrocera* fruit flies via floral synomone. **Journal of Chemical Ecology**, 26, 533-543.
- Tan, K.; Nishida, R. & Toong, Y.C. 2002. Floral synomone of a wild orchid, *Bulbophyllum cheiri*, lures *Bactrocera* fruit flies for pollination. **Journal of Chemical Ecology**, 28, 1161-1172.
- Teixeira, S.P.; Borba, E.L. & Semir, J. 2004. Lip anatomy and its implications for the pollination mechanisms of *Bulbophyllum* species (Orchidaceae). **Annals of Botany**, 93, 499-505.
- Thakar, J.D.; Krushnamegh, K.; Chauhan, A.K.; Watve, A.V. & Watve, M.G. 2003. Nectarless flowers: ecological correlates and evolutionary stability. **Oecologia**, 136, 565-570.
- Tremblay, R.L. & Ackerman, J.D. 2007. Floral color patterns in a tropical orchid: Are they associated with reproductive success? **Plant Species Biology**, 22, 95-105.
- Umaná, M.N.; Stevenson, P.R.; Alcantara, S. & Lohmann, L.G. 2011. Pollination in the deceptive species *Bignonia corymbosa* (Bignoniaceae): a plant who deceives their floral visitors. **The International Journal of Plant Reproductive Biology**, 3, 1.
- Vale, Á.; Navarro, L.; Rojas, D. & Álvarez, J.C. 2011a. Breeding system and pollination by mimicry of the orchid *Tolumnia guibertiana* in Western Cuba. **Plant Species Biology**, 26, 163-173.
- Vale, Á.; Rojas, D.; Álvarez J.C. & Navarro, L. 2011b. Breeding system and factors limiting fruit production in the nectarless orchid *Broughtonia lindenii*. **Plant Biology**, 13, 51-61.
- Van der Niet, T.; Hansen, D.M. & Johnson, S.D. 2011. Carrion mimicry in a South African orchid: flowers attract a narrow subset of the fly assemblage on animal carcasses. **Annals of Botany**, 107, 981-992.
- Van der Pijl, L. & Dodson, C.H. 1966. **Orchid flowers: their pollination and evolution**. Coral Gables, University of Miami Press, 214pp.
- Vereecken, N.J. 2009. Deceptive behavior in plants I. Pollination by sexual deception in orchids: a host-parasite perspective. p. 203-222. *In*: Baluska, F. (ed.). **Plant-environment interactions: from sensory plant biology to active behavior**. Berlin, Springer Verlag, 308pp.
- Vereecken, N.J.; Mant, J. & Schiestl, F.P. 2007. Population differentiation in female sex pheromone and male preferences in a solitary bee. **Behaviour Ecology and Sociobiology**, 61, 811-821.
- Vereecken, N.J. & Schiestl, F.P. 2008. The evolution of imperfect floral mimicry. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA**, 105, 7484-7488.
- Vereecken, N.J.; Cozzolino, S. & Schiestl, F.P. 2010. Hybrid floral scent novelty drives pollinator shift in sexually deceptive orchids. **BMC Evolutionary Biology**, 10, 103.
- Vereecken, N.J.; Wilson, C.A.; Hötling, S.; Schulz, S.; Banketov, S.A. & Mardulyn, P. 2012. Pre-adaptations and the evolution of pollination by sexual deception: Cope's rule of specialization revisited. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, 279, 4786-4794.
- Vereecken, N.J.; Dorchin, A.; Dafni, A.; Hötling, S.; Schulz, S. & Watts, S. 2013. A pollinators' eye view of a shelter mimicry system. **Annals of Botany**, 111, 1155-1165.
- Whitehead, M.R. & Peakall, R. 2013. Short-term but not long-term patch avoidance in an orchid-pollinating solitary wasp. **Behavioral Ecology**, 24, 162-168.
- Wong, B.B.M. & Schiestl, F.P. 2002. How an orchid harms its pollinator. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, 269, 1529-1532.
- Wong, B.B.; Salzmänn, M.C. & Schiestl, F. 2004. Pollinator attractiveness increases with distance from flowering orchids. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, 271, S212-S214.
- Xu, S.; Schlüter, P.M. & Schiestl, F.P. 2012. Pollinator-driven speciation in sexually deceptive orchids. **International Journal of Ecology**, ID 285081, 9.

$$p < 0.0001$$

$$P(A|B) = \frac{P(B|A) P(A)}{P(B)}$$

$$n = 5.000$$

$$n(t+1) = \Lambda n(t)$$

$$AIC = 0.0$$

$$\theta$$

SEÇÃO 4

Perspectivas

$$\omega = \alpha + \sum (\beta_i Z_i) + \frac{1}{2} \sum (\gamma_{ij} Z_i Z_j) + \sum \sum (\gamma_{ij} Z_i Z_j) + \varepsilon$$



Fotos: Carlos Eduardo Nunes (Coquinho)

* Introdução *

Fronteiras do conhecimento em ecologia da polinização: novas ferramentas e perspectivas de abordagens integradoras

Rogério Gribel

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Coordenação Geral de Biodiversidade. Instituto de Pesquisa Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Diretoria de Pesquisas, Jardim Botânico do Rio de Janeiro – Rua Pacheco Leão, 915 – CEP: 22460-030 – Rio de Janeiro-RJ – Brasil. e-mail: gribel.rogerio@gmail.com

A Seção 4 é composta por temas muito diversos, com abordagens e uso de métodos científicos derivados de outras ciências, essenciais para a compreensão dos processos de polinização de forma integrada. Os temas revisados nestes capítulos interagem, de forma complementar, com o conhecimento sobre a biologia floral e sobre o comportamento de forrageamento dos polinizadores, que normalmente balizam os estudos tradicionais sobre polinização. Nestes capítulos são descritas algumas das interfaces científicas possíveis nos estudos da polinização, permeando áreas de conhecimento tão diversas como evolução e seleção natural, ecologia de comunidades, demografia, sistema de cruzamento, filogenia, comportamento cognitivo, conservação da biodiversidade e economia ambiental.

Alguns dos capítulos aqui apresentados refletem a complexidade do tema “polinização” no contexto evolutivo, como o Capítulo 16 sobre evolução de caracteres florais e seleção fenotípica mediada por polinizadores, e o Capítulo 22, sobre filogenia e polinização. Em outros, a abordagem ecológica é predominante, como no Capítulo 17, sobre estruturação das comunidades de polinizadores, o Capítulo 18, que aborda o efeito da polinização na estrutura e dinâmica demográfica, o Capítulo 19, sobre ecologia cognitiva dos visitantes

florais, e o Capítulo 23, que discute a conservação dos polinizadores. Em complementação, o uso de marcadores moleculares codominantes no estudo do sistema de cruzamento das plantas é relatado, de forma detalhada, no Capítulo 20, enquanto no Capítulo 22 fica implícito também que o uso de tecnologias genômicas, especialmente análises de sequências de DNA, tanto do genoma nuclear quanto do cloroplastidial, cumpre papel essencial. O Capítulo 21 aborda o impacto da polinização na economia, especialmente na produção de frutos e sementes de valor comercial.

A influência da seleção natural mediada por polinizadores na estrutura e no funcionamento das flores era questão que instigava Darwin e, certamente, contribuiu para a construção do arcabouço conceitual que resultou na teoria da evolução das espécies. Várias passagens sobre o assunto são encontradas no *On the Origin of Species* (Darwin 1859). Alguns dos artigos de Darwin expressam, nos próprios títulos, sua preocupação em relação a este tema, como, por exemplo, “The different forms of flowers on plants of the same species” (Darwin 1877) ou “On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects: and on the good effects of inter-crossing” (Darwin 1862). Num exemplo clássico de sua lógica evolutiva, Darwin inferiu a existência de uma espécie de mariposa esfingídea em Madagascar com probóscide de pelo menos 25 mm, sem nunca tê-la observado, com base no tamanho do esporão floral de uma orquídea nativa. Uma espécie de mariposa com probóscide longa o suficiente para polinizar aquela orquídea foi encontrada no início do século XX, e somente há poucos anos foi comprovado que ela, de fato, carregava polinárias daquela espécie de orquídea.

Em contraste com os estudos descritivos sobre seleção fenotípica mediada por polinizadores do final do século XIX e início do XX, estudos recentes

sobre o tema, como revisado no Capítulo 16, se baseiam na formulação de hipóteses preditivas sobre as consequências das pressões seletivas exercidas por polinizadores, contando com o suporte de métodos estatísticos e modelos matemáticos diversos. A revisão do Capítulo 22 mostra que a radiação adaptativa mediada por polinizadores é reconstruída com clareza em algumas filogenias, sendo muitas vezes observadas relações estreitas, recíprocas ou não, entre plantas e polinizadores. Em alguns grupos de angiospermas, como, por exemplo, *Bignonia* (Bignoniaceae) e *Gesneria* (Gesneriaceae), os polinizadores parecem ter desempenhado um importante papel na diversificação das espécies (Alcântara & Lohmann 2010; Martén-Rodrigues *et al.* 2010). Em outros grupos taxonômicos a evolução dos sistemas de polinização não gerou qualquer relação interpretável com a filogenia, sugerindo que outras pressões seletivas, que não a exercida pela polinização, influenciaram a história evolutiva do grupo e a diferenciação das espécies.

A utilização, cada vez mais frequente, de ferramentas moleculares, como marcadores microsatélites, na análise genética de adultos e progênes vem contribuindo para a compreensão muito mais detalhada do sistema de cruzamento das plantas, em comparação aos dados obtidos a partir dos tradicionais testes de polinização manuais. O sistema de polinização, em conjunção com outros fatores, como a biologia floral, o padrão fenológico e a ocorrência de mecanismos de incompatibilidade, molda o sistema de cruzamento, cujos parâmetros podem ser estimados com precisão através do uso de marcadores moleculares, conforme explicado no Capítulo 20. Estudos do sistema de cruzamento abrem novas perspectivas, indisponíveis três décadas atrás, de se quantificar precisamente alguns parâmetros fundamentais, como a proporção

de sementes oriundas de eventos de polinização cruzada, a efetividade dos mecanismos de autoincompatibilidade, o tamanho efetivo da população reprodutiva, o sucesso reprodutivo masculino e o alcance do fluxo de pólen.

Estas informações são importantes para definir estratégias para conservação de populações naturais de plantas e seus polinizadores. São úteis também em questões de ecologia aplicada, provendo base científica para exploração racional de espécies silvestres, como, por exemplo, nos programas de manejo florestal sustentável. Informações desta natureza são também valiosas para o manejo de agroecossistemas cuja produtividade dependa dos serviços de polinização.

A conservação e o manejo dos polinizadores e os impactos econômicos da polinização são temas de imensa amplitude abordados nos Capítulos 21 e 23. Grande parte da base alimentar humana, representada pela produção de frutos e sementes, depende da polinização biótica. Os serviços prestados pela polinização em escala global foram recentemente estimados em 153 bilhões de euros anuais (Gallai *et al.* 2009), representando 9,5% da produção agrícola mundial. A manutenção das complexas redes de interações biológicas que envolvem os processos de polinização é essencial para o funcionamento dos ecossistemas naturais e dos agroecossistemas, sendo este considerado fator chave para a própria sobrevivência da sociedade humana (Kearns & Inouye 1997; Kearns *et al.* 1998). A supressão progressiva de amplas áreas de *habitat* naturais e o uso generalizado de inseticidas vêm afetando negativamente as populações de abelhas (Desneux *et al.* 2007; Henry *et al.* 2012), colocando em risco toda a rica teia de interações biológicas em que esses polinizadores estão envolvidos. Conclui-se, a partir das revisões feitas nestes capítulos, que a crise de polinização

é um dos grandes desafios que o homem já está enfrentando e que pode se agravar, com sérios riscos de consequências ambientais e socioeconômicas negativas no futuro. Ações práticas, com bases científicas sólidas e adaptadas às condições locais, devem ser implementadas visando à conservação e ao manejo racional dos ecossistemas e das populações de polinizadores.

Referências Bibliográficas

- Alcântara, S. & Lohman, L.G. 2010. Contrasting phylogenetic signals and evolutionary rates in floral traits of Neotropical lianas. **Biological Journal of the Linnean Society**, 102, 378-390.
- Darwin, C. 1859. **On the origin of species, or the preservation of favoured races in the struggle for life**. London: John Murray.
- Darwin, C. 1862. **On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects: and on the good effects of intercrossing**. London: John Murray.
- Darwin, C. 1877. **The different forms of flowers on plants of the same species**. London: John Murray.
- Desneux, N.; Decourtye, A. & Delpuech, J.M. 2007. The sublethal effects of pesticides on beneficial arthropods. **Annual Review of Entomology**, 52, 81-106.
- Gallai, N.; Salles, J.; Settele, J. & Vaissière, B.E. 2009. Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. **Ecological Economics**, 68, 810-21.
- Henry, M.; Beguin, M.; Requier, F.; Rollin, O.; Odoux, J.F.; Aupinel, P.; Aptel, J. & Tchamitchian, S. Decourtye A. 2012. A common pesticide decreases foraging success and survival in honey bees. **Science**, 336, 348-350.
- Kearns, C. & Inouye, D. 1997. Pollinators, flowering plants, and conservation biology. **Bioscience** 47:297-307.
- Kearns, C.; Inouye, D. & Waser, N. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 29, 83-112.
- Martén-Rodrigues, S.; Fenster, C.B.; Agnarsson, I.; Skog, L.E. & Zimmer, E.A. 2010. Evolutionary breakdown of pollination specialization in a Caribbean plant radiation. **New Phytologist**, 188, 403-417.



Foto: Felipe Amorim

* Capítulo 16 *

Seleção fenotípica mediada por polinizadores

Santiago Benitez-Vieyra¹, Marcela Moré¹ e Felipe W. Amorim²

¹ Laboratorio de Ecología Evolutiva – Biología Floral, Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV), CONICET – Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba – Argentina.

² Departamento de Botânica, Instituto de Biociências, UNESP, *campus* de Botucatu – São Paulo. e-mail: amorimfelipe@yahoo.com.br

Darwin foi um dos primeiros cientistas a propor que caracteres florais evoluem como adaptações aos polinizadores. Em seus trabalhos ele utilizou orquídeas como alguns dos principais exemplos para ilustrar a teoria da evolução através da seleção natural. Contudo, apenas recentemente tem sido possível testar experimentalmente hipóteses adaptativas quantificando-se a intensidade da seleção operando em populações naturais. Em particular, desde a década de 1980 estão disponíveis técnicas que permitem quantificar a associação entre a variação no êxito reprodutivo e as diferenças fenotípicas entre os indivíduos em uma população. Estas técnicas permitem identificar a força, direção e forma da seleção natural atuando sobre certos caracteres e, ao combiná-las com estudos de genética quantitativa permitem inferir sua evolução em curto prazo. Porém, para identificar os agentes causais da seleção natural, os estudos sobre a história natural das espécies são de fundamental importância. Desta forma, torna-se possível propor hipóteses sobre quais caracteres florais estão submetidos à seleção natural mediada por polinizadores. Neste contexto, este capítulo discute os principais conceitos sobre seleção natural mediada por polinizadores, bem como apresenta os principais métodos, ferramentas e técnicas atuais de análise para estudos sobre evolução floral. Nosso principal objetivo é partir de uma fundamentação teórica para uma base empírica que forneça a estudantes e pesquisadores uma fundamentação básica para a realização de estudos sobre seleção mediada por polinizadores.

Introdução

Para que ocorra a fertilização, as plantas com flores requerem que o pólen produzido em suas anteras alcance a superfície estigmática de flores coespecíficas (Capítulo 3). Se o grão de pólen for compatível, eventualmente a planta produzirá frutos e sementes. Por se tratarem de organismos sésseis, as plantas necessitam de algum vetor para que ocorra o transporte de pólen de uma flor para outra. Tais vetores, na maioria dos casos, são animais, os quais são responsáveis pela polinização de aproximadamente 90% das angiospermas em todo o mundo (Ollerton *et al.* 2011). Desta forma, os polinizadores atuam como agentes seletivos sobre muitos caracteres florais (Harder & Johnson 2009). A seleção ocorre quando alguns indivíduos que possuem certo caractere floral ou mesmo um conjunto de caracteres obtêm maior êxito reprodutivo (aptidão ou *fitness*) em relação aos outros indivíduos da mesma população que não possuem tais características. Se esses caracteres forem herdáveis, ocorrerá uma mudança evolutiva de uma geração para a seguinte. Neste sentido, a seleção natural mediada por polinizadores pode ocorrer devido aos seguintes fatores: 1) os polinizadores preferirem visitar indivíduos com determinados fenótipos florais dentro de uma população; ou 2) quando há um ajuste morfológico mais preciso da flor ao corpo do polinizador, o qual aumenta a eficácia da transferência de pólen (Gómez & Zamora 2006).

A intensidade da seleção mediada pelos polinizadores pode ser afetada por fatores como: o sistema de polinização, o sistema reprodutivo, a distribuição geográfica, a variação temporal na abundância dos visitantes florais e a presença de outros agentes de seleção (*e.g.*, herbívoros, patógenos e condições climáticas). Em sistemas de polinização especializados, ou seja, aqueles em que uma espécie de planta é polinizada por

um grupo específico de polinizadores (*e.g.*, mariposas com longos aparelhos bucais, beija-flores ermitões ou abelhas coletoras de óleo), espera-se que a seleção mediada por polinizadores afete diretamente o êxito reprodutivo das espécies vegetais. Por outro lado, se o sistema de polinização é generalista, os distintos grupos de polinizadores podem exercer pressões de seleção distintas, que inclusive podem ser anuladas entre si (Johnson & Steiner 2000, Fenster *et al.* 2004). Da mesma maneira, plantas autocompatíveis e capazes de se autopolinizar podem se reproduzir, embora não exclusivamente, sem o intermédio de visitantes florais. Nesse tipo de plantas espera-se que a seleção mediada por polinizadores tenha um menor impacto sobre o êxito reprodutivo. Plantas com reprodução clonal ou com ciclo de vida perene também podem ter uma resposta retardada aos eventos de seleção, já que os indivíduos com menor êxito reprodutivo podem permanecer na população por um período mais longo.

Espécies vegetais com distribuição geográfica ampla podem ser polinizadas por distintas guildas de polinizadores ao longo da sua área de distribuição. Isto possibilita que diferentes populações estejam sujeitas a regimes distintos de seleção. Dependendo do fluxo genético entre tais populações, pode-se originar um mosaico geográfico no qual a forma e a intensidade da seleção sobre os caracteres florais variam entre as distintas populações (Thompson 2005, Anderson & Johnson 2008, Pauw *et al.* 2009). Similarmente, os padrões de seleção podem apresentar variações espacotemporais, já que muitos grupos de polinizadores estão suscetíveis a flutuações em suas abundâncias, devido às mudanças nas condições climáticas, ou mesmo na disponibilidade de recursos no ambiente. Assim, os caracteres florais que são observados no presente poderiam ser resultantes de eventos de seleção pontuados no tempo e no espaço (Moré *et al.* 2012).

Antecedentes históricos

Darwin dedicou grande parte de seu trabalho a estudos sobre biologia da polinização (Capítulo 1) (Darwin 1859, 1862, 1877) e demonstrou que as flores apresentam caracteres que limitam o tipo de polinizador capaz de fertilizar a planta. Este é o caso do ajuste entre o comprimento das flores do trevo (*Trifolium* spp.) e o aparelho bucal das abelhas que as visitam (Darwin 1859). Entretanto um dos exemplos mais surpreendentes é o caso da orquídea malgaxe *Angraecum sesquipedale* Thouars, que possui esporões com até 29 cm de comprimento, nos quais o néctar se acumula apenas em sua extremidade. Ao tomar conhecimento das flores desta orquídea, Darwin (1862) supôs que a fertilização desta planta dependeria do comprimento do esporão em conjunto com o néctar acumulado apenas em sua extremidade. Darwin então sugeriu que deveria existir em Madagascar uma mariposa cuja extensão da probóscide alcançaria entre 25 e 28 cm, o que lhe permitiria acesso ao néctar. Por tal predição, Darwin teria sido ridicularizado por alguns entomologistas na época. Entretanto, em 1873, Fritz Müller capturou, na cidade de Itajaí (Santa Catarina), uma espécie de mariposa, então desconhecida, que possuía uma probóscide de 25 cm, da qual removeu a probóscide e a enviou ao seu irmão Hermann Müller, que, por sua vez, publicou o achado (Müller 1873). Esta espécie de mariposa, que provavelmente se tratava de *Amphimoea walkeri* Boisduval 1875 (Lepidoptera, Sphingidae), comprovou que, de fato, existiam mariposas com probóscides extremamente longas, todavia não em Madagascar. Contudo, em 1903, quarenta e um anos após a predição de Darwin, uma mariposa proveniente de Madagascar e com uma probóscide igualmente longa foi descrita por Rothschild & Jordan (1903) e historicamente batizada como *Xanthopan*

morganii praedicta. Todavia apenas recentemente, no ano de 1992, é que Lutz T. Wasserthal capturou um indivíduo desta espécie transportando uma polinária de *A. sesquipedale* aderida a sua probóscide, demonstrando que a polinização da orquídea efetivamente ocorre na natureza pela mariposa de Darwin (Arditti *et al.* 2012).

Apesar deste início promissor, o interesse pela seleção natural como mecanismo de mudança evolutiva foi retomado apenas a partir das décadas de 1930 e 1940, após o período conhecido como “Síntese Evolutiva”. Neste período houve a reconciliação da teoria de seleção natural proposta por Darwin com as descobertas na genética, graças principalmente aos trabalhos de R. A. Fisher, S. Wright & J. B. S. Haldane. Em 1950 o botânico norte-americano Ledyard Stebbins aplicou estes conceitos à evolução de plantas em sua influente obra *Variation and Evolution in Plants*. A partir da síntese evolutiva ocorreu um ressurgimento do interesse pelos estudos sobre a biologia da polinização (Grant 1949, Vogel *et al.* 1954, van der Pijl 1961, Grant & Grant 1965, Faegri & van der Pijl 1966, van der Pijl & Dobson 1966, Stebbins 1970, Grant 1971). A ideia subjacente a estes estudos consistia no conceito de que as características florais seriam moldadas pelos polinizadores mais frequentes e efetivos em uma determinada região geográfica (“princípio do polinizador mais efetivo”) (*sensu* Stebbins 1970). Tal princípio pondera que grupos de plantas não relacionadas teriam evoluído de modo convergente de diversas síndromes florais, ou seja, conjuntos de caracteres florais (i.e., cor, forma, tamanho, período da antese, tipo e quantidade da recompensa, composição química do perfume etc.) evoluíram associados à atração e à utilização por um grupo específico de polinizadores (Faegri & van der Pijl 1979, Fenster *et al.* 2004, Willmer 2011). Desta forma, grupos de polinizadores com diferentes

preferências e requerimentos energéticos (*e.g.*, beija-flores, abelhas, esfingídeos, borboletas, morcegos etc.) seriam os principais agentes de seleção responsáveis pela evolução conjunta destes caracteres florais. Contudo muitas espécies de plantas são polinizadas por mais de um grupo de polinizadores, não sendo possível, portanto, definir claramente uma síndrome de polinização específica (Waser *et al.* 1996). Por outro lado, a presença de caracteres típicos de uma síndrome não é suficiente para predizer o tipo efetivo de polinizador, por isto é necessário não apenas confirmar a identidade do polinizador mediante observações diretas no campo, mas quantificar sua contribuição relativa para o sucesso reprodutivo da planta (Muchhala *et al.* 2009, Maruyama *et al.* 2010, Amorim *et al.* 2013).

A maioria dos trabalhos publicados até o final da década de 1970 baseava-se no “programa adaptacionista”, o qual assumia a quase onipotência da seleção natural como fator moldador da morfologia e do comportamento dos seres vivos. Isto ocorria de forma tal, que qualquer característica, independentemente da possibilidade de designá-la ou não uma função, era considerada uma possível forma de adaptação. O “programa adaptacionista” foi então duramente criticado por Gould & Lewontin (1979), os quais enfatizaram em seu clássico trabalho a necessidade de analisar a evolução dos organismos como uma unidade integrada, além de considerar a importância de outros fatores como a deriva genética, as restrições do desenvolvimento, assim como a história evolutiva. Em parte, como consequência destas críticas, em 1983 a dupla de pesquisadores norte-americanos Russell Lande e Stevan J. Arnold viram a necessidade de propor um método que fundamentasse as evidências quantitativas da ação da seleção natural e que, particularmente, levasse em consideração a existência de associações entre caracteres, em vez de

considerar a seleção uma força que apenas aprimora determinados caracteres isoladamente.

Alguns estudos analisaram rigorosamente a relação entre a aptidão (*fitness*) das plantas e os caracteres fenotípicos, levando em consideração as preferências dos polinizadores sobre tais caracteres (Miller 1981, Waser & Price 1981, 1983, Nilsson 1988). Entretanto, apenas a partir do estabelecimento das técnicas quantitativas (Lande & Arnold 1983), a estimativa da seleção sobre os caracteres florais foi definitivamente incorporada aos estudos de biologia da polinização (para uma ampla revisão, veja Harder & Johnson 2009). Estas técnicas constituem uma excelente base para inferir quais caracteres florais poderiam estar sob o efeito da seleção natural mediada por polinizadores, especialmente quando utilizadas em conjunto com estudos detalhados da biologia da polinização e experimentos nos quais o fenótipo floral é manipulado para identificar os agentes causais da seleção (Nilsson 1988).

Métodos para estimar a seleção fenotípica

Para que a seleção natural possa operar é necessário: 1) que exista variação fenotípica em determinado caractere; 2) que haja uma relação consistente entre a variação fenotípica no caractere e a variação do êxito reprodutivo do organismo (*fitness*); e 3) que uma proporção significativa da variação fenotípica seja herdável, ou seja, tenha origem genética (Conner & Hartl 2004). Neste capítulo nós descreveremos como detectar a seleção sobre os fenótipos, ou seja, os itens 1 e 2 citados. Os métodos desenvolvidos para estimar a herdabilidade vão além do escopo do capítulo e têm sido tratados detalhadamente por Falconer & MacKay (1996).

Price (1970) demonstrou que a seleção direcional sobre um caractere pode ser estimada como: $s = \text{cov}(w, z)$, onde s é o *diferencial de seleção linear*, o qual equivale à covariância do êxito reprodutivo relativo do organismo (w = êxito reprodutivo do indivíduo/êxito reprodutivo médio da população), e o caractere (z). Esta demonstração teve uma grande importância prática, já que permitiu estimar a seleção sobre um caractere sem a necessidade de medir a mudança no seu valor médio entre os indivíduos parentais e sua descendência. Contudo a presença de correlações entre os caracteres de um organismo representa o maior desafio para estimar a seleção fenotípica, já que a seleção natural sobre determinado caractere não tem consequências apenas na distribuição deste caractere dentro da população, mas também possui efeitos indiretos sobre outros caracteres que se encontrem correlacionados. Os diferenciais de seleção, portanto, estimam a seleção total sem separar os efeitos diretos e indiretos, então não se pode saber qual caractere encontra-se sob o efeito da seleção.

Posteriormente, Lande & Arnold (1983) desenvolveram um método matemático que fornece evidências quantitativas da ação da seleção levando em consideração a existência de associações entre caracteres, método este que, combinado com aproximações da genética quantitativa, permite prever a mudança evolutiva (Lande & Arnold 1983; Arnold & Wade 1984). Estes autores utilizaram técnicas bem conhecidas de regressões múltiplas para esse fim e conseguiram estabelecer um método padronizado, que permite quantificar o tipo e a intensidade da seleção direta que atua sobre um grupo de caracteres, conforme a seguinte equação:

$$w = \alpha + \sum (\beta_i z_i) + \frac{1}{2} \sum (\gamma_{ij} z_i^2) + \sum \sum (\gamma_{ij} z_i z_j) + \varepsilon$$

Onde w é o êxito reprodutivo relativo, z é o valor padronizado do caractere e os coeficientes de regressão parciais obtidos (β e γ) são conhecidos como *gradientes de seleção*. A diferença entre os diferenciais de seleção estima unicamente o efeito direto da seleção sobre um caractere com independência dos efeitos indiretos atribuídos aos outros caracteres incluídos no modelo. Os gradientes de seleção linear (β_j) estimam as mudanças na média do fenótipo e descrevem uma *função de êxito reprodutivo* linear, que pode ser positiva ou negativa, dependendo do aumento ou diminuição do valor do êxito reprodutivo, respectivamente, à medida que aumenta o valor do caractere fenotípico (Figs. 16.1 A,B). Os gradientes de seleção não linear (γ_{ii}), por sua vez, descrevem a curvatura em função do êxito reprodutivo e estimam mudanças na variância fenotípica. Se o êxito reprodutivo é maior nos valores extremos do fenótipo e menor nos valores intermediários, o valor do gradiente de seleção não linear (γ_{ii}) será positivo, caracterizando seleção do tipo disruptiva (Fig. 16.1 C). No caso oposto, quando o êxito reprodutivo é maior em valores intermediários do fenótipo e menor nos valores extremos, o valor do gradiente de seleção não linear (γ_{ii}) será negativo, caracterizando seleção do tipo estabilizadora (Fig. 16.1 D). A interpretação destes gradientes, por sua vez, requer que a forma da relação entre o caractere estudado e o *êxito reprodutivo* seja visualizada, já que os padrões de seleção podem estar combinados (Fig. 16.1 E). Adicionalmente, em determinados casos, os gradientes quadráticos podem indicar a presença de curvatura significativa, porém sem que exista um máximo ou mínimo interno na função do êxito reprodutivo (Fig. 16.1 F). Finalmente, os gradientes de seleção correlacionais (γ_{ij}) representam casos nos quais determinadas combinações de caracteres têm valores de êxito reprodutivo maiores do que outras combinações e, desta forma, estimam mudanças na covariância dos caracteres (Fig. 16.2).

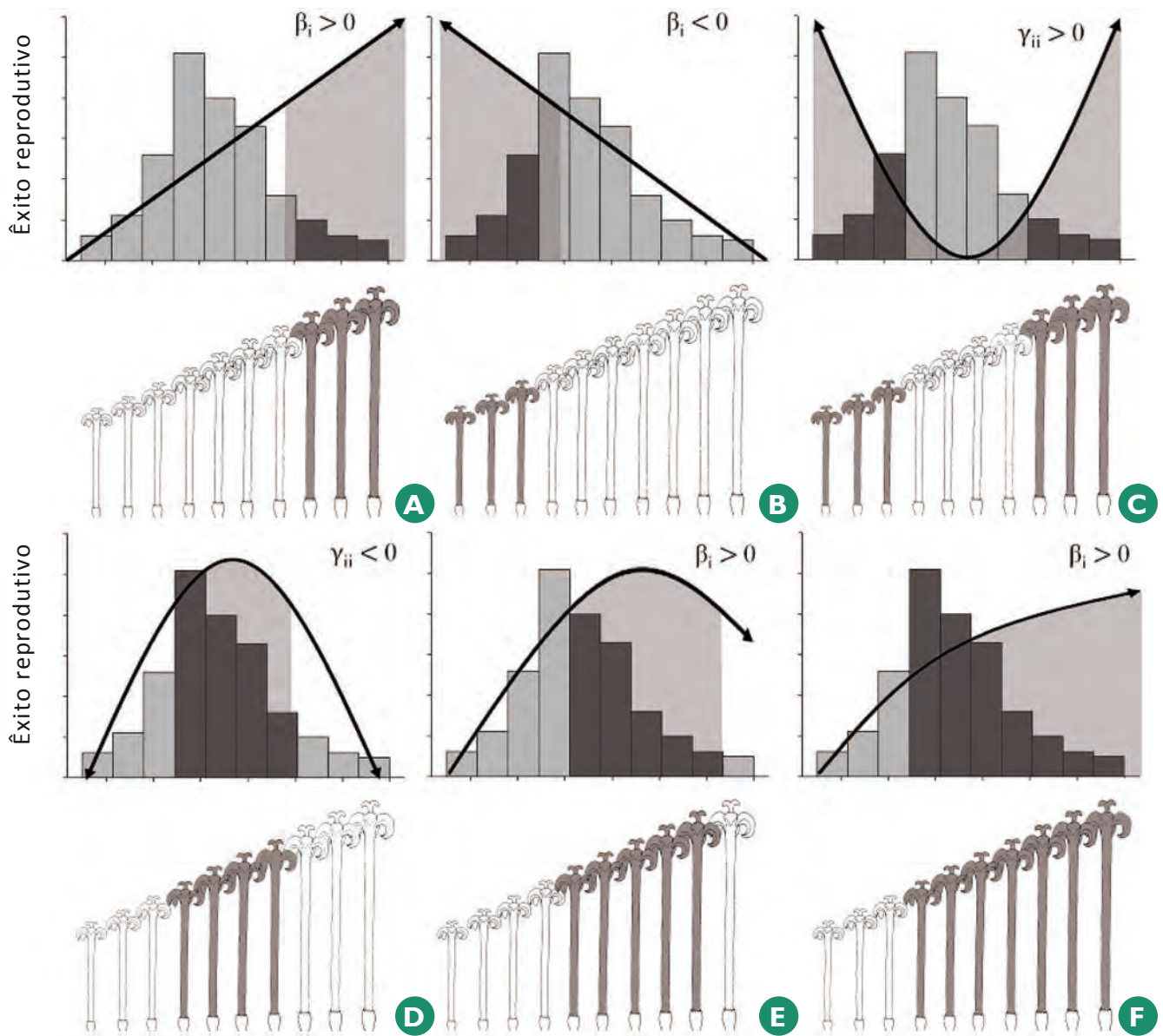


Figura 16.1 Formas de seleção sobre o comprimento do tubo floral. As flores abaixo dos histogramas ilustram comprimento do tubo da corola em cada intervalo de classe. As barras e flores marcadas em cinza representam as mudanças possíveis na média do fenótipo floral descritas pelos gradientes de seleção (β e γ). (A) Seleção direcional positiva, na qual o maior *fitness* é observado em plantas com tubos florais mais longos, ou seja, função de *fitness* linear (β_i) positiva. (B) Seleção direcional negativa, na qual o maior *fitness* é observado em indivíduos com tubos florais mais curtos, o que reflete uma função de *fitness* linear (β_i) negativa. (C) Seleção disruptiva, na qual fenótipos florais extremos são selecionados em detrimento dos fenótipos florais intermediários, caracterizando uma função de *fitness* não linear (γ_{ii}) positiva. (D) Seleção do tipo estabilizadora, na qual o *fitness* de plantas com tubos florais intermediários é maior do que nos extremos, descrevendo uma função de *fitness* não linear (γ_{ii}) negativa. Os dois exemplos seguintes (E e F) são peculiares, pois o modelo de Lande & Arnold (1983) detecta valores significativos de β e γ , porém (E) representa uma combinação de seleção linear direcional positiva e seleção estabilizadora, na qual o fenótipo ótimo não é observado nem em plantas com tubos florais intermediários (média da população), tampouco em plantas com tubos mais longos (fenótipo floral extremo); ao passo que em (F) a seleção é apenas direcional, já que o fenótipo selecionado é um dos extremos.

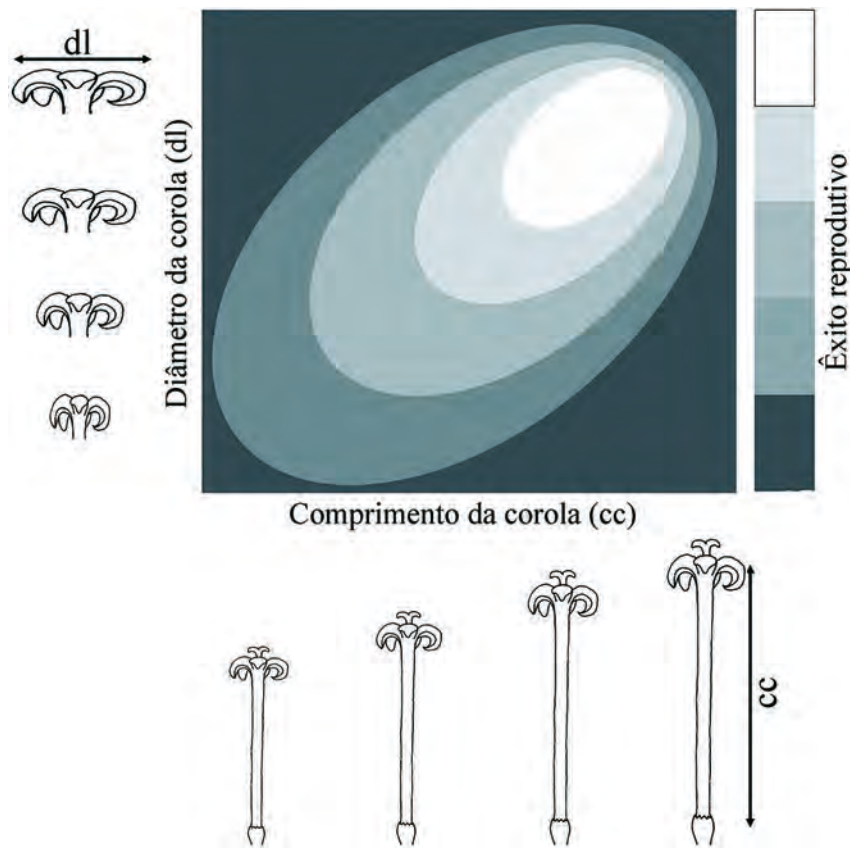


Figura 16.2 Superfície de seleção apresentando o êxito reprodutivo em função da combinação de dois caracteres florais: diâmetro e comprimento da corola. As cores mais claras indicam regiões de maior êxito reprodutivo.

Métodos complementares para estimar a seleção fenotípica

O método proposto por Lande & Arnold (1983) tem enfrentado objeções tanto metodológicas (devido às limitações estatísticas inerentes à regressão múltipla) quanto conceituais (provenientes de sua natureza correlativa, que impede determinar as causas da seleção sobre determinado caractere a menos que se realizem estudos experimentais). Contudo, até o presente, este é o método padrão para quantificar a seleção fenotípica e é utilizado amplamente por sua relativa simplicidade, o que permite estimar parâmetros úteis em estudos comparativos, porém este método geralmente necessita ser complementando com métodos alternativos.

Apenas quatro anos após da publicação do trabalho de Lande & Arnold (1983), Mitchell-Olds & Shaw (1987) resumiram os pressupostos estatísticos da análise de regressão múltipla aplicada aos estudos de seleção natural e mostraram que estes pressupostos são habitualmente violados. Posteriormente, Schluter (1988) destacou que a relação entre o fenótipo e o êxito reprodutivo (função ou superfície do êxito reprodutivo) não é necessariamente linear quadrática, de modo que o modelo de Lande & Arnold representa apenas uma simplificação. A seguir enunciaremos essas limitações estatísticas, assim como os métodos complementares utilizados para superá-las. Posteriormente abordaremos algumas alternativas para testar hipóteses adaptativas que permitam extrair conclusões sobre as causas da seleção.

1. As provas de significância nos modelos de regressão assumem uma distribuição normal e homogênea dos erros. Desta forma, é muito provável que estudos que utilizem medidas discretas de êxito reprodutivo (*e.g.*, sobrevivência), contagens (número de sementes, frutos, plântulas, polinárias ou grãos de pólen) ou proporções (percentual de frutificação) sofram de tais limitações, uma vez que nessas medidas não se pode estimar adequadamente a significância dos gradientes de seleção de acordo com os métodos tradicionais. Para esses casos, várias soluções possíveis têm sido propostas, como, por exemplo, a utilização de modelos lineares generalizados para estimar a significância dos gradientes de seleção. Entretanto, o valor do gradiente deve ser estimado por meio do modelo tradicional (Brodie & Janzen 1994). No caso particular de medidas binárias de êxito reprodutivo, como a sobrevivência (sim/não), é possível utilizar-se do método de regressão logística e obter o valor dos gradientes de seleção a partir da transformação dos gradientes logísticos (Janzen & Stern 1998). Os métodos de reamostragem, em especial *bootstrap*, também têm sido comumente utilizados nas análises de seleção (Gross *et al.* 1998; Maad & Alexandersson 2004; Benitez-Vieyra *et al.* 2012), uma vez que não assumem uma distribuição em particular dos dados.
2. A presença de elevado grau de colinearidade entre as variáveis fenotípicas estudadas, isto é, quando tais variáveis encontram-se fortemente associadas, impede que o valor dos gradientes de seleção e sua significância sejam estimados adequadamente. Neste caso, a única solução é remover variáveis do modelo ou reduzir seu número aplicando algum método multivariado, como análise de componentes principais (PCA) (conforme sugerido por Lande & Arnold 1983), ou, então, utilizando-se quadrados parciais mínimos (*partial least squares*) (Gómez *et al.* 2006).
3. O modelo quadrático de Lande & Arnold é pouco adequado para descrever superfícies de êxito reprodutivo complexas. Modelos univariados podem falhar detectando seleção não linear significativa quando não há seleção disruptiva ou estabilizadora (Fig. 16.1 F), ou mesmo na completa ausência de qualquer tipo de seleção não linear (Schluter 1988). Para visualizar a relação entre o *êxito reprodutivo* e um caractere fenotípico sem realizar suposições *a priori* sobre a forma desta relação, Schluter (1988) sugeriu o uso da técnica de *splines* cúbica (*cubic splines*), que consiste em um método de regressão não paramétrica que desde então tem sido amplamente utilizado como complementar para visualizar a forma e a função do *fitness* (Benitez-Vieyra *et al.* 2006; Benitez-Vieyra *et al.* 2009; Moré *et al.* 2012). Recentemente, Morrissey & Sakrejda (no prelo) propuseram um método que permite extrair os gradientes de seleção a partir de funções não paramétricas, como os *cubic splines*. Em modelos multivariados, diferentes alternativas têm sido propostas para visualizar as superfícies de *êxito reprodutivo* que envolvem dois ou mais caracteres fenotípicos: *projection pursuit regression* (Schluter & Nychka 1994), *thin-plate splines* (Blows *et al.* 2003) e rotação canônica (Reynolds *et al.* 2010).
4. O modelo de Lande & Arnold (1983) é principalmente descritivo, uma vez que não oferece a informação sobre as causas das diferenças no *êxito reprodutivo* entre indivíduos

(Mitchel-Olds & Shaw 1987; Pigliucci & Kaplan 2006). Fatores não mensurados poderiam afetar o *êxito reprodutivo* como os caracteres das plantas (*e.g.*, diferenças entre os recursos disponíveis), ocasionando uma covariação entre esses caracteres e o êxito reprodutivo que poderia ser interpretada erroneamente como uma evidência de seleção. Para evitar tais problemas podem ser realizados experimentos, do quais seja removido o agente de seleção (Sletvold & Ågren 2010; Sletvold *et al.* 2012), ou podem-se construir hipóteses adaptativas alternativas utilizando-se técnicas como a análise de rotas (*path analysis*) (Crespi & Bookstein 1989; Conner 1996) para que se possa determinar qual dessas hipóteses é mais corroborada pelos dados.

Estudos sobre seleção fenotípica mediada por polinizadores

Para obter um panorama dos estudos sobre seleção mediada por polinizadores realizados no mundo desde a publicação do artigo de Lande & Arnold (1983) foi realizada uma pesquisa na *Web of Science* utilizando-se como critérios de busca a seguinte combinação de palavras-chave: *phenotypic selection* e *pollination* ou *pollinator-mediated selection* no período compreendido de 1983 até 1º de janeiro de 2013. Obtivemos duzentos e cinquenta e sete resultados, dos quais cento e vinte e cinco haviam estudado a seleção mediada por polinizadores sobre caracteres florais ou fenológicos (Tab. 16.1, Apêndice 1). Esta revisão bibliográfica foi utilizada para examinar quais caracteres florais têm sido objeto destes estudos. Os caracteres florais foram classificados em dois grandes grupos: caracteres de ajuste morfológico e de atração (Tab. 16.1). Os primeiros estão relacionados ao ajuste

morfológico entre a flor e o polinizador e, desta forma, determinam majoritariamente a efetividade na remoção e deposição do pólen. Já o segundo grupo está relacionado com a atração dos polinizadores e afetam diretamente seu comportamento. Do total dos cento e vinte e cinco trabalhos, nove focaram-se exclusivamente no estudo da seleção sobre a fenologia floral, logo não foram incluídos nas categorias anteriores. Dos demais estudos, sessenta e oito abordaram o efeito da seleção mediada por polinizadores sobre caracteres de ajuste morfológico e noventa e dois, sobre caracteres de atração dos polinizadores. Além disso, quarenta e sete estudos fizeram perguntas sobre a seleção tanto de caracteres de ajuste quanto de atração (Tab. 16.1). Apesar de os estudos sobre seleção de caracteres atrativos serem maioria, vale a pena mencionar que grande parte deles se concentra no número e no tamanho das flores, sendo que poucos investigaram caracteres com uma relação mais estreita com as capacidades sensoriais dos polinizadores, como forma (nove estudos), cor (dez estudos, em sua maioria qualitativos) e quantidade ou qualidade da recompensa (cinco estudos) ou das fragrâncias florais (apenas três estudos recentes).

Os primeiros estudos sobre seleção fenotípica em caracteres florais apareceram em 1989, seis anos após a proposição do modelo de Lande & Arnold. A partir de então, o número de trabalhos publicados por ano sobre o assunto tem aumentado, com um pico de vinte e dois estudos publicados no ano de 2010. A maioria desses estudos foi realizada em regiões temperadas do hemisfério Norte, sendo: América do Norte (43%) e Europa (34%), seguidas pela América Latina (13%). África, Ásia e Oceania reúnem, no total, os 10% restantes. Na América Latina, em particular, seis estudos foram realizados na Argentina, cinco no México, quatro no Chile e apenas um estudo no Brasil e um em Porto Rico. Vale mencionar que, com

Tabela 16.1 Panorama dos estudos sobre seleção fenotípica mediada por polinizadores realizados no mundo do ano de 1983 a janeiro de 2013 e tipos de caracteres sob o efeito da seleção natural analisados em cada estudo. Os números indicados na coluna “Referência” correspondem aos números dos artigos listados no Apêndice 1

Caractere	Exemplos	Referência
Ajuste		
Comprimento da flor (n = 47)	Comprimento tubo da corola	2, 3, 13, 15, 18, 19, 22, 23, 24, 26, 30, 31, 32, 33, 37, 38, 43, 47, 48, 49, 54, 55, 58, 59, 60, 66, 67, 69, 75, 77, 78, 79, 80, 82, 86, 91, 92, 103, 104, 105, 109, 111, 112, 113, 114, 115, 125
	Comprimento do esporão	
Largura operativa (n = 25)	Largura da corola	22, 23, 24, 26, 27, 28, 30, 31, 32, 33, 34, 48, 49, 54, 58, 60, 66, 69, 77, 82, 99, 103, 111, 121, 124
	Largura da coroa	
	Largura do tubo	
	Largura da fenda estigmática (Asclepiadoideae)	
Distância operativa (separação entre antera/estigma e o recurso) (n = 25)	Distância mín. entre o estigma e a glândula de resina	8, 12, 18, 20, 22, 23, 29, 33, 34, 39, 40, 41, 42, 54, 55 68, 71, 75, 82, 90, 92, 96, 102, 103, 106
	Distância entre o nectário e as anteras	
	Distância mín. entre o estigma e o nectário	
	Altura do estame	
	Altura do estigma	
	Exerção da antera	
	Exerção do estigma	
	Comprimento do “chifre” do polinário (Asclepiadoideae)	
Hercogamia (n = 8)W	Distância entre anteras e estigma	37, 48, 49, 75, 77, 83, 96, 100
Outros (n = 2)	Integração floral	96
	Adesão do pólen	44

Tabela 16.1 Continuação

Atração		
Altura ($n = 33$)	Flor	1, 2, 3, 4, 5, 6, 11, 12, 43, 58,
	Inflorescência	59, 60, 66, 69, 71, 72, 76, 79,
	Planta	80, 82, 89, 93, 95, 97, 98, 99,
	Haste	103, 112, 115, 119, 120, 121,
	Ramo principal	122
Tamanho do <i>display</i> floral ($n = 63$)	Número de flores por inflorescência	1, 4, 5, 6, 7, 12, 13, 15, 16, 19, 21, 30, 31, 32, 33, 39, 40, 41, 42, 43, 46, 50, 53, 54, 57, 58,
	Número de ramos floríferos	59, 60, 61, 62, 63, 65, 66, 68,
	Número de inflorescências por planta	71, 73, 75, 76, 78, 79, 80, 82,
	Número de flores por planta	86, 87, 89, 96, 93, 94, 97, 98,
	Número médio de flores	99, 101, 104, 106, 108, 110,
	Densidade floral	112, 113, 114, 115, 118, 119, 121
Fragrância floral ($n = 3$)	Tamanho do osmóforo	
	Emissão total de odores por inflorescência	15, 99, 110
	Componentes principais dos com- postos da fragrância	
Forma da flor ($n = 9$)	Morfometria geométrica (<i>relativewarps</i>)	14, 59, 61, 62, 65, 75, 81, 89, 90
	Assimetria flutuante	
Cor da flor ($n = 10$)	Qualitativo	
	Chroma-hue-bright	25, 26, 35, 51, 52, 57, 75, 98, 99, 120
	Visão subjetiva da abelha (hexágono de Chittka)	
Recurso floral ($n = 5$)	Quantidade de resina visível	
	Quantidade de néctar	
	Quantidade de açúcares	9, 16, 77, 82, 90
	Tamanho do elaióforo	
Posição da flor ($n = 2$)	Ângulo da apresentação da flor	
	Comprimento do pedicelo	36, 68

Tabela 16.1 Continuação

Tamanho da flor (<i>n</i> = 70)	Área/comprimento/largura da corola	5, 6, 7, 8, 9, 10, 12, 14, 15, 16, 19, 20, 21, 25, 33, 34, 36, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 45, 51, 53, 54, 55, 57, 58, 59, 60, 62, 63, 64, 65, 67, 68, 70, 75, 81, 82, 83, 84, 85, 87, 89, 90, 91, 92, 95, 96, 97, 98, 99, 103, 104, 105, 106, 107, 108, 109, 111, 112, 115, 119, 120, 121, 124, 125
	Área/comprimento/largura da pétala	
	Área/comprimento/largura da tépala	
	Área/comprimento/largura do raio	
	Área/comprimento/largura do labelo	
	Comprimento/largura da sépala	
	Comprimento/largura da bráctea	
	Comprimento da quilha (Fabaceae)	
	Comprimento das asas (Fabaceae)	
	PCs (incluindo diversos caracteres florais)	
	Massa floral	
Outros (<i>n</i> = 1)	“Honestidade” floral	16

exceção dos Estados Unidos (com quarenta e oito trabalhos), poucos estudos sobre seleção fenotípica mediada por polinizadores têm sido realizados em países megadiversos.

Os estudos foram realizados em espécies pertencentes a quatro ordens de monocotiledôneas e dezesseis ordens de eudicotiledôneas. As famílias com maior número de estudos foram Brassicaceae, Orchidaceae e Polemoniaceae. A maioria dos estudos (78%) apontou que as espécies de plantas estudadas dependiam da visita dos polinizadores para sua reprodução (*e.g.*, separação espacial ou temporal entre anteras e estigmas, impedindo a autopolinização ou mesmo autocompatibilidade genética). Em relação ao sistema de polinização, quarenta e uma das cento e vinte e nove espécies estudadas apresentaram sistema generalista (polinizadas por dois ou mais grupos de polinizadores) e oitenta e oito foram especialistas. Entre estas destacam-se as espécies polinizadas por

himenópteros (cinquenta estudos), seguidos por beija-flores (dezesseis estudos), lepidópteros (um estudo com *Lepidoptera* diurno e dezoito com noturnos) e dípteros (cinco estudos). Vale mencionar que, entre as espécies polinizadas por himenópteros, apenas seis trabalhos estudaram espécies polinizadas por abelhas que utilizam outros recursos florais distintos do néctar (óleo, resinas ou pólen) e um que estudou a polinização por engano sexual.

“Equilíbrios e desequilíbrios armamentistas”: seleção fenotípica em espécies de *Habenaria*

O gênero *Habenaria* (Orchidaceae) possui flores dotadas de esporões nectaríferos formados por um prolongamento do labelo, os quais podem alcançar até 20 cm de comprimento (Batista *et al.* 2006). O Brasil é o centro de diversidade do grupo e abriga cerca de cento

e setenta espécies (Batista *et al.* 2006; 2013). Espécies de *Habenaria* com esporões extremamente longos dependem de um mecanismo de polinização muito preciso, no qual ocorre um ajuste mecânico entre a flor e as cabeças dos polinizadores: mariposas da família Sphingidae com aparelhos bucais muito longos (Singer & Cocucci 1997; Moré *et al.* 2012; Pedron *et al.* 2012). Este ajuste flor-polinizador permite que haja a adesão das polinárias a distintas regiões da cabeça da mariposa (a região específica depende da espécie de orquídea) e o subsequente transporte do pólen aos estigmas de flores coespecíficas (Singer & Cocucci 1997; Moré *et al.* 2012; Pedron *et al.* 2012). Logo, para que a polinização seja efetiva, o aparelho bucal dos polinizadores deve ter um comprimento igual ou menor ao dos esporões das orquídeas. Aparelhos bucais mais longos permitem maior acesso ao néctar contido nos tubos florais (veja Pauw *et al.* 2009), logo, caso o aparelho bucal da mariposa seja mais longo que o esporão, o visitante floral acessará o néctar sem remover as polinárias e/ou tocar os estigmas, não havendo, portanto, a polinização (Whitall & Hodges 2007). Tal cenário gera pressões mútuas para

o aumento das estruturas morfológicas envolvidas na interação (esporões e probóscides) tal qual em uma “corrida armamentista”.

Como a reprodução sexuada nesse grupo de orquídeas é dependente da atividade de polinizadores, possivelmente polinizadores atuam como agentes seletivos da morfologia floral em espécies de *Habenaria* com sistema de polinização altamente especializado. Para testar tal hipótese, Moré *et al.* (2012) avaliaram a ocorrência de seleção mediada por polinizadores em três espécies sul-americanas de *Habenaria* esfingófilas: *Habenaria gourlieana* Gillies ex Lindl., em uma área de vegetação Graminosa Montana na Argentina Central, *H. johannensis* Barb. Rodr. e *H. paulistana* J.N.Bat & Bianch., em uma área de Floresta Ombrófila Montana na Mata Atlântica do sudeste do Brasil (Fig. 16.3).

Para entender se os esfingídeos atuam como agentes seletivos da morfologia floral foi analisado o equilíbrio entre as morfologias de probóscides e dos esporões em cada população de *Habenaria* estudada. Conjuntamente, foram aplicadas as técnicas de



Figura 16.3 Morfologia floral de espécies de *Habenaria* com esporões extremamente longos. (A) *Habenaria gourlieana*. (B) *Habenaria johannensis*. (C) *Habenaria paulistana*. O comprimento do tubo floral nessas espécies varia de 9 a 17 cm. Modificado de Moré *et al.*, 2012.

Lande & Arnold (1983) para estimar a intensidade e o padrão de seleção fenotípica atuando sobre dois caracteres sob o possível efeito da seleção natural: 1) comprimento dos esporões (caractere de ajuste); e 2) número total de flores por planta (caractere de atração). Para tal, a fauna de Sphingidae foi amostrada em ambas as áreas durante a floração de cada espécie, de forma a determinar os possíveis polinizadores. Também foram quantificados dois componentes do *êxito reprodutivo* das três espécies estudadas: o êxito reprodutivo da função masculina da flor (número de polinárias exportadas) e o êxito reprodutivo da função feminina (número de frutos formados). O estudo observou um “equilíbrio armamentista” apenas na população de *H. gourlieana* (da Argentina), na qual o comprimento médio do esporão na espécie e das probóscides dos polinizadores observados apresentou uma correspondência morfológica. Nesta espécie os polinizadores tinham acesso ao néctar em flores da maioria dos indivíduos dentro da população (Fig. 16.4 A). Já em *H. johannensis* e *H. paulistana* (populações brasileiras), o comprimento médio das probóscides dos visitantes florais não foi suficientemente longo para alcançar o néctar nas flores da maioria dos indivíduos de ambas as populações (Figs. 16.4 B,C), o que revela um “desequilíbrio armamentista” entre flores e polinizadores. Por sua vez, a ocorrência de equilíbrio e desequilíbrio entre os caracteres envolvidos na interação planta-polinizador acarreta efeitos diretos sobre o padrão de seleção fenotípica encontrado para cada uma das espécies de *Habenaria*. A seleção direcional positiva sobre o comprimento do esporão foi observada apenas na população de *H. gourlieana* através da função masculina da flor (Fig. 16.5 A, Tab. 16.2). Isto quer dizer que flores com esporões mais longos exportaram mais polinárias do que aquelas com tubos florais mais curtos. Em *H. gourlieana* também foi constatada seleção direcional

positiva sobre o número total de flores produzidas por planta através das funções tanto masculina quanto feminina (Figs. 16.5 B,C; Tab. 16.2). Para as populações brasileiras, em *H. johannensis* foi observada apenas seleção disruptiva sobre o comprimento do esporão através da função masculina da flor (Fig. 16.5 D, Tab. 16.2). Já em *H. paulistana*, população que apresentou maior desequilíbrio armamentista (Fig. 16.4 C), não foi encontrado um padrão de seleção sobre o comprimento do esporão, mas apenas sobre o número total de flores por planta através de ambas as funções sexuais da flor (Figs. 16.5 E,F; Tab. 16.2).

Os resultados encontrados nesse estudo com orquídeas esfingófilas altamente especializadas são consistentes com o ajustamento morfológico entre a flor e o polinizador, como esperado desde as clássicas observações de Darwin (1862). A ocorrência de desequilíbrios morfológicos entre probóscides e esporões de certa forma explica a ausência de seleção sobre o comprimento do esporão. Entretanto resta saber como estas flores evoluíram esporões tão longos, especialmente na ausência de mariposas com probóscides mais longas. De forma geral, devido às restrições do desenvolvimento e às diferenças fisiológicas intrínsecas, plantas tendem a possuir caracteres morfológicos mais exagerados que os polinizadores (Anderson *et al.* 2010). Adicionalmente, a ausência de esfingídeos com probóscides extremamente longas (os quais podem atuar como agentes de seleção) pode ser atribuída às flutuações espacotemporais na fauna de Sphingidae (Janzen 1986; Amorim *et al.* 2009). Logo, a seleção sobre o comprimento dos esporões pode ter operado em períodos nos quais esfingídeos com probóscides mais longas eram mais abundantes na área, o que sugere que o comprimento atual dos esporões deve ser resultado de eventos pontuados de seleção através do tempo. Desta forma, o estudo

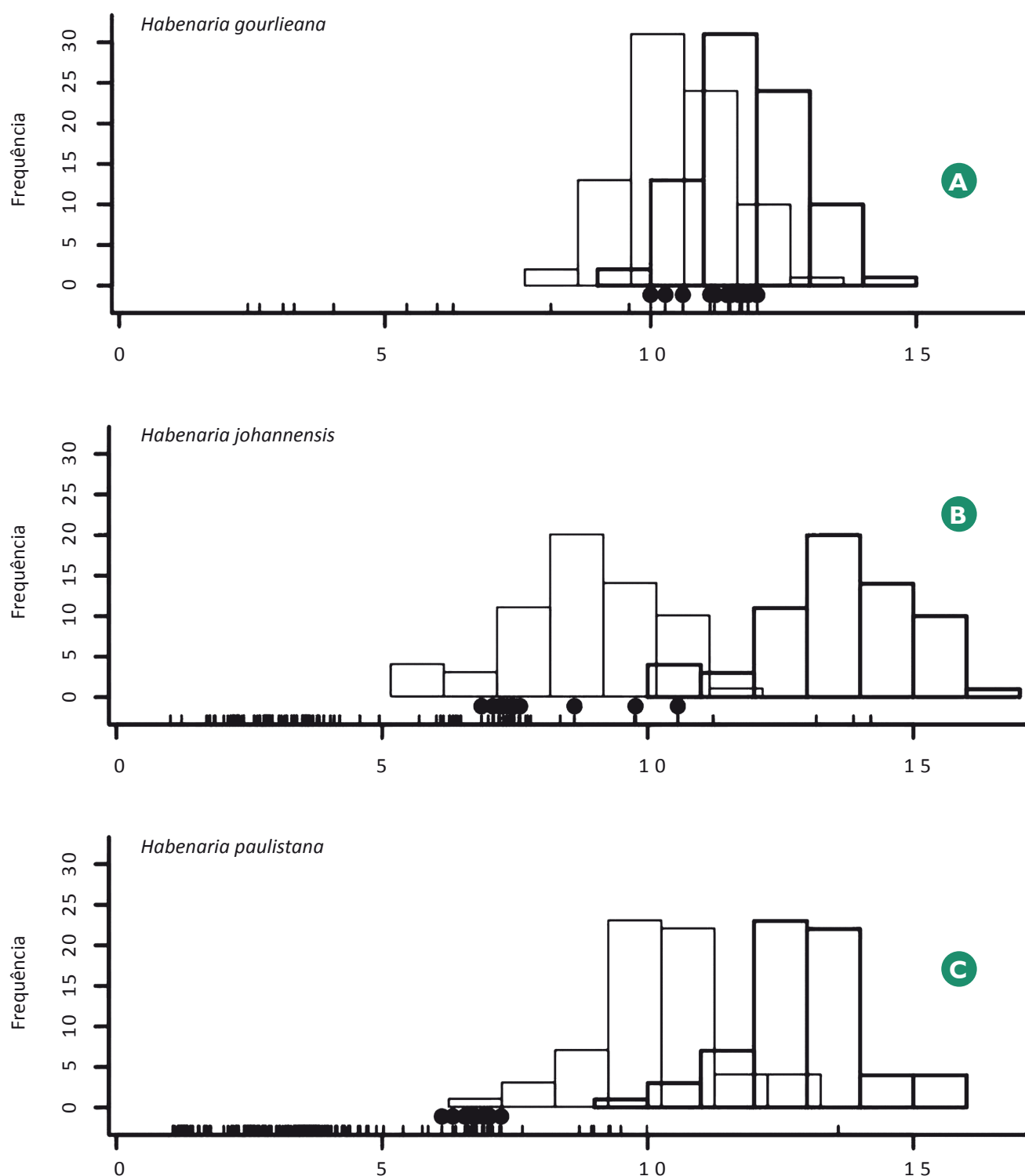


Figura 16.4 Equilíbrio e desequilíbrios entre as morfologias das flores (comprimento do tubo floral) e de seus polinizadores (comprimento da probóscide). As barras negras representam a distribuição do comprimento do esporão nas três espécies de *Habenaria* e as barras cinzas, os histogramas corrigidos de acordo com a altura média da coluna de néctar acumulada dentro do esporão de cada espécie. As linhas verticais no eixo *x* mostram o comprimento das probóscides de todas as esfingídeos capturados durante o período de floração das orquídeas; já os círculos representam aquelas espécies de esfingídeos vistas visitando as flores (círculos fechados), ou capturadas carregando polinárias aderidas aos olhos (círculos abertos). Modificado de Moré *et al.*, 2012.

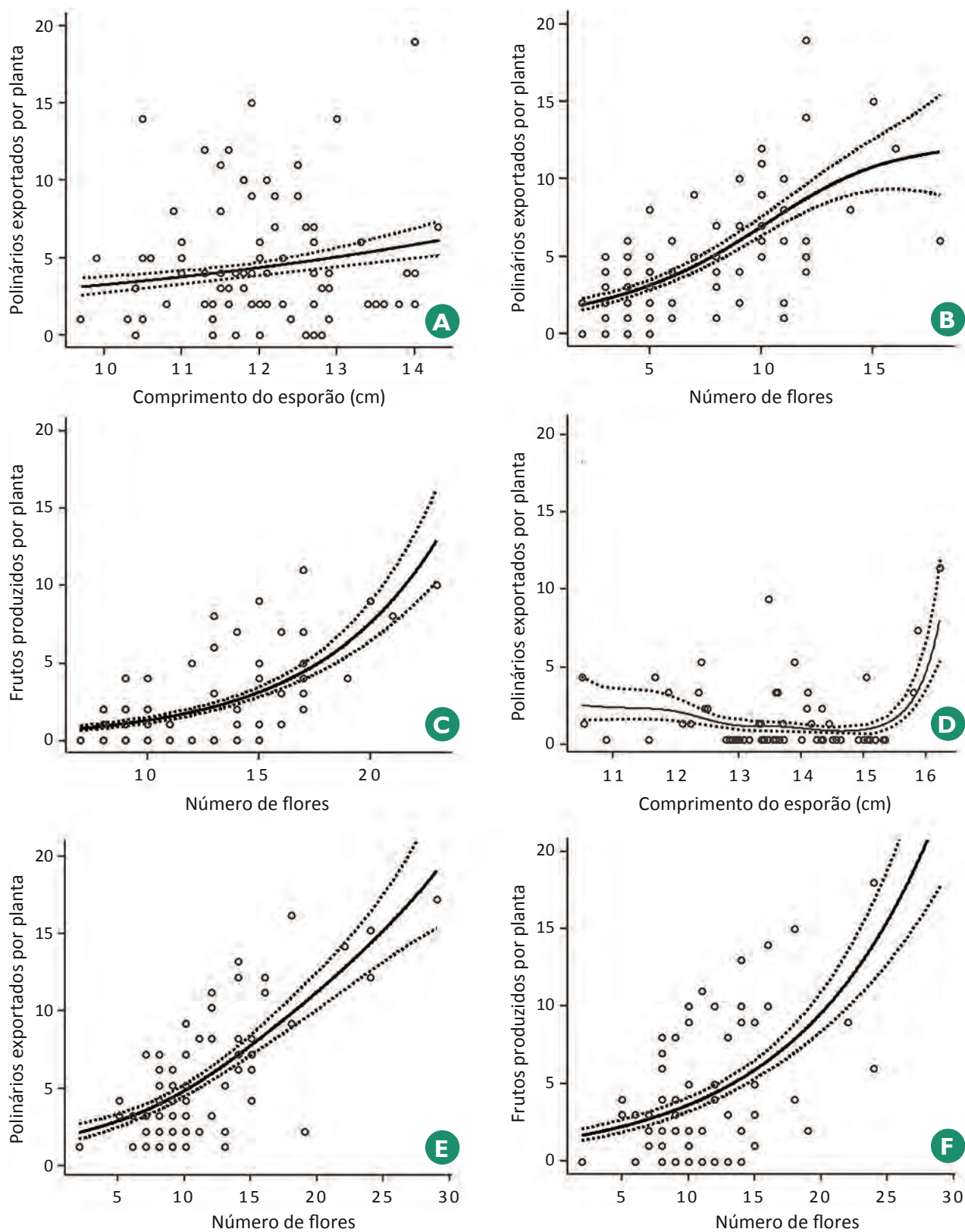


Figura 16.5 Regressões (*splines* cúbica) entre os caracteres florais (número de flores e comprimento do esporão) e as medidas de êxito reprodutivo masculino (polinários exportados por planta) e feminino (frutos produzidos por planta) nas três espécies de *Habenaria*: (A-B) *Habenaria gourlieana*; (C-D) *Habenaria johannensis*; (E-F) *Habenaria paulistana*. Modificado de Moré *et al.*, 2012.

Tabela 16.2 Seleção fenotípica multivariada sobre o comprimento do esporão e o número de flores através das funções masculina e feminina da flor em *Habenaria gourlieana*, *H. johannensis* e *H. paulistana*. Modificado de Moré *et al.* (2012)

Espécies	Caractere	Função masculina			Função feminina		
		β_i (EP)	γ_{ii} (EP)	γ_{ij} (EP) Núm. de flores	β_i (EP)	γ_{ii} (EP)	γ_{ij} (EP) Núm. de flores
<i>Habenaria gourlieana</i> (<i>n</i> = 81)	Comp. do esporão	0,15 (0,08) *	0,02 (0,11)	0,23 (0,11)	0,14 (0,11)	0,12 (0,17)	0,13 (0,14)
	Núm. de flores	0,56 (0,09) ***	0,08 (0,17)		0,80 (0,11) ***	0,43 (0,19) *	
	Comp. do esporão	0,03 (0,31)	1,22 (0,52) **	-0,39 (0,36)	0,19 (0,26)	0,43 (0,51)	-0,36 (0,47)
<i>Habenaria johannensis</i> (<i>n</i> = 63)	Núm. de flores	0,30 (0,26)	0,52 (0,49)		0,57 (0,47)	0,80 (0,89)	
	Comp. do esporão	0,11 (0,07)	-0,14 (0,12)	0,14 (0,13)	0,14 (0,12)	-0,22 (0,18)	-0,01 (0,23)
	Núm. de flores	0,48 (0,07) ***	-0,04 (0,13)		0,60 (0,18) ***	0,31 (0,27)	
<i>Habenaria paulistana</i> (<i>n</i> = 64)	Comp. do esporão	0,11 (0,07)	-0,14 (0,12)	0,14 (0,13)	0,14 (0,12)	-0,22 (0,18)	-0,01 (0,23)
	Núm. de flores	0,48 (0,07) ***	-0,04 (0,13)		0,60 (0,18) ***	0,31 (0,27)	
	Comp. do esporão	0,11 (0,07)	-0,14 (0,12)	0,14 (0,13)	0,14 (0,12)	-0,22 (0,18)	-0,01 (0,23)

Gradientes de seleção linear (β_i), gradientes de seleção não linear (γ_{ii}), gradientes de seleção correlacional (γ_{ij}) e erros padrão (EP). Os erros padrão e a significância dos gradientes de seleção foram estimados utilizando-se 10.000 *bootstraps*. **p* < 0,05; ***p* < 0,01; ****p* < 0,001.

com espécies de *Habenaria* reforça a ideia de que os mecanismos de seleção mediada por polinizadores podem ser variáveis tanto em escala espacial quanto temporal (Schemske & Horovitz 1989; Siepielski *et al.* 2009; Anderson *et al.* 2010).

Perspectivas

Até o momento, a maioria dos estudos sobre seleção fenotípica mediada por polinizadores tem focado em caracteres relacionados ao *display* e uma pequena parcela desses estudos, em caracteres relacionados ao ajuste morfológico flor-polinizador. Futuramente esses estudos devem incluir com maior frequência caracteres florais pouco estudados (cor e odor) devido principalmente às dificuldades técnicas em sua quantificação, como no caso de caracteres estreitamente relacionados à capacidade sensorial dos polinizadores. Atualmente, técnicas como a cromatografia gasosa e a eletroantenografia permitem caracterizar e também quantificar os compostos químicos presentes nas fragrâncias florais e determinar quais deles são efetivamente detectados pelo sistema olfativo dos polinizadores (Schiestl *et al.* 2011). Por outro lado, a espectrofotometria permite quantificar o espectro de reflexão luminosa das flores tanto dentro da faixa de luz visível quanto na faixa do ultravioleta (visível pela maioria dos insetos, mas não pela visão humana). Complementarmente, pode-se manipular o padrão de cor das flores para avaliar o modo pelo qual a cor é percebida por um grupo de polinizadores específico (Campbell *et al.* 2012).

Outros caracteres como as recompensas florais (néctar, óleos, resinas, perfume), apesar de serem facilmente quantificados, têm sido pouco estudados sob o prisma de seleção mediada por polinizadores (Armbruster *et al.* 2011; Benitez-Vieyra *et al.*

2010; Kulbaba & Worley 2012; Mitchell *et al.* 1998; Nattero *et al.* 2010). Tampouco a relação entre a quantidade de recursos florais e outros caracteres de atração, ou seja, a “honestidade” dos sinais florais (veja Benitez-Vieyra *et al.* 2010), têm sido, até o momento, objetos de estudos de seleção.

Torna-se importante ressaltar que a maioria dos estudos utiliza-se exclusivamente de medidas de êxito reprodutivo feminino, como a produção de frutos e sementes, como parâmetro para estimar a seleção mediada por polinizadores. Com exceção de plantas das famílias Orchidaceae e Apocynaceae, nas quais se pode mais facilmente estimar o êxito reprodutivo masculino a partir da quantificação do pólen exportado (uma vez que em espécies destas famílias o pólen encontra-se agrupado em polinárias), são extremamente escassos os trabalhos que incorporam medidas de *êxito reprodutivo* masculino. Para tal, esses estudos dependem da utilização de análises genéticas, como análises de paternidade, a fim de determinar o êxito reprodutivo masculino, muitas vezes avaliado em condições controladas e experimentais (Kulbaba & Worley 2012). Adicionalmente, a maioria dos estudos não leva em consideração hipóteses alternativas para explicar os padrões de seleção observados. Por exemplo, caracteres sob o efeito da seleção mediada por polinizadores podem, ao mesmo tempo, estar sob o efeito da seleção de outros agentes, como herbívoros, ou, então, ser afetados pela disponibilidade de recursos (Capítulos 4 e 5). Muitas dessas hipóteses alternativas poderiam ser avaliadas mediante técnicas como as análises de rotas (*path analysis*) associadas à modelagem de equações estruturais (Gómez *et al.* 2009). Por outro lado, para identificar os possíveis agentes causais da seleção sobre os caracteres florais, torna-se necessário complementar os estudos de seleção sobre determinado fenótipo floral com a história natural da espécie estudada. Tais estudos podem ser realizados

utilizando-se experimentos de manipulação do fenótipo da planta ou, então, da presença do polinizador que atua como agente de seleção (Sletvold & Ågren 2010; Sletvold *et al.* 2012).

A despeito dos vários estudos intrapopulacionais acerca do efeito local da seleção mediada por polinizadores, pouca atenção tem sido prestada às variações geográficas dos polinizadores e seu efeito sobre a morfologia floral em distintas populações de plantas de uma mesma espécie (Caruso *et al.* 2003; Anderson & Johnson 2009; Pauw *et al.* 2009; Pérez-Barrales *et al.* 2009, mas veja discussão em Herrera *et al.* 2006). A diferenciação geográfica de caracteres florais, dirigida por processos de seleção natural mediada por polinizadores variáveis espacialmente, pode resultar na covariação entre os caracteres morfológicos de plantas e polinizadores (Herrera *et al.* 2006; Pérez-Barrales *et al.* 2009). Logo, a ocorrência de covariação geográfica de tais caracteres (Anderson & Johnson 2008; Pauw *et al.* 2009) não está necessariamente relacionada a processos coevolutivos, mas pode envolver processos evolutivos unilaterais, nos quais a população de uma determinada espécie de planta adapta-se localmente à população de seus polinizadores (Johnson & Steiner 1997; Herrera *et al.* 2006; Whittall & Hodges 2007; Hodges & Whittall 2008). Processos evolutivos unilaterais são favorecidos pelo fato de as interações entre plantas e polinizadores serem altamente assimétricas (Bascompte *et al.* 2006), uma vez que, em sua maioria, polinizadores não possuem dependência estrita de uma única espécie de planta. Por outro lado, espécies vegetais com sistemas de polinização altamente especializados e/ou com mecanismos que evitam a polinização autônoma dependem fortemente de polinizadores para sua reprodução, como é observado na Rubiaceae esfingófila de ampla distribuição no Cerrado, *Tocoyena formosa* (Fig. 16.6).

Note que *T. formosa* é exclusivamente dependente de esfingídeos com probóscides longas para sua reprodução (Figs. 16.6 A,B), ao passo que essas mariposas não dependem exclusivamente dessa espécie vegetal, sendo visitantes frequentes de um amplo espectro de espécies na comunidade (Figs. 16.6 C-E). Entretanto as variações nos tubos florais observadas em *T. formosa* correspondem à amplitude das probóscides de seus polinizadores (Figs. 16.6 F,G), o que sugere a seleção agindo mais fortemente sobre os caracteres morfológicos da planta, moldando-os aos caracteres morfológicos dos polinizadores. Mutualismos entre organismos de vida livre permitem a ocorrência de um amplo espectro de assimetrias no grau de especialização das espécies que compõem uma rede mutualística (Figs. 16.6 C-E). Este tipo de mutualismo também permite um elevado intercâmbio geográfico e baixa restrição filogenética na composição das espécies da rede de interações (Thompson 2005; Pauw *et al.* 2009). Isto implica padrões de seleção que podem ser variáveis no espaço, os quais geram um mosaico geográfico de processos adaptativos que variam de simétricos a não simétricos (Thompson 2005; Anderson & Johnson 2008; Pauw *et al.* 2009). Estudos sobre a diversificação floral em contexto geográfico, contudo, constituem um dos tópicos mais negligenciados entre os estudos de biologia da polinização em todo o mundo (Herrera *et al.* 2006). No Brasil este é um campo de pesquisa completamente aberto. Apesar de o país abrigar uma das maiores diversidades de angiospermas do planeta, pouquíssima atenção tem sido dada aos estudos que enfocam o papel de polinizadores como agentes mediadores da morfologia floral através da seleção natural. Torna-se premente, portanto, um incremento das pesquisas nessa área no Brasil através da formação de novos pesquisadores voltados a este novo horizonte que envolve flores e seus polinizadores.

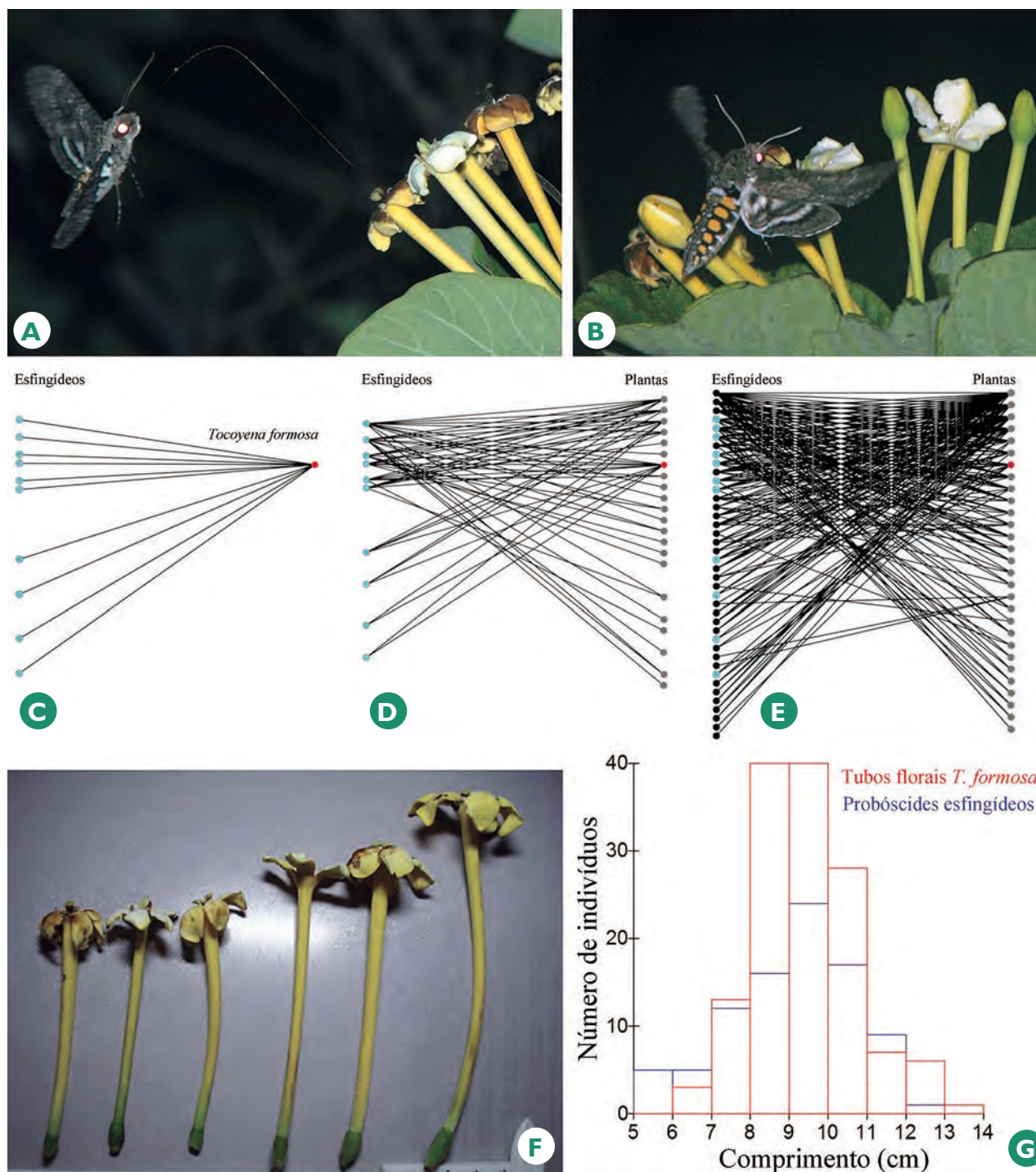


Figura 16.6 Interações entre *Tocoyna formosa* (Rubiaceae), uma espécie esfingófila autoincompatível e altamente especializada. (A) *Manduca sexta* com sua longa probóscide estendida (média 9,73 cm) visitando a flor de *T. formosa*. (B) *Manduca sexta* com a probóscide completamente inserida no tubo floral acessando o néctar acumulado na base do tubo; rede de interações mutualísticas entre esfingídeos e plantas em uma área de Cerrado no Triângulo Mineiro, MG, (C) denotando as interações entre *T. formosa* (vértice vermelho) e seus polinizadores (vértices azuis), (D) assim como as interações dos polinizadores de *T. formosa* com outras espécies esfingófilas na área (vértices cinza). (E) Finalmente, a interação dessas espécies esfingófilas com as demais espécies da fauna de esfingídeos que compõe a área de Cerrado estudada. (F) Variação interindividual no comprimento do tubo floral de *T. formosa*. (G) Complementariedade de caracteres entre as morfologias do tubo floral de *T. formosa* e das probóscides de seus polinizadores.

Agradecimentos

Agradecemos ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo apoio no âmbito do Universal 14/2013 (Processo 484469/2013-4); à Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de São de Paulo (FAPESP), pela bolsa de pós-doutorado à FWA (Processo 2012/09812-5); ao Consejo Nacional e Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Universidad Nacional de Córdoba e SeCyT-U.N. de Córdoba (Res. 2093/2012), pelo apoio a SBV e MM. SBV e MM são pesquisadores do CONICET.

Referências bibliográficas

- Amorim, F.W.; de Avila, R.S.Jr.; Camargo, A.J.A.; Vieira, A.L. & Oliveira, P.E. 2009. A hawkmoth crossroads? Species richness, seasonality and biogeographical affinities of Sphingidae in a Brazilian Cerrado. **Journal of Biogeography**, 36, 662-674.
- Amorim, F.W.; Galetto, L. & Sazima, M. 2013. Beyond the pollination syndrome: nectar ecology and the role of diurnal and nocturnal pollinators in the reproductive success of *Inga sessilis* (Fabaceae). **Plant Biology**, 15, 317-327.
- Anderson, B.; Alexandersson, R. & Johnson, S.D. 2010. Evolution and coexistence of pollination ecotypes in an African *Gladiolus* (Iridaceae). **Evolution**, 64, 960-972.
- Anderson, B. & Johnson, S.D. 2008. The geographical mosaic of coevolution in a plant-pollinator mutualism. **Evolution**, 62, 220-225.
- Anderson, B. & Johnson, S.D. 2009. Geographical covariation and local convergence of flower depth in a guild of fly-pollinated plants. **New Phytologist**, 182, 533-540.
- Arditti, J.; Elliott, J.; Kitching, I.J. & Wasserthal, L.T. 2012. "Good Heavens what insect can suck it" - Charles Darwin, *Angraecum sesquipedale* and *Xanthopan morgani praedicta*. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 169, 403-432.
- Armbruster, W.S.; Gong, Y.-B. & Huang, S.-Q. 2011. Are pollination "syndromes" predictive? Asian *Dalechampia* fit neotropical models. **American Naturalist**, 178, 135-143.
- Arnold, S.J. & Wade, M.J. 1984. On the measurement of natural and sexual selection: Theory. **Evolution**, 38, 709-719.
- Bascompte, J.; Jordano, P. & Olesen, J.M. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. **Science**, 312, 431-433.
- Batista, J.A.N.; Bianchetti, L.B. & Miranda, Z.J. 2006. A revision of *Habenaria* section *Macroceratitae* (Orchidaceae) in Brazil. **Brittonia**, 58, 10-41.
- Batista, J.A.N.; Borges, K.S.; de Faria, M.W.F.; Proite, K.; Ramalho, A.J.; Salazar, G.A. & van den Berg, C. 2013. Molecular phylogenetics of the species-rich genus *Habenaria* (Orchidaceae) in the New World based on nuclear and plastid DNA sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 67, 95-109.
- Benitez-Vieyra, S.; Glinos, E.; Medina, A.M. & Cocucci, A.A. 2012. Temporal variation in the selection on floral traits in *Cyclopogon elatus* (Orchidaceae). **Evolutionary Ecology**, 26, 1451-1468.
- Benitez-Vieyra, S.; Medina, A.M. & Cocucci, A.A. 2009. Variable selection patterns on the labellum shape of *Geoblasta pennicillata*, a sexually deceptive orchid. **Journal of Evolutionary Biology**, 22, 2354-2362.
- Benitez-Vieyra, S.; Medina, A.M.; Glinos, E. & Cocucci, A.A. 2006. Pollinator-mediated selection on floral traits and size of floral display in *Cyclopogon elatus*, a sweat bee-pollinated orchid. **Functional Ecology**, 20, 948-957.
- Benitez-Vieyra, S.; Ordano, M.; Fornoni, J.; Boege, K. & Domínguez, C.A. 2010. Selection on signal-reward correlation: limits and opportunities to the evolution of deceit in *Turnera ulmifolia* L. **Journal of Evolutionary Biology**, 23, 2760-2767.
- Blows, M.W.; Brooks, R. & Kraft, P.G. 2003. Exploring complex fitness surfaces: multiple ornamentation and polymorphism in male guppies. **Evolution**, 57, 1622-1630.
- Brodie III, E.D. & Janzen, F.J. 1994. On the assignment of fitness values in statistical analysis of selection. **Evolution**, 50, 437-442.
- Campbell, D.R.; Bischoff, M.; Lord, J.M. & Robertson, A.W. 2012. Where have all the blue flowers gone: pollinator responses and selection on flower colour in New Zealand *Wahlenbergia albomarginata*. **Journal of Evolutionary Biology**, 25, 352-364.
- Caruso, C.M.; Brook Peterson, S. & Ridley, C.E. 2003. Natural selection on floral traits of *Lobelia* (Lobeliaceae): spatial and temporal variation. **American Journal of Botany**, 90, 1333-1340.
- Conner, J.K. 1996. Understanding natural selection: an approach integrating selection gradients, multiplicative fitness components, and path analysis. **Ecology Ecology & Evolution** 8: 387-397.
- Conner, J.K. & Hartl, D.L. 2004. **A Primer of Ecological Genetics**. Sunderland, Sinauer Associates Incorporated.

- Crespi, B.J. & Bookstein, F.L. 1989. A path-analytic model for the measurement of selection on morphology. **Evolution**, 43, 18-28.
- Darwin, C. 1859. **On the origin of species, or the preservation of favoured races in the struggle for life**. London, John Murray.
- Darwin, C. 1862. **On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects: and on the good effects of intercrossing**. London, John Murray.
- Darwin, C. 1877. **The different forms of flowers on plants of the same species**. London, John Murray.
- Faegri, K. & van der Pijl, L. 1966. **The Principles of Pollination Ecology**. Oxford, Pergamon Press.
- Faegri, K. & van der Pijl, L. 1979. **The Principles of Pollination Ecology**. Oxford, Pergamon Press.
- Falconer, D.S. & Mackay, T.F.C. 1996. **Introduction to Quantitative Genetics**. Longman, Essex.
- Fenster, C.B.; Armbruster, W.S.; Wilson, P.; Dudash, M.R. & Thomson, J.D. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 35, 375-403.
- Gómez, J.M.; Abdelaziz, M.; Camacho, J.P.M.; Muñoz-Pajares, A.J. & Perfectti, F. 2009. Local adaptation and maladaptation to pollinators in a generalist geographic mosaic. **Ecology Letters**, 12, 672-682.
- Gómez, J.M. & Zamora, R. 2006. Ecological factors that promote the evolution of generalization in pollination systems. p. 145-165. In: Waser, N.M. & Ollerton, J. (eds.) **Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization**. Chicago, University of Chicago Press.
- Gómez, J.M.; Perfectti, F. & Camacho, J.P.M. 2006. Natural selection on *Erysimum mediohispanicum* flower shape: insights into the evolution of zygomorphy. **The American Naturalist**, 168, 531-545.
- Gould, S.J. & Lewontin, R.C. 1979. The spandrels of San Marco and the panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, 205, 581-598.
- Grant, V. 1949. Pollination systems as isolating mechanisms in angiosperms. **Evolution**, 3, 82-97.
- Grant, V. 1971. **Plant speciation**. New York, Columbia University Press.
- Grant, V. & Grant, K.A. 1965. **Flower pollination in the phlox family**. New York, Columbia University Press.
- Gross, J.; Husband, B.C. & Stewart, S.C. 1998. Phenotypic selection in a natural population of *Impatiens pallida* Nutt. (Balsaminaceae). **Journal of Evolutionary Biology**, 11, 589-609.
- Harder, L.D. & Johnson, S.D. 2009. Darwin's beautiful contrivances: evolutionary and functional evidence for floral adaptation. **New Phytologist**, 183, 530-545.
- Herrera, C.M.; Pérez, R. & Alonso, C. 2006. Extreme intraplant variation in nectar sugar composition in an insect-pollinated perennial herb. **American Journal of Botany**, 93, 575-581.
- Hodges, S.A. & Whittall, J.B. 2008. Floral evolution: One-sided evolution or two? A reply to Ennos. **Heredity**, 100, 541-542.
- Janzen D.H. 1986. The eternal external threat. p. 257-285. In: Soule, M.E. (ed.). **Conservation biology: the science of scarcity and diversity**. Sunderland, Sinauer Associates.
- Janzen, F.J. & Stern, H.S. 1998. Logistic regression for empirical studies of multivariate selection. **Evolution**, 52, 1564-1571.
- Johnson, S.D. & Steiner, K.E. 1997. Long-tongued fly-pollination and evolution of floral spur length in the *Disa draconis* complex (Orchidaceae). **Evolution**, 51, 45-53.
- Johnson, S.D. & Steiner, K.E. 2000. Generalization versus specialization in plant pollination systems. **Trends in Ecology and Evolution**, 15, 140-143.
- Kulbaba, M.W. & Worley, A.C. 2012. Selection on floral design in *Polemonium brandegeei* (Polemoniaceae): female and male fitness under hawkmoth pollination. **Evolution**, 66, 1344-1359.
- Lande, R. & Arnold, S.J. 1983. The measurement of selection on correlated characters. **Evolution**, 37, 1210-1226.
- Maad, J. & Alexandersson, R. 2004. Variable selection in *Platanthera bifolia* (Orchidaceae): phenotypic selection differed between sex functions in a drought year. **Journal of Evolutionary Biology**, 17, 642-650.
- Maruyama, P.K.; Amorim, F.W. & Oliveira, P.E. 2010. Night and day service: Distyly and mixed pollination system in *Faramea cyanea* (Rubiaceae). **Flora**, 205, 818-824.
- Miller, R.B. 1981. Hawkmoths and the geographic patterns of floral variation in *Aquilegia caerulea*. **Evolution**, 35, 763-774.
- Mitchell-Olds, T. & Shaw, R.G. 1987. Regression analysis of natural selection: statistical inference and biological interpretations. **Evolution**, 41, 1149-1161.
- Mitchell, R.J.; Shaw, R.G. & Waser, N.M. 1998. Pollinator selection, quantitative genetics, and predicted evolutionary response of floral traits in *Penstemon centranthifolius* (Scrophulariaceae). **International Journal of Plant Science**, 159, 331-337.
- Moré, M.; Amorim, F.W.; Benitez-Vieyra, S.; Medina, A.M.; Sazima, M. & Cocucci, A.A. 2012. Armament imbalances: match and mismatch in plant-pollinator traits of highly specialized long-spurred orchids. **Plos One**, 7, e41878.
- Morrissey, M.B. & Sakrejda, K. (no prelo) Unification of regression-based methods for the analysis of natural selection. **Evolution**, DOI - 10.1111/evo.12077.

- Muchhala, N.; Caiza, A.; Vizuete, J.C. & Thomson, J.D. 2009. A generalized pollination system in the tropics: bats, birds and *Aphelandra acanthus*. **Annals of Botany**, 103, 1481-1487.
- Müller, H. 1873. Probosces capable of sucking the nectar of *Anagraecum sesquipedale*. **Nature**, 8, 223.
- Nattero, J.; Cocucci, A.A. & Medel, R. 2010. Pollinator-mediated selection in a specialized pollination system: matches and mismatches across populations. **Journal of Evolutionary Biology**, 23, 1957-1968.
- Nilsson, L.A. 1988. The evolution of flowers with deep corolla tubes. **Nature**, 334, 147-149.
- Ollerton, J.; Winfree, R. & Tarrant, S. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? **Oikos**, 120, 321-326.
- Pauw, A.; Stofberg, J. & Waterman, R.J. 2009. Flies and flowers in Darwin's race. **Evolution**, 63, 268-279.
- Pedron, M.; Buzatto, C.R.; Singer, R.B.; Batista, J.A.N. & Moser, A. 2012. Pollination biology of four sympatric species of *Habenaria* (Orchidaceae: Orchidinae) from southern Brazil. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 170, 141-156.
- Pérez-Barrales, R.; Pino, R.; Albaladejo, R.G. & Arroyo, J. 2009. Geographic variation of flower traits in *Narcissus papyraceus* (Amaryllidaceae): do pollinators matter? **Journal of Biogeography**, 36, 1411-1422.
- Pigliucci, M. & Kaplan, J. 2006. **Making Sense of Evolution**. Chicago, University of Chicago Press.
- Van der Pijl, L. 1961. Ecological aspects of flower evolution. II. Zoophilous flower classes. **Evolution**, 15, 44-59.
- Van der Pijl, L. & Dodson, C.H. 1966. **Orchid flowers : their pollination and evolution**. Coral Gables, University of Miami Press.
- Price, G.R. 1970. Selection and covariance. **Nature**, 227, 520-521.
- Reynolds, R.J.; Childers, D.K. & Pajewski, N.M. 2010. The distribution and hypothesis testing of eigenvalues from the canonical analysis of the gamma matrix of quadratic and correlational selection gradients. **Evolution**, 64, 1076-1085.
- Rothschild, L.W. & Jordan, K. 1903. A revision of the lepidopterous family Sphingidae. **Novitates Zoologicae**, 9, 1-972.
- Schemske, D.W. & Horovitz, C.C. 1989. Temporal variation in selection of a floral character. **Evolution**, 43, 461-465.
- Schiestl, F.P.; Huber, F.K. & Gómez, J.M. 2011. Phenotypic selection on floral scent: trade-off between attraction and deterrence? **Evolutionary Ecology**, 25, 237-248.
- Schluter, D. 1988. Estimating the form of natural selection on a quantitative trait. **Evolution**, 42, 849-861.
- Schluter, D. & Nychka, D. 1994. Exploring fitness surfaces. **The American Naturalist**, 143, 597-616.
- Siepielski, A.M.; DiBattista, J.D. & Carlson, S.M. 2009. It's about time: the temporal dynamics of phenotypic selection in the wild. **Ecology Letters**, 12, 1261-1276.
- Singer, R.B. & Cocucci, A.A. 1997. Eye attached hemipollinaria in the hawkmoth and settling moth pollination of *Habenaria* (Orchidaceae): A study on functional morphology in 5 species from subtropical South America. **Botanica Acta**, 110, 328-337.
- Sletvold, N. & Ågren, J. 2010. Pollinator-mediated selection on floral display and spur length in the orchid *Gymnadenia conopsea*. **International Journal of Plant Sciences**, 171, 999-1009.
- Sletvold, N.; Trunschke, J.; Wimmergren, C. & Ågren, J. 2012. Separating selection by diurnal and nocturnal pollinators on floral display and spur length in *Gymnadenia conopsea*. **Ecology**, 93, 1880-1891.
- Stebbins, G.L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms: I. Pollination mechanisms. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 1, 307-326.
- Thompson, J.N. 2005. **The geographic mosaic of coevolution**. Chicago, University of Chicago Press.
- Vogel, S.; Troll, W. & von Guttenberg, H. 1954 **Blütenbiologische Typen Als Elemente Der Sippengliederung: Dargestellt Anhand Der Flora Südafrikas**. Jena, G. Fischer.
- Waser, N.M.; Chittka, L.; Price, M.V.; Williams, N.M. & Ollerton, J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. **Ecology**, 77, 1043-1060.
- Waser, N.M. & Price, M.V. 1981. Pollinator choice and stabilizing selection for flower color in *Delphinium nelsonii*. **Evolution**, 35, 376-390.
- Waser, N.M. & Price, M.V. 1983 Pollinator behaviour and natural selection for flower colour in *Delphinium nelsonii*. **Nature**, 302, 422-424.
- Whittall, J.B. & Hodges, S.A. 2007. Pollinator shifts drive increasingly long nectar spurs in columbine flowers. **Nature**, 447, 706-710.
- Willmer, P. 2011. **Pollination and floral ecology**. Princeton, Princeton University Press, 778 pp.



Foto: Flavio Gontijo (www.biophocus.com.br)

* Capítulo 17 *

Interações planta-polinizador e a estruturação das comunidades

Leandro Freitas¹, Jeferson Vizentin-Bugoni², Marina Wolowski^{1,2},
Jana Magaly Tesserolli de Souza³ e Isabela Galarda Varassin⁴

¹ Jardim Botânico do Rio de Janeiro – Rua Pacheco Leão, 915 – CEP: 22460-030 – Rio de Janeiro-RJ – Brasil. e-mail: leandro@jbrj.gov.br

² Universidade Estadual de Campinas, Departamento de Biologia Vegetal – CEP: 13083-970 – Campinas-SP – Brasil – Caixa Postal 6109.

³ Universidade Tecnológica Federal do Paraná, Departamento Acadêmico de Química e Biologia – Rua Deputado Heitor de Alencar Furtado, 5.000 – CEP: 81280-340 – Curitiba-PR – Brasil.

⁴ Universidade Federal do Paraná, Departamento de Botânica, Centro Politécnico – CEP: 81531-980 – Curitiba-PR – Brasil – Caixa Postal 19031.

Processos biogeográficos, neutros e de nicho estruturam as interações planta-polinizador. Neste capítulo, revisamos as principais abordagens para a compreensão destas interações nas comunidades: 1) composição de espécies e suas interações, 2) fenótipos florais e de grupos funcionais de polinizadores, 3) grau de especialização-generalização, 4) padrões de distribuição de recursos e 5) redes de interações. Os estudos geralmente englobam subconjuntos de plantas associadas a um grupo de polinizadores. Os padrões aparentemente são determinados por competição e facilitação mas as evidências são predominantemente hipotéticas. Visando estimular estudos, propomos predições da estruturação filogenética e funcional de plantas e polinizadores e do grau de conservação filogenética de atributos reprodutivos das plantas esperados por diferentes processos. Concluimos que a compreensão da estrutura e dinâmica das interações sobre a perspectiva de regras de montagem é um passo crucial para conservação de plantas e polinizadores frente aos impactos de mudanças climáticas, alterações na paisagem e invasões biológicas.

Introdução

Comunidades biológicas podem ser definidas como o conjunto de populações das espécies que coexistem no espaço e no tempo. Comunidades raramente possuem limites discretos, a composição de espécies é dinâmica e as populações das diferentes espécies raramente se sobrepõem em toda sua distribuição (Looijena & van Andela 1999). Tais características são mais pronunciadas nos trópicos devido à complexidade das relações entre muitas espécies (Kricher 2011). Esses atributos das comunidades fazem que sua delimitação seja idiossincrática, refletindo a abordagem teórica, escala e perguntas de cada estudo, as características dos grupos biológicos de interesse e os procedimentos metodológicos aplicados.

A literatura em ecologia tem sido marcada por um debate sobre a prevalência dos processos de nicho, biogeográficos/históricos e neutros como determinantes da estruturação das comunidades (Cavender-Bares *et al.* 2009). Tradicionalmente, estas perspectivas foram tratadas em relação a padrões de ocorrência e abundância das espécies (Krebs 2009). Atualmente, regras de montagem constituem a principal abordagem para explicar a composição de uma dada comunidade a partir do conjunto regional de espécies (Cavender-Bares *et al.* 2009). Nesta perspectiva, eventos de especiação e extinção e barreiras de dispersão geográfica determinam as espécies que são adicionadas ou eliminadas da comunidade, enquanto suas abundâncias relativas são controladas preponderantemente por deriva e seleção advinda das interações bióticas (Vellend 2010; Weiher *et al.* 2011) (ver item “Como funcionam as regras de montagem?”).

A maioria dos estudos em ecologia da polinização na escala de comunidades buscou identificar padrões de organização das interações planta-polinizador, ou seja, quem são as espécies, quais suas características

e com quem interagem. Porém estudos enfocando os processos que levam aos padrões observados em campo, no contexto de teorias mais abrangentes em ecologia de comunidade, constituem uma parcela menor, embora influente, da literatura (Heithaus 1974; Feinsinger & Colwell 1978; Jordano 1987; Armbruster 1995; Chazdon *et al.* 2003; Ghazoul 2006; Sargent & Ackerly 2008; Vázquez *et al.* 2009a; b). Neste capítulo são apresentadas as principais abordagens que têm sido utilizadas para a caracterização das interações planta-polinizador nas comunidades. Além disso, são propostas predições direcionadas a estudos futuros sobre as interações planta-polinizador na perspectiva de processos dominantes na montagem de comunidades. As comunidades são tratadas aqui em dois contextos: 1) mais abrangente, considerando o conjunto total de plantas e polinizadores que interagem em uma determinada localidade; e 2) mais restrito, limitado a um dado subconjunto de plantas (*e.g.*, polinizadas por abelhas) ou de polinizadores.

Procedimentos e abordagens de estudos das interações planta-polinizador em comunidades

A descrição dos padrões de distribuição de plantas e polinizadores e de suas interações nas comunidades biológicas tem sido realizada a partir de vários métodos, que podem ser complementares. Esses estudos englobam: 1) caracterização de fenótipos florais para determinação de síndromes de polinização; 2) determinação da composição, riqueza e abundância de espécies de polinizadores; e, principalmente, 3) registro das interações entre espécies; ou 4) análise das interações na perspectiva de grupos funcionais. Estas quatro abordagens são discutidas adiante.

Estudos a partir de síndromes de polinização

Determinar síndromes de polinização (ver Introdução da seção 3 nesse livro; Faegri & van der Pijl 1979) é operacionalmente simples, já que pode ser feito indiretamente a partir da lista de espécies de uma dada área, sem necessariamente observações no campo. De maneira geral, estudos com este enfoque registram diversas características florais, como formato, tamanho, coloração, recurso oferecido, presença de odor e horário de antese, e apresentam resultados em termos de proporção de espécies de cada síndrome. Em escala global, a melitofilia (ver Introdução da seção 3 nesse livro) é a síndrome mais frequente nas comunidades (Primack & Inouye 1993; Machado & Lopes 2004; Yamamoto *et al.* 2007; Ishara & Maimoni-Rodella 2011), com raras exceções, como miofilia no Ártico e em ambientes alpinos (Primack & Inouye 1993). Nos ambientes tropicais, plantas com síndromes ligadas a vertebrados (ornitofilia e quiropterofilia) podem representar até cerca de 30% das espécies, embora normalmente representem menos de 10% (Machado & Lopes 2004). Esfingofilia e miofilia também são bem representadas, enquanto cantarofilia e psicofilia são, em geral, mais raras (Machado & Lopes 2004). As síndromes de polinização biótica tendem a diminuir em ambientes mais abertos nos trópicos, onde há um aumento da ocorrência de anemofilia (Freitas & Sazima 2006; Yamamoto *et al.* 2007). Além da variação entre os ambientes, a distribuição das síndromes pode também variar de acordo com a estratificação vertical das florestas e entre ambientes de borda e interior (Bawa *et al.* 1985; Martins & Batalha 2007).

A abordagem de síndromes de polinização é muito disseminada devido à facilidade metodológica citada anteriormente. Por exemplo, a maioria da informação sobre as interações planta-polinizador

em nível de comunidade nas formações florestais da Mata Atlântica advém de estudos desta natureza (Girão *et al.* 2007; Yamamoto *et al.* 2007), entretanto essa abordagem apresenta limitações. Uma delas é a classificação das espécies com flores pequenas, que não se encaixam em qualquer das síndromes clássicas (Faegri & van der Pijl 1979) e que são, por exemplo, muito frequentes entre as árvores das florestas tropicais. Estas espécies foram agrupadas no sistema de polinização por “diversos insetos pequenos” (Bawa *et al.* 1985), sendo igualada a uma síndrome de polinização na literatura subsequente. Como o conceito de síndromes tem subentendido a ideia de que a evolução dirige os sistemas de polinização em direção à progressiva especialização (ver Introdução seção 3 nesse livro), visitantes que não se encaixam nas expectativas são considerados irrelevantes (Avila Jr. & Freitas 2011; Waser *et al.* 2011).

Caracterizar comunidades a partir de síndromes de polinização pode ter restrições associadas ao desacoplamento entre descrição da síndrome e registro de polinizadores no campo (Avila Jr. & Freitas 2011), sendo que diversos trabalhos fazem uso de informações do fenótipo floral e das interações observadas no campo de modo indistinto, equivalendo síndromes de polinização a sistemas de polinização (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger 1988; Ishara & Maimoni-Rodella 2011). Além disso, o poder de predição das síndromes é variável entre comunidades e entre as diferentes síndromes (Hingston & McQuillan 2000; Ollerton *et al.* 2009; Danieli-Silva *et al.* 2012). A caracterização das síndromes deve ser vista apenas como um indicativo das interações entre grupos funcionais de plantas e polinizadores nas comunidades e, portanto, tratada como ponto de partida para estudos mais aprofundados (Ollerton *et al.* 2009).

Estudos a partir dos polinizadores

Considerando que a abundância dos parceiros mutualísticos deve regular a frequência das interações (Dupont *et al.* 2003; Vázquez *et al.* 2007), o entendimento dos padrões de interação depende de dados de abundância, tanto de plantas quanto de polinizadores. Assim, inventários faunísticos auxiliam o entendimento das interações planta-polinizador nas comunidades, uma vez que proveem informações sobre composição, riqueza e abundância dos polinizadores e suas variações geográficas e temporais (Wright *et al.* 1998; Dorado *et al.* 2011).

Levantamentos de alguns grupos de polinizadores, como abelhas e aves, são comuns na literatura. Inventários faunísticos têm uma vantagem em relação à abordagem de síndromes por fornecer dados de observação direta em campo. Apesar de não tratarem estritamente das interações entre plantas e polinizadores, são relevantes como estudo preliminar ou complementar.

Estudos a partir das interações

O registro das interações pode ser feito tanto sob a perspectiva das plantas quanto pela dos polinizadores (*sensu* Jordano *et al.* 2009). Pela perspectiva fitocêntrica, a maneira clássica de se identificar padrões de interações planta-polinizador em uma comunidade está assentada no registro das interações através de observações naturalísticas nas plantas e identificação de seus visitantes (Robertson 1928; Bawa *et al.* 1985; Petanidou & Ellis 1993). Já pela perspectiva zoocêntrica, as interações são identificadas com base nos polinizadores, por exemplo, por meio da coleta de pólen aderido ao corpo ou nos ninhos. Este método pode ser usado para diferentes grupos, como aves (Lasprilla & Sazima 2004), morcegos (Kaehler *et*

al. 2005), esfingídeos (Avila Jr. *et al.* 2010), moscas e abelhas (Forup & Memmot 2005; Rech & Absy 2011). Ambas as perspectivas apresentam limitações. A abordagem fitocêntrica pode falhar no registro das interações realizadas por visitantes localmente raros, além de que pode não distinguir polinizadores e visitantes florais não efetivos. Já na abordagem zoocêntrica, a identificação das plantas através do pólen até o nível específico é complexa, a presença de pólen aderido ao corpo não garante que as flores daquela espécie tenham sido visitadas (*e.g.*, adesão durante o voo ou pouso) e menos ainda polinizadas, e a escala espacial da amostragem pode ser indefinida, visto que os visitantes possuem áreas de vida diferentes e podem percorrer de poucos metros a alguns quilômetros. De qualquer modo, uma descrição mais completa das interações entre plantas e polinizadores pode ser alcançada através da associação de métodos fitocêntricos e zoocêntricos (Bosch *et al.* 2009; Dorado *et al.* 2011).

Levantamentos das espécies de polinizadores e plantas que interagem na comunidade são fundamentais para a avaliação da representatividade de grupos funcionais e a detecção do grau de especialização-generalização dos sistemas de polinização (ver Introdução da seção 3 nesse livro). Devido às dificuldades logísticas e à elevada demanda de tempo, é usual que tais estudos abarquem um subconjunto, e não o conjunto das interações na comunidade, como, por exemplo, plantas visitadas por beija-flores (Buzato *et al.* 2000; Araújo & Sazima 2003), por morcegos (Sazima *et al.* 1999), por abelhas coletoras de óleo (Bezerra *et al.* 2009) ou por esfingídeos (Oliveira *et al.* 2004). Isso é mais crítico para as florestas tropicais hiperdiversas, com vários estratos, dossel alto e numerosas epífitas, de tal modo que registros de interações para conjuntos mais completos de espécies da comunidade são praticamente ausentes, exceto

pelos estudos de longo prazo na Costa Rica, Malásia e Índia (Kress & Beach 1994; Momose *et al.* 1998; Devy & Davidar 2003). Mesmo nestes últimos casos, os dados são principalmente para grupos funcionais, havendo lacunas de identificação de espécies de polinizadores. Devido a esta falta de dados para comunidades tropicais, os principais avanços conceituais e analíticos de interações nas últimas décadas têm sido alcançados com a aplicação de diferentes análises sobre um conjunto de dados semelhante (Jordano 1987; Vázquez *et al.* 2005), representado em escala global por algumas dezenas de estudos com abordagem fitocêntrica e predominantemente de comunidades temperadas.

O registro dos visitantes florais como método para entendimento das interações planta-polinizador em comunidades apresenta três desafios principais. O primeiro está associado com o discernimento de quais dos visitantes contribuem para a reprodução sexuada das plantas, que é o foco de interesse para a compreensão dos processos ecológicos organizadores da comunidade mutualística. Muitos dos estudos em comunidades consideram indistintamente todos os visitantes que abordam a flor de maneira aparentemente legítima (*sensu* Stout *et al.* 2000), o que certamente leva à inclusão de visitantes que não atuam como polinizadores (*sensu* Freitas 2013; Genini *et al.* 2010; Baldock *et al.* 2011). Mesmo nos casos em que se restringe o inventário aos visitantes observados tocando anteras e estigma (Freitas & Sazima 2006; Petanidou & Potts 2006), fatores relacionados ao comportamento de forrageio, mistura e hidratação de pólen, fechamento de estigmas, período de antese e dicogamia, entre outros, provavelmente levam espécies de visitantes pouco efetivos ou mesmo com papel antagônico (*e.g.*, esgotamento de recursos, predação de polinizadores) a serem incluídas como polinizadores. Por outro lado, quando se pretende avaliar a

seleção de atributos florais, é importante também considerar as interações não mutualísticas, além das mutualísticas (Junker & Blüthgen 2010).

A resolução taxonômica é outro desafio, pois muitas vezes o entendimento das interações é limitado pela falta de conhecimento taxonômico básico. Isto inclui desde a baixa resolução taxonômica para certos grupos ou a presença de espécies crípticas até a identificação errônea, que pode gerar, por exemplo, o agrupamento de distintas espécies como sendo uma única. Um exemplo ilustrativo é a mariposa *Tegeticula yuccasella* (Riley 1872), tratada como uma espécie polinizadora e predadora de frutos de yuccas em estudos clássicos sobre mutualismos e que posteriormente se mostrou como um complexo de onze espécies (Pellmyr 1999).

O terceiro desafio é incorporar medidas de esforço amostral aos estudos de interações (Ollerton *et al.* 2009). Em geral, é adotado um tempo fixo de observação total por espécie de planta, ou o total de observações é distribuído em um intervalo de tempo, com maior esforço de observação de espécies com menor frequência de visitas, maior diversidade de polinizadores ou florações mais longas. Além disso, os resultados podem refletir mais interações individuais que populacionais. Medidas de esforço amostral são importantes, porque as taxas de detecção são distintas entre espécies de visitantes florais (Herrera 2005), sendo que certos polinizadores são registrados apenas após vários anos de monitoramento (Petanidou & Potts 2006; Dupont *et al.* 2009). Para os casos em que a composição e a frequência de polinizadores variam temporalmente, tanto ao longo da floração (Waser 1978), especialmente no caso de florações mais longas, quanto entre anos (Petanidou & Potts 2006; Olesen *et al.* 2008; Dupont *et al.* 2009), é importante a incorporação desta variação temporal na amostragem. De uma maneira geral, a dificuldade

para detectar os polinizadores é particularmente maior para plantas especialistas com flores abundantes e floração longa e para plantas generalistas com flores escassas e floração curta (Chacoff *et al.* 2012).

Estudos a partir de grupos funcionais

Uma vez registradas as interações, é possível reunir polinizadores e plantas em grupos funcionais. Esta ideia se assenta no princípio de redundância ecológica (Naeem 1998), que pressupõe que diferentes espécies com semelhanças morfológicas e comportamentais, como abelhas pequenas, esfingídeos ou beija-flores, têm potencial equivalente para a polinização de determinada planta (Fenster *et al.* 2004). Tal pressuposto nem sempre tem sido corroborado (Fishbein & Venable 1996; Fracasso & Sazima 2004). Grupos funcionais de polinizadores podem coincidir com grupos taxonômicos individuais ou envolver insetos de diferentes ordens, como o grupo de “diversos insetos pequenos” (Bawa *et al.* 1985) e de abelhas pequenas coletoras de pólen e sirfídeos (Freitas & Sazima 2006), ou, ainda, seguir critérios baseados em comportamento, como o hábito diurno/noturno, que agrupa abelhas e beija-flores *versus* morcegos e esfingídeos (Muchhala *et al.* 2009; Avila Jr. & Freitas 2011).

Estudos com o enfoque de grupos funcionais em comunidades buscam determinar a associação entre estes grupos e fenótipos florais (Arroyo *et al.* 1982; Ramírez 1989; Oliveira & Gibbs 2000; Freitas & Sazima 2006), distribuição temporal (Freitas & Sazima 2006), estratos da floresta (Kress & Beach 1994), gradientes de altitude (Arroyo *et al.* 1982) ou medidas do grau de especialização-generalização (Ramírez 2004; Freitas & Sazima 2006). Já a efetividade de grupos funcionais na polinização em nível de comunidades tem sido inferida através de dados

de frequência de visitas, partindo do pressuposto da existência de correlação entre frequência e efetividade dos polinizadores (Vázquez *et al.* 2009b). Se as espécies de um grupo funcional são realmente redundantes em termos de efetividade na polinização é uma questão em aberto, a qual será mais bem compreendida à medida que mais estudos sobre os efeitos da polinização no sucesso reprodutivo e a relação entre sistemas reprodutivos e de polinização sejam desenvolvidos (Kress & Beach 1994; Wolowski *et al.* 2013b).

Determinando o grau de especialização e generalização de sistemas de polinização

A análise da especialização ecológica (ver Introdução da seção 3 nesse livro) é importante para a compreensão de certos processos nas comunidades, particularmente em questões relacionadas a diversidade de polinizadores e de plantas, exclusão competitiva e partilha de recursos e mecanismos dependentes de densidade. De modo operacional, as plantas podem ser classificadas de acordo com três tipos básicos de especialização em relação à polinização: ecológica, funcional e fenotípica (ver Introdução da seção 3 nesse livro, Ollerton *et al.* 2007). A aplicação de determinado tipo (*e.g.*, funcional em detrimento de ecológico) pode levar a conclusões bastante distintas, mesmo quando os dados empíricos são os mesmos. Por exemplo, 91% das plantas de uma comunidade foram consideradas generalistas tomando o número de espécies de polinizadores (Waser *et al.* 1996) e, a partir da mesma base de dados, 75% das espécies foram classificadas como especialistas em certo grupo funcional de polinizadores (Fenster *et al.* 2004). Padrões semelhantes a estes são encontrados quando se aplica a ideia dos três tipos de especialização em uma perspectiva zoocêntrica das interações.

A composição dos polinizadores em uma comunidade varia entre anos e isso pode afetar a determinação dos graus de especialização. Em uma comunidade mediterrânea, amostrada intensamente ao longo de quatro anos consecutivos, foi registrada alta substituição temporal nas interações entre pares de espécies, de modo que plantas e polinizadores especialistas em um ano interagiram com parceiros diferentes em outros anos (Petanidou & Ellis 1993). Deste modo, medidas em curtos períodos ou com esforço amostral limitado podem superestimar o grau de especialização ecológica nas comunidades (ver item “Estudos a partir das interações”). O uso do conceito de especialização funcional (ver Introdução da seção 3 nesse livro) alivia os efeitos dessas variações temporais.

Fatores estruturadores das interações planta-polinizador

Competição e facilitação

Competição tem sido considerada o principal processo estruturador de comunidades pelos estudos em ecologia nas últimas décadas, refletindo a influência do conceito de nicho (Pawn 2013). Assim, diversos estudos interpretam os padrões relacionados à coexistência de espécies de plantas que compartilham polinizadores e vice-versa, como respostas à competição. As principais abordagens neste sentido tratam do tamanho e da sobreposição de nichos (divergências nas características morfológicas e recursos florais, na fenologia de floração, no comportamento e nas taxas de visitação de polinizadores e no grau de especialização-generalização das interações) e da quantidade e qualidade do pólen recebido pelas flores, com consequente efeito no sucesso reprodutivo das plantas. Apesar do acúmulo de argumentos plausíveis sobre a relevância da competição nas interações

planta-polinizador, poucos estudos demonstraram efetivamente sua importância (ver Mitchell *et al.* 2009).

A maneira mais direta de avaliar a importância da competição interespecífica é por meio de experimentos que adicionam indivíduos de uma espécie a populações de outras espécies, mantendo constante a densidade total de plantas (Keddy 1989). Alguns estudos com esta metodologia têm demonstrado que a interação entre espécies de plantas mediada por polinizadores envolve a transferência interespecífica de pólen (Brown *et al.* 2002), enquanto outros não detectaram efeitos de transferência interespecífica de pólen influenciando o sucesso reprodutivo das espécies (Rathcke 1983; Waser 1983; Feinsinger 1987; Morales & Traveset 2008; Mitchell *et al.* 2009). Estudos deste tipo envolvem conjuntos pequenos de espécies em situações experimentais simplificadas (Brown *et al.* 2002), o que pode ser pouco realístico em relação à complexidade das comunidades reais. Tais estudos experimentais com poucas espécies podem ser úteis para a identificação de mecanismos que influenciam a coexistência de espécies (Armbruster 1995), mas raramente permitem avaliar os processos determinantes da estruturação das comunidades. Inferências diretas provenientes de estudos experimentais em comunidades requerem grande número de unidades amostrais, já que exigem a medição da resposta em todas as combinações de pares de espécies (Mitchell *et al.* 2009).

Adicionalmente aos efeitos da competição nas interações planta-polinizador, os processos de facilitação também têm sido indicados como estruturadores das comunidades (Feldman *et al.* 2004). A importância relativa de competição e de facilitação pode se alternar em distintas escalas temporais e espaciais, como, por exemplo, quando o aumento da densidade de plantas causa uma mudança de facilitação para competição,

uma vez que plantas mais abundantes ou ricas em recursos monopolizam as visitas dos polinizadores (Rathcke 1983; Ghazoul 2006).

Fenologia de floração

Os ciclos fenológicos das plantas e dos animais são um aspecto central da ecologia das comunidades, afetando a disponibilidade de recursos e as interações entre organismos. Estas oscilações são evidentes nos ambientes com sazonalidade climática marcada, mas, mesmo em ambientes de baixa sazonalidade, as comunidades são organizadas temporalmente (Lieth 1974). Comunidades tropicais apresentam flores o ano todo, porém com substituição das espécies em floração ao longo dos meses (Newstrom *et al.* 1994). Isso conduz a uma redução na sobreposição de floração entre espécies na comunidade, o que tem sido interpretado (Frankie *et al.* 1974; Stiles 1977) como uma maneira efetiva de as plantas evitarem a competição por polinizadores (“hipótese da partilha de polinizadores”). Os padrões de floração também podem ser interpretados sob a luz de processos de facilitação, tanto difusa como par a par (*sensu* Sargent & Ackerly 2008). Neste sentido, o florescimento de forma agregada de espécies que partilham o mesmo grupo de polinizadores tem sido associado ao incremento nas taxas de visitação e diversidade de polinizadores (Rathcke 1983; Sakai 2001). O suporte empírico para esta hipótese advém de alguns poucos estudos manipulativos com plantas herbáceas de ambientes temperados e alpinos, nos quais se mediram a visitação e o sucesso reprodutivo em situações distintas de densidade e composição de espécies (Ghazoul 2006; Liao *et al.* 2011).

A identificação da fenologia de floração como um dos principais organizadores das interações planta-polinizador tem sido feita tanto a partir de observações naturalísticas em dada comunidade (Frankie *et al.*

1974; Buzato *et al.* 2000) como em trabalhos utilizando análises de redes de interações em conjuntos de dados mais amplos (Encinas-Viso *et al.* 2012; Vizentin-Bugoni *et al.* 2014). Por exemplo, a baixa sobreposição de floração nas comunidades, resultando em uma sequência de plantas florescendo, garantiria o fluxo de recursos florais aos polinizadores de uma área. Esta ideia, proposta pela primeira vez para morcegos por G.M. Allen em 1939 (*apud* Frankie *et al.* 1974), foi seguida em estudos com diferentes grupos de polinizadores. Em geral, a existência de padrão de floração agregado ou sequencial tem sido indicada a partir da análise visual de fenogramas de atividade de floração das espécies, sem suporte estatístico (Ulrich & Gotelli 2007). Testes mais consistentes sobre como mecanismos de facilitação e competição afetam a organização temporal da floração em escala de comunidades são de grande interesse, incluindo também a intensidade de floração. Além disso, interações antagonistas, como predação de flores, podem ser agentes de seleção sobre a fenologia de floração (Bronstein 2001).

Oferta de recursos florais

Polinizadores buscam recursos alimentares em flores, que em geral fornecem nutrientes e energia essenciais à sua dieta e para reprodução. Entre os recursos alimentares, o néctar predomina entre as angiospermas e é a principal fonte energética na dieta dos polinizadores (Opler 1983). O consumo de néctar, por exemplo, permite a manutenção da alta taxa metabólica nos beija-flores (Capítulo 14) e é essencial na alimentação das abelhas e de suas larvas (Capítulo 9). Tal fonte de recurso gera competição tanto intra- quanto interespecífica, o que pode influenciar os processos populacionais e, consequentemente, as abundâncias relativas de polinizadores (Nicolson 2007). A função

primordial do néctar floral é recompensar polinizadores e, por isso, sua produção é supostamente submetida à seleção imposta por estes animais (Baker & Baker 1982). Assim, espera-se que características do néctar de plantas polinizadas pelo mesmo grupo de animais mostrem convergência devido à seleção mediada pelos polinizadores (Baker & Baker 1982; Opler 1983). Testes para tal ideia têm resultados conflitantes, mas a produção de açúcar pode estar relacionada ao tamanho do corpo e requerimento energético dos polinizadores (Cruden *et al.* 1983).

Medidas de volume, composição, concentração e distribuição espacial do néctar (Capítulo 6) são comuns em estudos de biologia da polinização (Kearns & Inouye 1993), porém os padrões de produção de néctar têm sido pouco explorados nos estudos em comunidades. Por exemplo, a disponibilidade de néctar em uma comunidade de 587 plantas nectaríferas em floresta tropical seca na Costa Rica variou sazonalmente, além de variar dentro e entre tipos de *habitats* para diferentes grupos de polinizadores (Opler 1983; McDade & Weeks 2004). Estudos dessa natureza exigem avaliações da distribuição espacial e temporal do recurso em diversas espécies em relação à frequência de visitas dos polinizadores, o que requer enorme esforço amostral em campo, apesar da simplicidade metodológica.

A distribuição espacial e temporal dos recursos florais influencia o movimento dos polinizadores e, consequentemente, o fluxo de pólen entre as plantas (Kearns & Inouye 1993). A teoria do forrageio ótimo (MacArthur & Pianka 1966) prediz que um organismo se comporta de modo a maximizar a obtenção de energia por unidade de tempo. Assim, o comportamento de forrageio dos polinizadores pode variar em resposta a variações no néctar, por exemplo, alterando a frequência de visitas às plantas, o tempo de permanência na flor, o número de flores

visitadas e a distância de voo após partida (Rathcke 1992). Esta resposta comportamental à quantidade de recursos pode ter efeitos sobre a reprodução das plantas. Por exemplo, em um estudo experimental, a mudança de comportamento em resposta à adição de recurso implicou aumento de autopolinização em uma orquídea polinizada por vespas (Jersáková & Johnson 2006). Quando os polinizadores competem por recursos, o forrageio ótimo resulta em algum grau de partilha de recursos e algumas espécies podem deixar de explorar recursos acessíveis da comunidade (Possingham 1992). Por outro lado, também já foi observado aumento na amplitude da dieta dos polinizadores com aumento da competição (Fontaine *et al.* 2008). Desta forma, as mudanças comportamentais dos polinizadores podem se dar por interferência competitiva, tanto entre espécies que defendem recursos, quanto entre espécies não territoriais (Feinsinger 1976; Inouye 1978). Por exemplo, beija-flores territoriais dominam áreas ricas em recurso e modificam o padrão de forrageio das demais espécies, enquanto áreas com baixa oferta de recurso (i.e., poucas espécies ou espécies com baixa produção de flores) estão mais associadas à visita de beija-flores não territoriais (Feinsinger 1976).

Do ponto de vista da planta, a produção de néctar deve prover recurso suficiente para atrair os polinizadores, mas não em quantidade demasiadamente elevada a ponto de reduzir o deslocamento dos polinizadores e, consequentemente, o transporte do pólen entre indivíduos (Klinkhamer & de Jong 1993). Outro efeito relevante de mudanças temporais em volume, concentração, viscosidade e composição do néctar é o aumento da diversidade de polinizadores (Corbet *et al.* 1979), o que pode levar à mistura e deposição de pólen heteroespecífico no estigma. Esta mistura de pólen pode dificultar a fecundação (Mitchell *et al.* 2009). Assim, o sucesso reprodutivo

das plantas da comunidade é influenciado pela resposta dos polinizadores a fatores como volume médio de néctar por flor, variação do néctar dentro da planta, diversidade de recursos, distribuição espacial e temporal e competição intra- e interespecífica (Rathcke 1992).

Redes de interações planta-polinizador

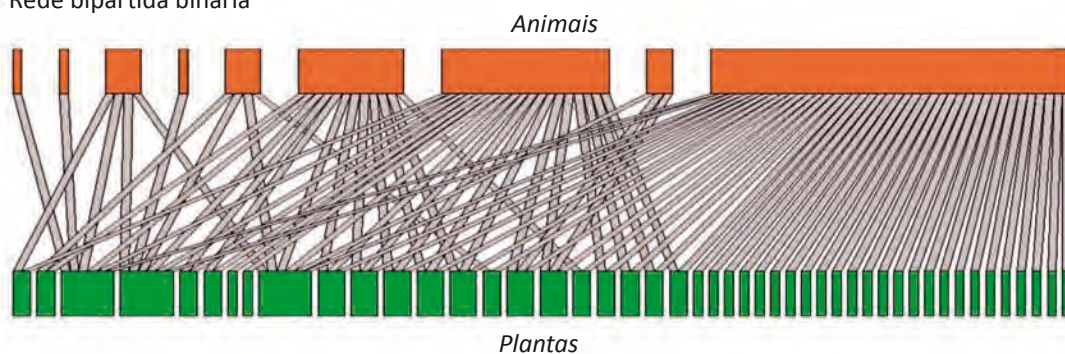
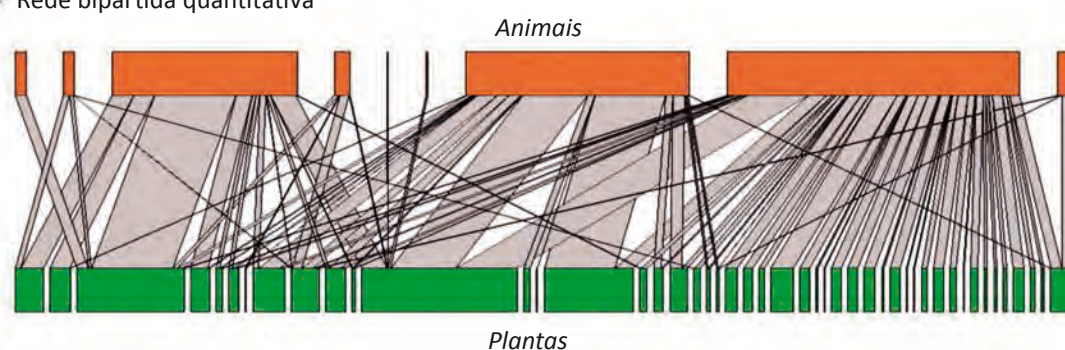
O que são redes?

A compreensão das relações entre plantas e polinizadores no nível de comunidades ecológicas tem sido impulsionada pela abordagem de redes de interações mutualísticas (Jordano 1987; Lewinsohn *et al.* 2006; Bascompte & Jordano 2007; Vázquez *et al.* 2009a). As redes de interações geralmente são representadas graficamente na forma de grafos bipartidos (Figs. 17.1 A,B). Chamam-se bipartidos porque possuem dois conjuntos de espécies e não há interações dentro de cada grupo. Em um grafo, cada espécie de planta e polinizador na comunidade é representada por um nó (ou nodo) e estes nós são conectados por ligações (*links*) que representam as interações observadas entre as espécies (Bascompte & Jordano 2007). Redes podem ser representadas também na forma de matrizes, que são binárias – se consideram apenas presença (1) ou ausência (0) da interação (Fig. 17.1 C) – ou quantitativas – se alguma medida da intensidade for atribuída a cada interação observada (Fig. 17.1 D). A partir destes dados, a estrutura das redes de interações tem sido descrita e interpretada quanto às suas características por um conjunto de métricas de redes (Jordano 1987; Lewinsohn *et al.* 2006; Bascompte & Jordano 2007; Vázquez *et al.* 2009a; Tylianakis *et al.* 2010). Esta abordagem tem proporcionado a identificação de padrões e processos organizadores das comunidades de plantas e polinizadores sob uma

nova perspectiva e fornecido um instrumento analítico promissor e potente para o teste de questões inéditas e antigas envolvendo interações (Vázquez *et al.* 2009b).

Padrões em redes planta-polinizador

Entre os padrões recorrentemente identificados nas redes planta-polinizador, destacam-se: 1) a conectância incompleta, ou seja, apenas uma parte das interações possíveis realmente ocorre; 2) em geral há mais espécies de polinizadores que de plantas, na razão aproximada de 4:1; 3) a maioria das espécies interage com poucos parceiros, enquanto poucas espécies interagem com muitos parceiros; 4) a maioria das interações é fraca (i.e., pouco frequente), enquanto poucas são fortes; 5) a força das interações é assimétrica, ou seja, quando uma espécie A depende fortemente de uma espécie B, há uma tendência de que B dependa fracamente de A. Alguns destes padrões se refletem nas topologias aninhada e/ou modular, que são frequentemente identificadas nestas redes. O aninhamento ocorre quando as espécies especialistas interagem com as generalistas, as generalistas interagem entre elas e não há interação entre as especialistas (Fig. 17.1 E), e a modularidade consiste em subconjuntos de espécies que interagem mais entre si que com as demais espécies da rede, formando módulos de interações (Fig. 17.1 F) (Bascompte & Jordano 2007; Vázquez *et al.* 2009a). Tanto a detecção do padrão topológico aninhado quanto a do modular podem ser realizadas através de modelos nulos (Lewinsohn *et al.* 2006; Ulrich & Gotelli 2007; Dormann *et al.* 2009; Vázquez *et al.* 2009b), os quais permitem a comparação da topologia observada da rede com o que seria esperado se as interações fossem estabelecidas ao acaso (Fig. 17.1 G). Idealmente, o ajuste da topologia observada

A — Rede bipartida binária**B** — Rede bipartida quantitativa**C** — Matriz binária

	P1	P2	P3	P4	P5	P6	P7
A1	1	1	1	1	1	1	1
A2	1	1	1	0	1	1	0
A3	1	1	1	1	1	0	0
A4	1	1	1	0	0	0	0
A5	1	1	0	0	0	0	0

D — Matriz quantitativa

	P1	P2	P3	P4	P5	P6	P7
A1	56	21	7	7	3	5	1
A2	8	5	2	0	4	2	0
A3	5	9	3	3	2	0	0
A4	3	3	3	0	0	0	0
A5	2	1	0	0	0	0	0

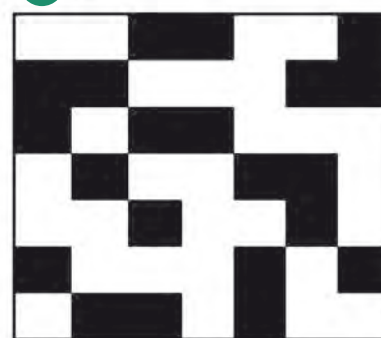
E — Rede aninhada**F** — Rede modular**G** — Rede aleatória

Figura 17.1 Redes de interações. Grafo binário (A) e quantitativo (B) entre beija-flores (laranja) e plantas (verde) (Vizentin-Bugoni *et al.* 2014); matrizes hipotéticas binárias (C) e quantitativa (D); topologia aninhada (E), modular (F) e aleatória (G), apesar das conectâncias iguais (21 interações).

deve ser confrontado com as diferentes possibilidades estruturais previstas teoricamente (Lewinsohn *et al.* 2006), pois a identificação de um padrão topológico não exclui a possibilidade de ocorrência de outro. Por exemplo, redes planta-polinizador modulares podem apresentar, ao mesmo tempo, estrutura aninhada no interior dos módulos (Olesen *et al.* 2007; Fortuna *et al.* 2010).

Processos estruturadores de redes planta-polinizador

Um passo seguinte à descrição de padrões ecológicos é a investigação dos processos e mecanismos que os geram. Em redes planta-polinizador, os padrões são determinados por diferentes fatores, não mutuamente exclusivos, os quais derivam de processos ecológicos, evolutivos e históricos, que influenciam direta ou indiretamente as interações nas comunidades (Bascompte & Jordano 2007; Vázquez *et al.* 2009a; Vizentin-Bugoni *et al.* 2014). A abundância relativa das espécies é reconhecida como um dos determinantes do estabelecimento das interações, já que espécies mais abundantes possuem probabilidades maiores de encontrar e interagir com parceiros que aquelas espécies mais raras (processo também chamado de “neutralidade de interação”). A distribuição espaço-temporal das espécies e as características fenotípicas também influenciam as redes de interações, seja porque espécies que não coocorrem no tempo ou no espaço não podem interagir, seja por desacoplamento morfológico (*e.g.*, polinizadores com aparelho bucal curto são incapazes de obter néctar legitimamente em flores tubulares demasiadamente longas) (Jordano 1987; Vázquez *et al.* 2009a; Vizentin-Bugoni *et al.* 2014).

As relações filogenéticas também podem influenciar as redes de interações, sendo que grupos de plantas aparentadas tendem a interagir com

polinizadores também aparentados, embora este tópico ainda não tenha sido amplamente explorado (Capítulo 18) (Vázquez *et al.* 2009a). Para avaliar esta questão, é possível, por exemplo, criar cenários de interação hipotéticos considerando distintos processos estruturadores e, então, medir o ajuste de cada cenário hipotético em relação ao que foi observado na natureza (Vázquez *et al.* 2009b; Vizentin-Bugoni *et al.* 2014). Estudos deste tipo têm apontado que a abundância das espécies é o principal mecanismo determinante das interações (e de suas frequências) nas comunidades planta-polinizador (Vázquez *et al.* 2009a). Entretanto evidências recentes derivadas de um estudo com beija-flores e plantas na Floresta Atlântica desafiam este paradigma por demonstrarem que desacoplamentos na distribuição temporal e entre tamanhos de corola e comprimentos de bico impõem restrições às interações das espécies (“interações proibidas”), as quais podem ser relativamente mais importantes que as abundâncias. Além disso, este estudo recomenda a escolha criteriosa das métricas de redes quando o interesse é investigar quais mecanismos estruturam as redes e desencoraja o uso de frequência de interações como um substituto para a medida da abundância de espécies, o que tem sido um procedimento frequente em estudos com redes. Este artifício pode subestimar a importância das interações proibidas em detrimento da abundância, enviesando a compreensão dos mecanismos geradores dos padrões de interações (Vizentin-Bugoni *et al.* 2014).

Principais métricas para descrever redes e algumas de suas aplicações

Entre as métricas de rede mais comumente usadas estão aninhamento, conectância, diversidade e equitatividade de interações, especialização e modularidade

(Blüthgen *et al.* 2006; Albrecht *et al.* 2007; Tylianakis *et al.* 2007; Albrecht *et al.* 2010; Tylianakis *et al.* 2010; Devoto *et al.* 2012), as quais serão brevemente discutidas a seguir.

A compreensão das interações mutualísticas em nível de comunidade foi enormemente influenciada pela detecção recorrente de aninhamento (Bascompte *et al.* 2003). Esta descoberta vai contra a noção disseminada anteriormente de que a especialização era simétrica entre mutualistas (i.e., especialistas interagindo com especialistas e generalistas com generalistas). Em redes aninhadas ocorre um núcleo denso de interações entre as espécies generalistas ao qual o restante da comunidade está conectado. Esta estrutura aninhada pode ser importante na atenuação das extinções secundárias ou flutuações temporais na abundância de polinizadores especialistas (Tylianakis *et al.* 2010), sendo que o aninhamento tende a ser mais acentuado em comunidades com altas diversidade (Lewinsohn *et al.* 2006) e estabilidade (Encinas-Viso *et al.* 2012). A relação entre aninhamento e estabilidade das comunidades pode ter implicações para a conservação, uma vez que, em simulações computadorizadas, as redes de interações são resistentes à perda de especialistas e suscetíveis à perda de generalistas (Kaiser-Bunbury *et al.* 2010). Entretanto, estudos experimentais sugerem que o efeito da perda de um polinizador é mais complexo e pode ser mais acentuado que o predito pelas simulações (Brodi & Briggs 2013).

A conectância é uma métrica que descreve a proporção das interações observadas em relação ao total de interações possíveis (May 1972; Jordano 1987; Jordano *et al.* 2006). Sua aplicação se baseia na ideia de que redes mais conectadas possuem maior redundância ecológica e de que isso promoveria maior estabilidade na rede de interações (May 1972; Thébault & Fontaine 2010; Tylianakis *et al.*

2010), embora ainda exista controvérsia sobre esta relação (Allesina & Tang 2012). A partir da ideia de que redundância gera estabilidade, a noção de que conectância e degradação ecológica são relacionadas negativamente se estabeleceu na literatura, embora faltem evidências empíricas (Heleno *et al.* 2012). Um aspecto interessante desta métrica é que redes com a mesma conectância podem ser estruturalmente muito distintas. Por exemplo, as três redes hipotéticas de mesmo tamanho (sete polinizadores e sete plantas) da Fig. 17.1 possuem mesma conectância (0,43, i.e., 43% das interações possíveis), mas diferem quanto à topologia, sendo uma das redes aninhada (Fig. 17.1 E), outra modular (Fig. 17.1 F) e outra aleatória (Fig. 17.1 G). Portanto comunidades superficialmente semelhantes podem ser radicalmente diferentes em sua estrutura, o que pode refletir processos estruturadores diferentes e possuir implicações distintas para resiliência e dinâmica das comunidades.

A diversidade de interações é uma métrica análoga à diversidade de espécies, de modo que trata as interações como se fossem espécies ocorrendo em diferentes frequências (Devoto *et al.* 2012). Já a equitatividade de interações mede o quão uniformemente estão distribuídas as frequências das interações entre pares de espécies (Tylianakis *et al.* 2007). Ambas as métricas incorporam a natureza quantitativa das interações (Bersier *et al.* 2002) e podem ser utilizadas para explorar questões associadas à estabilidade das comunidades, sendo que maiores valores de diversidade e equitatividade de interações tendem a ocorrer em comunidades com menor grau de perturbação (Albrecht *et al.* 2007; Tylianakis *et al.* 2007) e em estágios sucessionais mais avançados (Albrecht *et al.* 2010; Devoto *et al.* 2012).

O nível de especialização das interações na rede como um todo pode ser descrito através do índice H_2' (Blüthgen *et al.* 2006), que expressa a

complementaridade ou exclusividade das interações. Este índice só pode ser calculado para redes quantitativas, porque considera a frequência de interações, sendo resistente às diferenças no esforço amostral, o que permite a comparação menos enviesada de diferentes redes de interações (Blüthgen *et al.* 2006). Por exemplo, através dessa métrica foi encontrada associação entre o nível de especialização em redes de interações planta-beija-flor e a estabilidade climática do passado, a pluviosidade contemporânea e a riqueza de espécies (Dalsgaard *et al.* 2011).

A ocorrência de módulos presume a existência de especialização na comunidade, a qual pode ser atribuída a diferentes fatores (Lewinsohn *et al.* 2006; Olesen *et al.* 2007; Martín-González *et al.* 2012). Primeiro, a heterogeneidade ambiental pode determinar que especialistas em um determinado *habitat* interajam mais entre si que com espécies que ocorrem em outros *habitats*. Neste caso, espera-se que a modularidade seja detectada em estudos que envolvam amostragem em ampla escala espacial. Segundo, modularidade pode ser determinada pela variação temporal (fenologia das espécies) nas comunidades, em que trocas de polinizadores ao longo do tempo e florações curtas favorecem a formação de subconjuntos de interações entre espécies (Martín-González *et al.* 2012). Terceiro, os fatores relacionados a limitações impostas por restrições morfológicas, funcionais ou filogenéticas também podem estar relacionados à modularidade (Lewinsohn *et al.* 2006; Olesen *et al.* 2007). Esta ideia sustenta, em parte, o conceito de síndromes de polinização, em que se espera encontrar módulos constituídos por diferentes grupos de polinizadores e pelas plantas a eles associadas (Danieli-Silva *et al.* 2012; Martín-González *et al.* 2012). Neste sentido, a detecção de módulos é mais improvável em estudos focados em subconjuntos

de interações da comunidade, como, por exemplo, redes de beija-flores e suas plantas em comparação àqueles estudos que consideram os diferentes grupos de polinizadores.

Perspectivas para os estudos com redes planta-polinizador

Redes de interações não são estruturas estáticas e podem variar em diferentes escalas espaçotemporais. A incorporação de aspectos relacionados à dinâmica temporal e à estruturação espacial das interações planta-polinizador (Olesen *et al.* 2007; Alarcón *et al.* 2008; Burkle & Alarcón 2011; Dupont & Olesen 2012) é necessária para o avanço na compreensão da estrutura e dinâmica das redes e do funcionamento e manutenção da diversidade dos ecossistemas (Sabatino *et al.* 2010; Aizen *et al.* 2012; Devoto *et al.* 2012; Encinas-Viso *et al.* 2012). Também é necessário o incremento na abrangência e qualidade dos dados de ecossistemas mais complexos, como as florestas tropicais do Brasil, e que estes dados sejam baseados em amostragens intensivas e com métodos complementares (i.e., amostragem fitocêntrica e zoocêntrica). Exemplos com outros tipos de redes de interações ecológicas são encorajadores, porque demonstram que este tipo de estudo é possível mesmo em ecossistemas com elevada diversidade (Donatti *et al.* 2011; Lewinsohn & Cagnolo 2012). Além disso, avanços na compreensão dos processos que determinam a organização das redes dependem crucialmente da coleta adequada de dados sobre estes mecanismos estruturadores (*e.g.*, abundâncias, sobreposição fenológica, acoplamento morfológico, preferência por *habitats* das espécies), a qual deve ser realizada concomitantemente à detecção das interações para a construção das redes (Vizentin-Bugoni *et al.* 2014).

Interações planta-polinizador sob a perspectiva de montagem de comunidades

Como funcionam as regras de montagem?

A maioria dos estudos atuais sobre estruturação de comunidades, pela perspectiva de regras de montagem, foca em como as condições abióticas, as interações competitivas e facilitadoras entre espécies e os processos neutros influenciam a composição, abundância e distribuição espacial das plantas e animais na comunidade. Os padrões de coocorrência destas espécies vão determinar a estrutura das diferentes comunidades e estes padrões são gerados por diferentes processos.

Por exemplo, em maior escala, processos biogeográficos/históricos determinam quais possíveis espécies ou linhagens estarão presentes regionalmente. Em escala mais local, processos neutros podem determinar a colonização de determinada área, a partir de um dado conjunto (*pool*) de espécies. Isto é, a chegada destas espécies em um dado local vai também depender da filtragem ambiental, pois apenas espécies que suportam as condições ambientais locais poderão colonizar uma dada área. Além disso, a coexistência das espécies em uma comunidade local dependerá de interações bióticas, tanto competitivas quanto positivas, como a facilitação (Webb *et al.* 2002; Cavender-Bares *et al.* 2009; Baraloto *et al.* 2012).

Nesse tipo de estudo busca-se inferir quais dos processos exemplificados anteriormente determinam os padrões de coocorrência de espécies, como, por exemplo, através de medidas de distância filogenética, conservação e convergência de nicho e similaridade funcional (Webb *et al.* 2002; Cavender-Bares *et al.* 2009; Baraloto *et al.* 2012). Apesar de fundamentais

para o estabelecimento das comunidades, as interações mutualísticas entre plantas e animais praticamente não têm sido consideradas nos estudos sobre regras de montagem (Armbruster 1995; mas veja Chazdon *et al.* 2003; Sargent & Ackerly 2008; McEwen & Vamosi 2010; Prawn 2013), constituindo um campo de estudo promissor. O arcabouço teórico em ecologia de comunidades e o instrumental analítico disponível constituem uma ampla base de referência para estudos que relacionem regras de montagem e as interações planta-polinizador, seja a partir de bases de dados existentes, seja em estudos especificamente planejados para esta abordagem.

Para tanto, um primeiro desafio é estabelecer um arcabouço conceitual, que seja suficiente para: 1) definir quais características das interações planta-polinizador constituem atributos funcionais importantes para estudos sobre regras de montagem de comunidades (McGill *et al.* 2006); 2) estabelecer previsões testáveis sobre a relação destes atributos funcionais com os processos dominantes na estruturação da comunidade (Sargent & Ackerly 2008); e 3) determinar de que modo e em que grau estes atributos influenciam os parâmetros demográficos das espécies coocorrentes. Buscando preencher esta lacuna, Sargent & Ackerly (2008) compilaram resultados empíricos e apresentaram previsões sobre a distribuição de síndromes de polinização em relação ao grau de conservação de atributos ecológicos e à estruturação filogenética da comunidade. Neste capítulo expandimos a proposta de Sargent & Ackerly (2008), primeiramente com a ideia de que as síndromes de polinização deveriam ser substituídas por grupos funcionais de plantas e polinizadores (Fontaine *et al.* 2006). A interação mutualística entre plantas e polinizadores é tratada aqui como um processo organizador da comunidade em relação aos efeitos relativos da filtragem, facilitação e competição sobre a distribuição de atributos

fenotípicos. Propomos predições sobre diversidade funcional em relação à biologia floral (morfologia, dinâmica de antese e produção de recursos), fenologia de floração e limitação polínica do conjunto de espécies da comunidade (Fig. 17.2 e subitens adiante).

O uso de síndromes de polinização em estudos sobre montagem de comunidades reduz em uma única categoria a alta dimensionalidade que caracteriza os fenótipos florais. Por outro lado, quando usadas como medida de diversidade funcional, podem violar as premissas básicas de indicação de atributos funcionais em estudos de montagem de comunidades, pois desconsideram parte relevante das interações entre plantas e polinizadores na comunidade (Waser *et al.* 2011). O uso de grupos funcionais (ver item “Estudos a partir de grupos funcionais”) em estudos sobre montagem de comunidades supera esta limitação por incorporar a fauna de polinizadores nas predições. O uso de grupos funcionais pode incluir tanto os atributos fenotípicos das flores e dos polinizadores, individualmente, quanto o conjunto de atributos, constituindo morfoespaços multivariados dos atributos (Eaton *et al.* 2012).

A facilitação ou a filtragem ambiental geram similaridade ecológica entre as espécies que compõe uma dada comunidade local, conduzindo à agregação fenotípica (Webb *et al.* 2002) (Fig. 17.2). Opostamente, interações bióticas como a competição dificultam a coexistência de espécies ecologicamente similares, levando a limitação de similaridade, partição de nicho, complementaridade no uso dos recursos ou mesmo à exclusão competitiva (Gause 1934; Hutchinson 1959; MacArthur & Levins 1967; Chesson 2000). Neste último cenário, a competição geraria dispersão fenotípica (Webb *et al.* 2002) (Fig. 17.2). Na proposição de predições de padrões feita a seguir, assumimos que a montagem da comunidade e a coocorrência de espécies são ditadas primariamente

por um único processo dominante que acarreta padrões fenotípicos amplos de diversidade funcional e sobre o qual ajustes fenotípicos finos vão se estabelecer (Fig. 17.2).

Facilitação e filtragem ambiental na montagem de comunidades planta-polinizador

Quando processos de filtragem ou facilitação mediada por polinizadores são dominantes na montagem da comunidade, é esperado que as espécies apresentem características florais semelhantes (*e.g.*, forma e tamanho das flores, tipo e quantidade de recurso floral) como padrões fenotípicos amplos, que determinam quais polinizadores são atraídos e podem acessar os recursos florais.

No caso de predomínio de facilitação, a maior semelhança nos atributos florais levaria à maior atração de polinizadores em comparação ao que cada espécie teria caso fosse fenotipicamente distinta das demais (Rathcke 1983). Ajustes finos na biologia floral das espécies são esperados neste caso, de modo a evitar os efeitos negativos da mistura de pólen interespecífico no sucesso reprodutivo (Feldman *et al.* 2004; Moeller 2004). Estes ajustes finos podem se dar como divergências na morfologia floral (posição de anteras e estigma) ou horário de antese, por exemplo, de modo que as vantagens advindas com a maior atração de polinizadores não sejam menores que as desvantagens sobre o sucesso reprodutivo decorrente da mistura de pólen (Goulson 1994). Nesse cenário, a variação dos atributos florais será menor que o esperado ao acaso (*i.e.*, que a variação obtida com modelos nulos) e menor que a variabilidade em comunidades dominadas por competição (ver Schmera *et al.* 2009, para exemplo com características ecofisiológicas). Expectativas semelhantes são esperadas

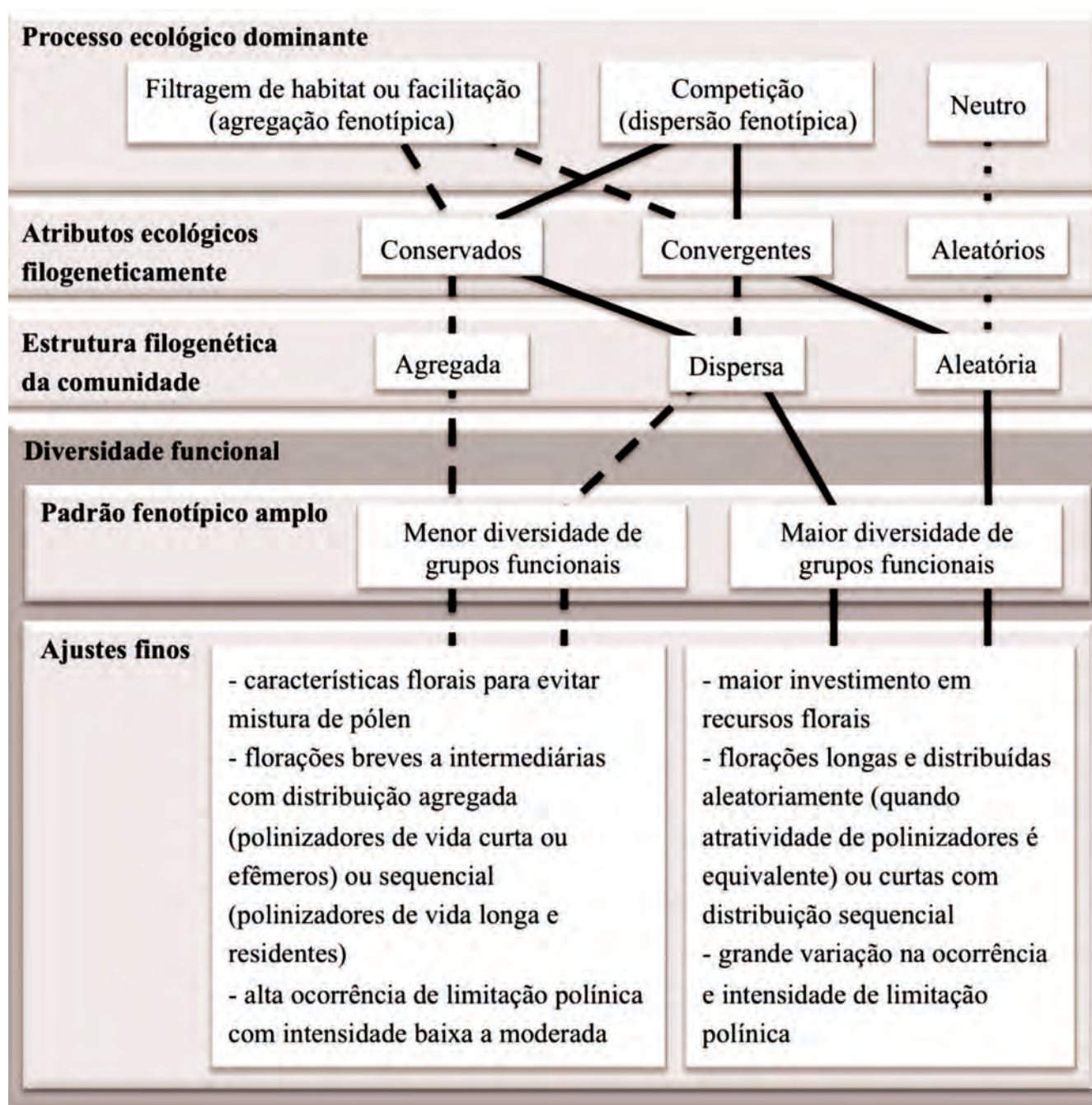


Figura 17.2 Regras de montagem de comunidades e as interações planta-polinizador (expandido de Webb *et al.* 2002; Sargent & Ackerly 2008). Linhas indicam padrões esperados de diversidade funcional e estrutura filogenética em resposta ao grau de conservação dos atributos e ao processo ecológico dominante.

entre os polinizadores, como, por exemplo, ajustes finos em forrageio preferencial em diferentes estratos ou *habitats* (Snow & Snow 1972; Kodric-Brown *et al.* 1984) e na constância floral (Esfeld *et al.* 2009).

Em relação à fenologia de floração, pode ocorrer facilitação por atração conjunta ou por manutenção conjunta (*sensu* Moeller 2004). Para grupos de plantas dependentes de polinizadores de vida curta ou efêmeros

na comunidade (*e.g.*, espécies com alta mobilidade, como aquelas migratórias), maior atratividade de polinizadores será vantajosa caso as espécies tenham sobreposição de sua época de floração (facilitação por atração conjunta) (Kaehler *et al.* 2005), a fim de se beneficiar da maior atratividade de polinizadores, o que levaria a um padrão agregado com florações breves (Eaton *et al.* 2012). Este padrão também seria esperado caso as condições abióticas exercessem filtragem na fenologia, com agregação da fenologia de várias espécies no mesmo período. Para espécies polinizadas por animais de vida longa e com populações residentes, como vertebrados e abelhas sociais, é esperado que florações sequenciais estejam associadas à facilitação, pois a manutenção das populações ao longo do ano é um fator essencial (facilitação por manutenção conjunta). Embora tratados separadamente aqui, a definição da sobreposição ou não de nicho reprodutivo das plantas envolve a avaliação conjunta da fenologia, os atributos florais e as interações com polinizadores.

Competição na montagem de comunidades planta-polinizador

Quando a competição é o processo dominante na montagem da comunidade, é esperado que a coexistência entre as espécies envolva forças estabilizadoras (*i.e.*, diferenciação de nicho), levando a maior diversidade de fenótipos florais ligados a diferentes polinizadores e menor pressão advinda de mistura de pólen (Fishman & Wyatt 1999). Desta forma, espera-se que um padrão de estruturação guiado por competição esteja também associado a uma menor variação nos atributos florais dentro dos grupos (ajustes finos) (Fig. 17.2). Por exemplo, a coocorrência de dezenas de espécies de *Pedicularis*, com sobreposição de floração e partilha de polinizadores, em ambientes montanhosos na China, resulta da divergência de atributos florais associados à

minimização de interferência reprodutiva, acarretando dispersão fenotípica, sendo que a estrutura filogenética das comunidades não diferiu do padrão gerado por modelos nulos (*i.e.*, padrão aleatório) (Eaton *et al.* 2012). Um conceito relacionado à estruturação por competição é o da complementaridade de atributos fenotípicos entre plantas e polinizadores, em que comunidades com maior diversidade funcional de polinizadores estão associadas à maior diversidade de plantas (Fontaine *et al.* 2006).

Partindo dos pressupostos da teoria do forrageio ótimo, os polinizadores buscarão o máximo de recursos com o menor gasto energético possível (MacArthur & Pianka 1966). Assim, é esperado que em um ambiente de competição pelos polinizadores haveria maior investimento médio na produção de recursos florais (*e.g.*, néctar, óleo, pólen), uma vez que taxas de visitação por polinizadores são correlacionadas à oferta de recursos florais (Real & Rathcke 1991). Em relação à fenologia, um padrão esperado é de florações mais longas, distribuídas aleatoriamente ao longo do ano, de modo que espécies menos atrativas aos polinizadores ampliem as chances de sucesso reprodutivo (ver Raine *et al.* 2007). Por outro lado, em um cenário de maior equivalência na atratividade de polinizadores (*i.e.*, quando o compartilhamento de polinizadores reduz as taxas de visitação de forma equitativa para ambas as espécies), o padrão esperado é de florações curtas e sequenciais, de tal forma que as espécies estabelecidas na comunidade evitariam os efeitos da competição direta (*i.e.*, princípio da partilha de polinizadores) (Fig. 17.2).

Medidas de sucesso reprodutivo como atributos funcionais

A efetividade dos polinizadores no sucesso reprodutivo das plantas é outra questão central nos estudos de biologia da polinização (Inouye *et al.* 1994; Freitas

2013). Do ponto de vista de funcionamento de ecossistemas, estruturação das comunidades e dinâmica das populações, a produção de sementes e seus efeitos nas etapas seguintes do recrutamento são a “razão de ser” do processo de polinização. Neste sentido, medidas de sucesso reprodutivo e limitação polínica (*sensu* Ashman *et al.* 2004) são atributos funcionais importantes para o entendimento da influência das interações planta-polinizador na montagem das comunidades (Sargent *et al.* 2011). Porém poucos estudos avaliaram o sucesso reprodutivo e a limitação polínica em nível de comunidade, de modo que atualmente não é possível a identificação de padrões gerais que facilitem a proposição de predições mais realísticas sobre a montagem de comunidades (mas ver Sargent *et al.* 2011; Wolowski *et al.* 2013a). Em uma comunidade dominada por facilitação, a limitação polínica pode ser disseminada, porém com intensidade baixa a moderada, uma vez que o serviço dos polinizadores seria distribuído de modo mais equitativo e as espécies teriam um nível subótimo de polinização (Fig. 17.2). Já em um cenário de dominância de mecanismos de competição, pode haver maior variação na ocorrência e intensidade (inclusive temporal) da limitação polínica, com tendência a uma distribuição bimodal, com espécies não limitadas e espécies que experimentam limitação polínica elevada (Fig. 17.2).

Desafios na aplicação da perspectiva de montagem de comunidades

A discussão das predições propostas anteriormente neste capítulo, por exemplo, sobre longevidade e mobilidade dos polinizadores *versus* padrões fenológicos, mostra que a variação inerente a um único atributo pode ter maior influência de um ou outro mecanismo organizador, inclusive de processos neutros ou características idiossincráticas da região em

que a comunidade está inserida (Pillar *et al.* 2009; Weiher *et al.* 2011; Fagan *et al.* 2014). Ademais, outros atributos dos organismos, como abundância, tamanho corporal, área de vida e ausência de nicho de regeneração, poderiam estar associados com um papel maior da neutralidade ou regionalidade na montagem de comunidades (Weiher *et al.* 2011). A convergência ou divergência de atributos fenotípicos pode também estar associada com a variação dentro do atributo, como, por exemplo, espécies muito frequentes podem apresentar maior divergência de cores das flores que espécies raras, pois estas últimas estariam se beneficiando, via facilitação, de polinizadores mais generalistas (McEwen & Vamosi 2010; Violle *et al.* 2012). Além disso, a teoria de coexistência contemporânea coloca em xeque alguns pressupostos de regras de montagem das comunidades. Por exemplo, competição associada a grandes diferenças de aptidão ecológica pode levar a um padrão de menor diversidade de atributos funcionais e agregação filogenética, o qual, portanto, não resultaria apenas de filtragem ambiental ou facilitação (Mayfield & Levine 2010). Por fim, pouco se sabe sobre o quanto e de que forma, atributos reprodutivos, como floração, polinizadores e fecundidade, influenciam a estrutura das populações de plantas na escala de comunidades.

Entender quais os mecanismos que determinam a coexistência das plantas que partilham polinizadores em uma comunidade, as quais apresentam floração sequencial ou sobreposta, maior ou menor similaridade no fenótipo floral e diferenças em abundância e distribuição espacial, ainda é um fascinante enigma para a ecologia (Armbruster 1995; Ghazoul 2006). As predições aqui propostas buscam fornecer uma base, ainda que heurística, para estudos que testem hipóteses em um contexto amplo. Esperamos assim motivar trabalhos sob esta perspectiva, para que sejam desenvolvidas hipóteses inseridas em um arcabouço

teórico que concilie o conhecimento acumulado acerca de montagem de comunidades e de interações planta-polinizador. Esta é uma tarefa desafiadora, mas entender as interações planta-polinizador em termos dos processos envolvidos na montagem de comunidades é relevante não apenas para o entendimento da estrutura e dinâmica das comunidades, mas também para a conservação das espécies de plantas e polinizadores e dos processos ecológicos nos quais elas estão envolvidas. Este entendimento ampliará nossa capacidade de prever os impactos das mudanças climáticas, das alterações na paisagem e de invasões de espécies exóticas no funcionamento das comunidades.

Referências bibliográficas

- Aizen, M.A.; Sabatino, M. & Tylianakis, J.M. 2012. Specialization and rarity predict nonrandom loss of interactions from mutualist networks. **Science**, 335, 1486-1489.
- Alarcón, R.; Waser, N.M. & Ollerton, J. 2008. Year-to-year variation in the topology of a plant-pollinator interaction network. **Oikos**, 117, 1796-1807.
- Albrecht, M.; Duelli, P.; Schmid, B. & Müller, C.B. 2007. Interaction diversity within quantified insect food webs in restored and adjacent intensively managed meadows. **Journal of Animal Ecology**, 76, 1015-1025.
- Albrecht, M.; Riesen, M. & Schmid, B. 2010. Plant-pollinator network assembly along the chronosequence of a glacier foreland. **Oikos**, 119, 1610-1624.
- Allesina, S. & Tang, S. 2012. Stability criteria for complex ecosystems. **Nature**, 483, 205-208.
- Araújo, A.C. & Sazima, M. 2003. The assemblage of flowers visited by hummingbirds in the "capões" of southern Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brazil. **Flora**, 198, 427-435.
- Armbruster, W.S. 1995. The origins and detection of plant community structure: Reproductive versus vegetative processes. **Folia Geobotanica & Phytotaxonomica**, 30, 483-497.
- Arroyo, M.T.K.; Primack, R.B. & Armesto, J.J. 1982. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of Central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. **American Journal of Botany**, 69, 82-97.
- Ashman, T.L.; Knight, T.M.; Steets, J.A.; Amarasekare, P.; Burd, M.; Campbell, D.R.; Dudash, M.R.; Johnston, M.O.; Mazer, S.J.; Mitchell, R.J.; Morgan, M.T. & Wilson, W.G. 2004. Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. **Ecology**, 85, 2408-2421.
- Avila Jr., R.S.; Cruz-Barros, M.A.; Correa, A.M. & Sazima, M. 2010. Tipos polínicos encontrados em esfingídeos (Lepidoptera, Sphingidae) em área de floresta atlântica do Sudeste do Brasil: uso da palinologia no estudo de interações ecológicas. **Revista Brasileira de Botânica**, 33, 415-424.
- Avila Jr., R.S. & Freitas, L. 2011. Frequency of visits and efficiency of pollination by diurnal and nocturnal lepidopterans for the dioecious tree *Randia itatiaiae* (Rubiaceae). **Australian Journal of Botany**, 59, 176-184.
- Baker, H.G. & Baker, I. 1982. Chemical constituents of nectar in relation to pollination mechanisms and phylogeny. p. 131-171. In: Nitecki, M.H. (ed.). **Biochemical aspects of evolutionary biology**. Chicago, The University of Chicago Press.
- Baldock, K.C.R.; Memmott, J.; Ruiz-Guajardo, J.C.; Roze, D. & Stone, G.N. 2011. Daily temporal structure in African savanna flower visitation networks and consequences for network sampling. **Ecology**, 92, 687-698.
- Baraloto, C.; Hardy, O.J.; Paine, C.E.T.; Dexter, K.G.; Cruaud, C.; Dunning, L.T.; Gonzalez, M.A.; Molino, J.F.; Sabatier, D.; Savolainen, V. & Chave, J. 2012. Integrating functional traits and molecular phylogenetic trees to examine the assembly of tropical tree communities. **Journal of Ecology**, 100, 690-701.
- Bascompte, J. & Jordano, P. 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 38, 567-593.
- Bascompte, J.; Jordano, P.; Melián, C.J. & Olesen, J.M. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA**, 100, 9383-9387.
- Bawa, K.S.; Bullock, S.H.; Perry, D.R.; Coville, R.E. & Grayum, M.H. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. **American Journal of Botany**, 72, 346-356.
- Bersier, L.-F.; Banašek-Richter, C. & Cattin, M.F. 2002. Quantitative descriptors of food-web matrices. **Ecology**, 83, 2394-2407.
- Bezerra, E.L.S.; Machado, I.C.S. & Mello, M.A.M. 2009. Pollination networks of oil-flowers: a tiny world within the smallest of all worlds. **Journal of Animal Ecology**, 78, 1096-1101.
- Blüthgen, N.; Menzel, F. & Blüthgen, N. 2006. Measuring specialization in species interaction networks. **BMC Ecology**, 6, 1-12.

- Bosch, J.; Martín González, A.M.; Rodrigo, A. & Navarro, D. 2009. Plant-pollinator networks: adding the pollinator's perspective. **Ecology Letters**, 12, 409-419.
- Brodi, B.J. & Briggs, H.M. 2013. Single pollinator species losses reduce floral fidelity and plant reproductive function. **PNAS**, 110, 13044-13048.
- Bronstein, J.L. 2001. The exploitation of mutualisms. **Ecology Letters**, 4, 277-287.
- Brown, B.J.; Mitchell, R.J. & Graham, S.A. 2002. Competition for pollination between an invasive species (purple loosestrife) and a native congener. **Ecology**, 83, 2328-2336.
- Burkle, L.A. & Alarcón, R. 2011. The future of plant-pollinator diversity: understanding interaction networks across time, space, and global change. **American Journal of Botany**, 98, 528-538.
- Buzato, S., Sazima, M. & Sazima, I. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic Forest sites. **Biotropica**, 32, 824-841.
- Cavender-Bares, J.; Kozak, K.H.; Fine, P.V. & Kembel, S.W. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. **Ecology Letters**, 12, 693-715.
- Chacoff, N.P.; Vázquez, D.P.; Lomáscolo, S.B.; Stevani, E.L.; Dorado, J. & Padrón, B. 2012. Evaluating sampling completeness in a desert plant-pollinator network. **Journal of Animal Ecology**, 81, 190-200.
- Chazdon, R.L.; Careaga, S.; Webb, C. & Vargas, O. 2003. Community and phylogenetic structure of reproductive traits of woody species in wet tropical forest. **Ecological Monographs**, 73, 331-348.
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 31, 343-366.
- Corbet, S.A.; Unwin, D.M. & Prys-Jones, O.E. 1979. Humidity, nectar and insect visits to flowers, with special reference to *Crataegus*, *Tilia* and *Echium*. **Ecological Entomology**, 4, 9-22.
- Cruden, R.W.; Hermann, S.M. & Peterson, S. 1983. Patterns of nectar production and plant-pollinator coevolution. Pp. 80-125. In: Bentley, B. & Elias, T. (eds.) **The biology of nectaries**. New York, Columbia University Press.
- Dalsgaard, B.; Magard, E.; Fjeldsa, J.; Martín-González, A.M.; Rahbek, C.; Olesen, J.M.; Alarcón, R.; Araujo, A.C.; Cotton, P.A.; Lara, C.; Machado, C.G.; Sazima, I.; Sazima, M.; Timmermann, A.; Watts, S.; Sandel, B.; Sutherland, W.J. & Svenning, J.C. 2011. Specialization in plant-hummingbird networks is associated with species richness, contemporary precipitation and quaternary climate-change velocity. **PLoS ONE**, 6, e25891.
- Danieli-Silva, A.; Souza, J.M.T.; Donatti, A.J.; Campos, R.P.; Vicente-Silva, J.; Freitas, L. & Varassin, I.G. 2012. Do pollination syndromes cause modularity and predict interactions in a pollination network in tropical high-altitude grasslands? **Oikos**, 121, 35-43.
- Devoto, M.; Bailey, S.; Craze, P. & Memmott, J. 2012. Understanding and planning ecological restoration of plant-pollinator networks. **Ecology Letters**, 15, 319-328.
- Devy, M.S. & Davidar, P. 2003. Pollination systems of trees in Kakachi, a mid-elevation wet evergreen forest in Western Ghats, India. **American Journal of Botany**, 90, 650-657.
- Donatti, C.I.; Guimarães, P.R.; Galetti, M.; Pizo, M.A.; Marquitti, F.M.D. & Dirzo, R. 2011. Analysis of a hyper-diverse seed dispersal network: modularity and underlying mechanisms. **Ecology Letters**, 14, 773-781.
- Dorado, J.; Vázquez, D.P.; Stevani, E.L. & Chacoff, N.P. 2011. Rareness and specialization in plant-pollinator networks. **Ecology**, 92, 19-25.
- Dormann, C.F.; Fruend, J.; Bluethgen, N. & Gruber, B. 2009. Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. **The Open Ecology Journal**, 2, 7-24.
- Dupont, Y.L.; Hansen, D.M. & Olesen, J.M. 2003. Structure of a plant-flower-visitor network in the high-altitude sub-alpine desert of Tenerife, Canary Islands. **Ecography**, 26, 301-310.
- Dupont, Y.L.; Padron, B.; Olesen, J.M. & Petanidou, T. 2009. Spatio-temporal variation in the structure of pollination networks. **Oikos**, 118, 1261-1269.
- Dupont, Y.L. & Olesen, J.M. 2012. Stability of modular structure in temporal cumulative plant-flower-visitor networks. **Ecological Complexity**, 11, 84-90.
- Eaton, D.A.R.; Fenster, C.B.; Hereford, J.; Huang, S-Q. & Ree, R.H. 2012. Floral diversity and community structure in *Pedicularis* (Orobanchaceae). **Ecology**, 93, 182-194.
- Encinas-Viso, F.; Revilla, T.A. & Etienne, R.S. 2012. Phenology drives mutualistic network structure and diversity. **Ecology Letters**, 15, 198-208.
- Esfeld, K.; Koch, M.A.; Niet, T.; Seifan, M. & Thiv, M. 2009. Little interspecific pollen transfer despite overlap in pollinators between sympatric *Aeonium* (Crassulaceae) species pairs. **Flora**, 204, 709-717.
- Faegri, K. & van der Pijl, L. 1979. **The principles of pollination biology**. Oxford, Pergamon Press, 244pp.
- Fagan, W.F.; Bewick, S.; Cantrell, S.; Chris Cosner, C.; Varassin, I.G. & Inouye, D. 2014. Phenologically explicit models for studying plant-pollinator interactions under climate change. **Theoretical Ecology**, no prelo.
- Feinsinger, P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. **Ecological Monographs**, 46, 257-291.

- Feinsinger, P. 1987. Effects of plant species on each other's pollination: is community structure influenced? **Trends in Ecology and Evolution**, 2, 123-126.
- Feinsinger, P. & Colwell, R.K. 1978. Community organization among Neotropical nectar-feeding birds. **American Zoologist**, 18, 779-795.
- Feldman, T.S.; Morris, W.F. & Wilson, W.G. 2004. When can two plant species facilitate each other's pollination? **Oikos**, 105, 197-207.
- Fenster, C.B.; Armbruster, W.S.; Wilson, P.; Thomson, J.D. & Dudash, M.R. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 35, 375-403.
- Fishbein, M. & Venable, D.L. 1996. Variation in pollination effectiveness across a spectrum of flower visitors of *Asclepias tuberosa* (Asclepiadaceae). **Ecology**, 77, 1061-1073.
- Fishman, L. & Wyatt, R. 1999. Pollinator-mediated competition, reproductive character displacement, and the evolution of selfing in *Arenaria uniflora* (Caryophyllaceae). **Evolution**, 53, 1723-1733.
- Fontaine, C.; Dajoz, I.; Meriguet, J. & Loreau, M. 2006. Functional diversity of plant-pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. **PLoS Biology**, 4, 129-135.
- Fontaine, C.; Collin, C.L. & Dajoz, I. 2008. Generalist foraging of pollinators: diet expansion at high density. **Journal of Ecology**, 96, 1002-1010.
- Fortuna, M.A.; Stouffer, D.B.; Olesen, J.M.; Jordano, P.; Mouillot, D.; Krasnov, B.R.; Poulin, R. & Bascompte, J. 2010. Nestedness versus modularity in ecological networks: two sides of the same coin? **Journal of Animal Ecology**, 79, 811-817.
- Forup, M.L. & Memmott, J. 2005. The restoration of plant-pollinator interactions in hay meadows. **Restoration Ecology**, 13, 265-274.
- Fracasso, C.M. & Sazima, M. 2004. Polinização de *Cambessedesia hilariana* (Kunth) DC. (Melastomataceae): sucesso reprodutivo versus diversidade, comportamento e frequência de visitas de abelhas. **Revista Brasileira de Botânica**, 27, 797-804.
- Frankie, G.W.; Baker, H.G. & Opler, P.A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. **Journal of Ecology**, 62, 881-913.
- Freitas, L. 2013. Concepts of pollinator performance: is a simple approach necessary to achieve a standardized terminology? **Brazilian Journal of Botany**, 36, 3-8.
- Freitas, L. & Sazima, M. 2006. Pollination biology in a tropical high-altitude grassland in Brazil: interactions at the community level. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, 93, 465-516.
- Gause, I. 1934. **The struggle for existence**. Baltimore, Williams & Wilkins, 163pp.
- Genini, J.; Morellato, L.P.C.; Guimarães Jr., P.R. & Olesen, J.C. 2010. Cheaters in mutualism networks. **Biology Letters**, 6, 494-497.
- Ghazoul, J. 2006. Floral diversity and the facilitation of pollination. **Journal of Ecology**, 94, 295-304.
- Girão, L.C.; Lopes, A.V.; Tabarelli, M. & Bruna, E. 2007. Changes in tree reproductive traits reduce functional diversity in a fragmented Atlantic Forest landscape. **PLoS ONE**, 9, 1-12.
- Goulson, D. 1994. A model to predict the role of flower constancy in inter-specific competition between insect pollinated flowers. **Journal of Theoretical Biology**, 168, 309-314.
- Heithaus, E.R. 1974. The role of plant-pollinator interactions in determining community structure. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, 61, 675-691.
- Heleno, R.; Devoto, M. & Pocock, M. 2012. Connectance of ecological networks and conservation value: is it any good to be well connected? **Ecological Indicators**, 14, 7-10.
- Herrera, C.M. 2005. Plant generalization on pollinators: species property or local phenomenon? **American Journal of Botany**, 92, 13-20.
- Hingston, A.B. & McQuillan, P.B. 2000. Are pollination syndromes useful predictors of floral visitors in Tasmania? **Austral Ecology**, 25, 600-609.
- Hutchinson, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? **American Naturalist**, 93, 145-159.
- Inouye, D.W. 1978. Resource partitioning in bumblebee guilds: Experimental studies of foraging behavior. **Ecology**, 59, 672-678.
- Inouye, D.W.; Gill, D.E.; Dudash, M.R. & Fenster, C.B. 1994. A model and lexicon for pollen fate. **American Journal of Botany**, 81, 1517-1530.
- Ishara, K.L. & Maimoni-Rodella, R.C.S. 2011. Pollination and dispersal systems in a Cerrado remnant (Brazilian Savanna) in Southeastern Brazil. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, 54, 629-642.
- Jersáková, J. & Johnson, S.D. 2006. Lack of floral nectar reduces self-pollination in a fly-pollinated orchid. **Oecologia**, 147, 60-68.
- Jordano, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. **American Naturalist**, 129, 657-677.
- Jordano, P.; Bascompte, J. & Olesen, J.M. 2006. The ecological consequences of complex topology and nested structure in pollination webs. Pp. 173-199. In: Waser, N.M. & Ollerton, J. (eds.). **Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization**. Chicago, The University of Chicago Press.

- Jordano, P.; Vázquez, D. & Bascompte, J. 2009. Redes complejas de interacciones planta-animal. p. 17-41. In: Medel, R.; Aizen, M. & Zamora, R. (eds.). **Ecología y evolución de las interacciones planta-animal: conceptos y aplicaciones**. Santiago, Editorial Universitaria.
- Junker, R.R. & Blüthgen, N. 2010. Floral scents repel facultative flower visitors, but attract obligate ones. **Annals of Botany**, 105, 777-782.
- Kaehler, M.; Varassin, I.G. & Goldenberg, R. 2005. Polinização em uma comunidade de bromélias em Floresta Atlântica Alto-montana no Estado do Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, 28, 219-228.
- Kaiser-Bunbury, C.N.; Memmott, J.; Muff, S.; Muller, C.B. & Caflisch, A. 2010. The robustness of pollination networks to the loss of species and interactions: a quantitative approach incorporating pollinator behaviour. **Ecology Letters**, 13, 442-452.
- Kearns, C.A. & Inouye, D.W. 1993. **Techniques for pollination biologists**. Niwot, University Press of Colorado, 583pp.
- Keddy, P.A. 1989. Effects of competition from shrubs on herbaceous wetland plants: a four year field experiment. **Canadian Journal of Botany**, 67, 708-716.
- Klinkhamer, P.G.L. & de Jong, T.J. 1993. Attractiveness to pollinators: a plant's dilemma. **Oikos**, 66, 180-184.
- Kodric-Brown, A.; Brown, J.H.; Byers G.S. & Gori, D.F. 1984. Organization of a tropical island community of hummingbirds and flowers. **Ecology** 65: 1358-1368.
- Krebs, C.J. 2009. **Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance**. 6. ed. San Francisco, Benjamin Cummings, 655pp.
- Kress, W.J. & Beach, J.H. 1994. Flowering plant reproductive systems. p. 161-182. In: McDade, L.A.; Bawa, K.S.; Hespenheide, H.A. & Hartshorn, G.S. (eds.). **La Selva: ecology and natural history of a Neotropical rainforest**. Chicago, The University of Chicago Press.
- Kricher, J. 2011. **Tropical Ecology**. Princeton, Princeton University Press, 640pp.
- Kasprilla, L.R. & Sazima, M. 2004. Interacciones planta-colibrí en tres comunidades vegetales de la parte suroriental del Parque Nacional Natural Chiribiquete, Colombia. **Ornitología Neotropical**, 15, 183-190.
- Lewinsohn, T.M.; Prado, P.I.; Jordano, P.; Bascompte, J. & Olesen, J.M. 2006. Structure in plant-animal interaction assemblages. **Oikos**, 113, 174-184.
- Lewinsohn, T.M. & Cagnolo, L. 2012. Keystones in a tangled bank. **Science**, 335, 1449-1451.
- Liao, K.; Giture, R.W.; Guo, Y.-H. & Wang, Q.-F. 2011. The presence of co-flowering species facilitates reproductive success of *Pedicularis monbeigiana* (Orobanchaceae) through variation in bumble-bee foraging behavior. **Annals of Botany**, 108, 877-884.
- Lieth, H. 1974. Purpose of a phenology book. Pp. 3-19. In: Lieth, H. (ed.). **Phenology and seasonality modeling**. Berlin, Springer.
- Looijena, R.C. & van Andela, J. 1999. Ecological communities: conceptual problems and definitions. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, 2, 210-222.
- MacArthur, R. & Pianka, E.R. 1966. On optimal use of a patchy environment. **The American Naturalist**, 100, 603-609.
- MacArthur, R. & Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. **American Naturalist**, 101, 377-385.
- Machado, I.C. & Lopes, A.V. 2004. Floral traits and pollination systems in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. **Annals of Botany**, 94, 365-376.
- Martín González, A.M.; Allesina, S.; Rodrigo, A. & Bosch, J. 2012. Drivers of compartmentalization in a Mediterranean pollination network. **Oikos**, 121, 2001-2013.
- Martins, F.Q. & Batalha, M.A. 2007. Vertical and horizontal distribution of pollination systems in cerrado fragments of central Brazil. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, 50, 503-514.
- May, R. 1972. Will a large complex system be stable? **Nature**, 238, 413-414.
- Mayfield, M.M. & Levine, J.M. 2010. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. **Ecology Letters**, 13, 1085-1093.
- McDade, L.A. & Weeks, J.A. 2004. Nectar in hummingbird-pollinated Neotropical plants I: patterns of production and variability in 12 Species. **Biotropica**, 36, 196-215.
- McEwen, J.R. & Vamossi, J.C. 2010. Floral colour versus phylogeny in structuring subalpine flowering communities. **Proceedings of the Royal Society B**, 277, 2957-2965.
- McGill, B.J.; Enquist, B.J.; Weiher, E. & Westoby M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. **Trends in Ecology and Evolution**, 21, 178-185.
- Mitchell, R.J.; Flanagan, R.J.; Brown, B.J.; Waser, N.M. & Karron, J.D. 2009. New frontiers in competition for pollination. **Annals of Botany**, 103, 1403-1413.
- Moeller, D.A. 2004. Facilitative interactions among plants via shared pollinators. **Ecology**, 85, 3289-3301.
- Momose, K.; Yumoto, T.; Nagamitsu, T.; Kato, M.; Nagamasu, H.; Sakai, S.; Harrison, R.D.; Itioka, T.; Hamid, A.A. & Inoue, T. 1998. Pollination biology in a lowland dipterocarp forest in Sarawak, Malaysia. I. Characteristics of the plant-pollinator community in a lowland dipterocarp forest. **American Journal of Botany**, 85, 1477-1501.
- Morales, C.L. & Traveset, A. 2008. Interspecific pollen transfer: magnitude, prevalence and consequences for plant fitness. **Critical Reviews in Plant Sciences**, 27, 221-238.

- Muchhala, N.; Caiza, A.; Vizuite, J.C. & Thomson, J.D. 2009. A generalized pollination system in the tropics: bats, birds, and *Aphelandra acanthus*. **Annals of Botany**, 103, 1481-1487.
- Naeem, S. 1998. Species redundancy and ecosystem reliability. **Conservation Biology**, 12, 39-45.
- Newstrom, L.E.; Frankie, G.W. & Baker, H.G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. **Biotropica**, 26, 141-159.
- Nicolson S.W. 2007. Nectar consumers. p. 289-342. In: S.W. Nicolson, M. Nepi & E. Pacini (eds.). **Nectaries and nectar**. Dordrecht, Springer.
- Olesen, J.M.; Bascompte, J.; Dupont, Y.L. & Jordano, P. 2007. The modularity of pollination networks. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 104, 19891-19896.
- Olesen, J.M.; Bascompte, J.; Elberling, H. & Jordano, P. 2008. Temporal dynamics in pollination network. **Ecology**, 89, 1573-1582.
- Oliveira, P.E. & Gibbs, P.E. 2000. Reproductive biology of woody plants in a cerrado community of Central Brazil. **Flora**, 195, 311-329.
- Oliveira, P.E.A.M.; Gibbs, P. & Barbosa, A.A.A. 2004. Moth pollination of woody species in the Cerrados of Central Brazil: a case of so much owed to so few? **Plant Systematics and Evolution**, 245, 41-54.
- Ollerton, J.; Killick, A.; Lamborn, E.; Watts, S. & Whiston, M. 2007. Multiple meanings and modes: on the many ways to be a generalist flower. **Taxon**, 56, 717-728.
- Ollerton, J.; Alarcón, R.; Waser, N.M.; Price M.V.; Watts, S.; Cranmer, L.; Hingston, A.; Peter C.I. & Rotenberry, J. 2009. A global test of the pollination syndrome hypothesis. **Annals of Botany**, 103, 1471-1480.
- Opler, P.A. 1983. Nectar production in a tropical ecosystem. Pp 30-79. In: B. Bentley & T. Ellias (eds.). **The biology of nectaries**. New York, Columbia University Press.
- Pawn, A. 2013. Can pollination niches facilitate plant coexistence? **Trends in Ecology and Evolution**, 28, 30-37.
- Pellmyr, O. 1999. A systematic revision of the yucca moths in the *Tegeticula yuccasella* complex north of Mexico. **Systematic Entomology**, 24, 243-271.
- Petanidou, T. & Ellis, W.E. 1993. Pollinating fauna of a phryganic ecosystem: composition and diversity. **Biodiversity Letters**, 1, 9-22.
- Petanidou, T. & Potts, S.G. 2006. Mutual use of resources in Mediterranean plant-pollinator communities: how specialized are pollination webs? p. 220-244. In: N.M. Waser & J. Ollerton (eds.). **Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization**. Chicago, The University of Chicago Press.
- Pillar, V.D.; Duarte, L.S.; Sosinski, E.E. & Joner, F. 2009. Discriminating trait- convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. **Journal of Vegetation Science**, 20, 334-348.
- Possingham, H.P. 1992. Habitat selection by two species of nectarivore: habitat quality isolines. **Ecology**, 73, 1903-1912.
- Primack, R.B. & Inouye, D.W. 1993. Factors affecting pollinator visitation rates: A biogeographic comparison. **Current Science**, 65, 257-262.
- Raine, N.E.; Pierson, A.S. & Stone, G.N. 2007. Plant-pollinator interactions in a Mexican *Acacia* community. **Arthropod-Plant Interactions**, 1, 101-117.
- Ramírez, N. 1989. Biología de polinización en una comunidad arbustiva tropical de la Alta GuayanaVenezolana. **Biotropica**, 21, 319-330.
- Ramírez, N. 2004. Pollination specialization and time of pollination on a tropical Venezuelan plain: variations in time and space. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 145, 1-16.
- Rathcke, B. 1983. Competition and facilitation among plants for pollination. Pp. 305-329. In: L. Real (ed.). **Pollination biology**. New York, Academic Press.
- Rathcke, B.J. 1992. Nectar distribution, pollinator behavior, and plants reproductive success. Pp. 113-138. In: M.D. Hunter; T. Ohgushi & P.W. Price (eds.). **Effects of resource distribution on animal-plant interactions**. San Diego, Academic Press.
- Real, L. & Rathcke, B.J. 1991. Individual variation in nectar production and its effect on fitness in *Kalmia latifolia*. **Ecology**, 72, 149-155.
- Rech, A.R. & Absy, M.L. 2011. Pollen sources used by species of Meliponini (Hymenoptera: Apidae) along the Rio Negro channel in Amazonas, Brazil. **Grana**, 50, 150-161.
- Riley, C.V. 1872. Insect shaped by the needs of flowers. **Nature**, 6, 444.
- Robertson, C. 1928. **Flowers and insects: lists of visitors to four hundred and fifty-three flowers**. Carlinville, C. Roberston, 221pp.
- Sabatino, M.; Maceira, N. & Aizen, M.A. 2010. *Direct effects of habitat area on interaction diversity in pollination webs*. **Ecological Applications**, 20, 1491-1497.
- Sakai, S. 2001. Phenological diversity in tropical forests. **Population Ecology**, 43, 77-86.
- Sargent, R.D. & Ackerly, D.D. 2008. Plant-pollinator interactions and the assembly of plant communities. **Trends in Ecology & Evolution**, 23, 123-30.
- Sargent, R.S.; Kembel, S.W.; Emery, N.C.; Forrestel, E.J. & Ackerly, D.D. 2011. Effect of local community phylogenetic structure on pollen limitation in an obligately insect-pollinated plant. **American Journal of Botany**, 98, 283-289.

- Sazima, M.; Buzato, S. & Sazima, I. 1999. Bat-pollinated flower assemblages and bat visitors at two Atlantic forest sites in Brazil. **Annals of Botany**, 83, 705-712.
- Schmera, D.; Podani, J. & Erős, T. 2009. Measuring the contribution of community members to functional diversity. **Oikos**, 118, 961-971.
- Silberbauer-Gottsberger, I. & Gottsberger, G. 1988. A polinização das plantas do Cerrado. **Revista Brasileira de Biologia**, 48, 651-653.
- Snow, B.K. & Snow, D.W. 1972. Feeding niches of hummingbirds in a Trinidad Valley. **Journal of Animal Ecology**, 41, 471-485.
- Stiles, F.G. 1977. Coadapted competitors: the flowering seasons of hummingbird-pollinated plants in a tropical forest. **Science**, 198, 1177-1178.
- Stout, J.C.; Allen, J.A. & Goulson, D. 2000. Nectar robbing, forager efficiency and seed set: Bumblebees foraging on the self incompatible plant *Linaria vulgaris* (Scrophulariaceae). **Acta Oecologica**, 21, 277-283.
- Thébault, E. & Fontaine, C. 2010. Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. **Science**, 329, 853-856.
- Tylianakis, J.M.; Tscharnkte, T. & Lewis, O.T. 2007. Habitat modification alters the structure of tropical host-parasitoid food webs. **Nature**, 455, 202-205.
- Tylianakis, J.M.; Laliberté, E.; Nielsen, A. & Bascompte, J. 2010. Conservation of species interaction networks. **Biological Conservation**, 143, 2270-2279.
- Ulrich, W. & Gotelli, N.J. 2007. Null model analysis of species nestedness patterns. **Ecology**, 88, 1824-1831.
- Vázquez, D.P.; Morris, W.F. & Jordano, P. 2005. Interaction frequency as a surrogate for the total effect of animal mutualists on plants. **Ecology Letters**, 8, 1088-1094.
- Vázquez, D.P.; Mélian, C.J.; Williams, N.M.; Bluthgen, N.; Krasnov, B.R. & Poulin, R. 2007. Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. **Oikos**, 116, 1120-1127.
- Vázquez, D.P.; Blüthgen, N.; Cagnolo, L. & Chacoff, N.P. 2009a. Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: a review. **Annals of Botany**, 103, 1445-1457.
- Vázquez, D.P., Chacoff, N.P. & Cagnolo, L. 2009b. Evaluating multiple determinants of the structure of mutualistic networks. **Ecology**, 90, 2039-2046.
- Vellend, M. 2010. Conceptual synthesis in community ecology. **Quarterly Review of Biology**, 85, 183-206.
- Violle, C.; Enquist, B.J.; McGill, B.J.; Jiang, L.; Albert, C.H.; Hulshof, C.; Jung, V. & Messier, J. 2012. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. **Trends in Ecology & Evolution**, 27, 244-252.
- Vizentin-Bugoni, J.; Maruyama, P.K. & Sazima, M. 2014. Processes entangling interactions in communities: forbidden links are more important than abundance in a hummingbird-plant network. **Proceedings of the Royal Society B**, 281, 20132397.
- Waser, N.M. 1978. Competition for hummingbird pollination and sequential flowering in two Colorado wildflowers. **Ecology**, 59, 934-944.
- Waser, N.M. 1983. Competition for pollination and floral character differences among sympatric plant species: A review of evidence. Pp. 277-293. In: C.E. Jones & R.J. Little (eds.). **Handbook of Experimental Pollination Biology**. New York, Van Nostrand Reinhold.
- Waser, N.M.; Chittka, L.; Price, M.V.; Williams, N.M. & Ollerton, J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. **Ecology**, 77, 1043-1060.
- Waser, N.; Ollerton, J. & Erhardt, A. 2011. Typology in pollination biology: Lessons from an historical critique. **Journal of Pollination Ecology**, 3, 1-7.
- Webb, C.O.; Ackerly, D.D.; McPeck, M.A. & Donoghue, M.J. 2002. Phylogenetics and community ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 33, 475-505.
- Weiher, E.; Freund, D.; Bunton, T.; Stefanski, A.; Lee, T. & Bentivenga, S. 2011. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, 366, 2403-2413.
- Wolowski, M.; Ashman, T.-L. & Freitas, L. 2013a. Community-wide assessment of pollen limitation in hummingbird-pollinated plants of a tropical montane rain forest. **Annals of Botany**, 112, 903-910.
- Wolowski, M.; Saad, C.; Ashman, T.-L. & Freitas, L. 2013b. Predominance of self-compatibility in hummingbird-pollinated plants in the Neotropics. **Naturwissenschaften**, 100, 69-79.
- Wright, D.H.; Patterson, B.D.; Mikkelsen, G.M.; Cutler, A & Atmar, A. 1998. A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. **Oecologia**, 113, 1-20.
- Yamamoto, L.F.; Kinoshita, L.S. & Martins, F.R. 2007. Síndromes de polinização e de dispersão em fragmentos da Floresta Estacional Semidecídua Montana, SP, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, 21, 553-573.

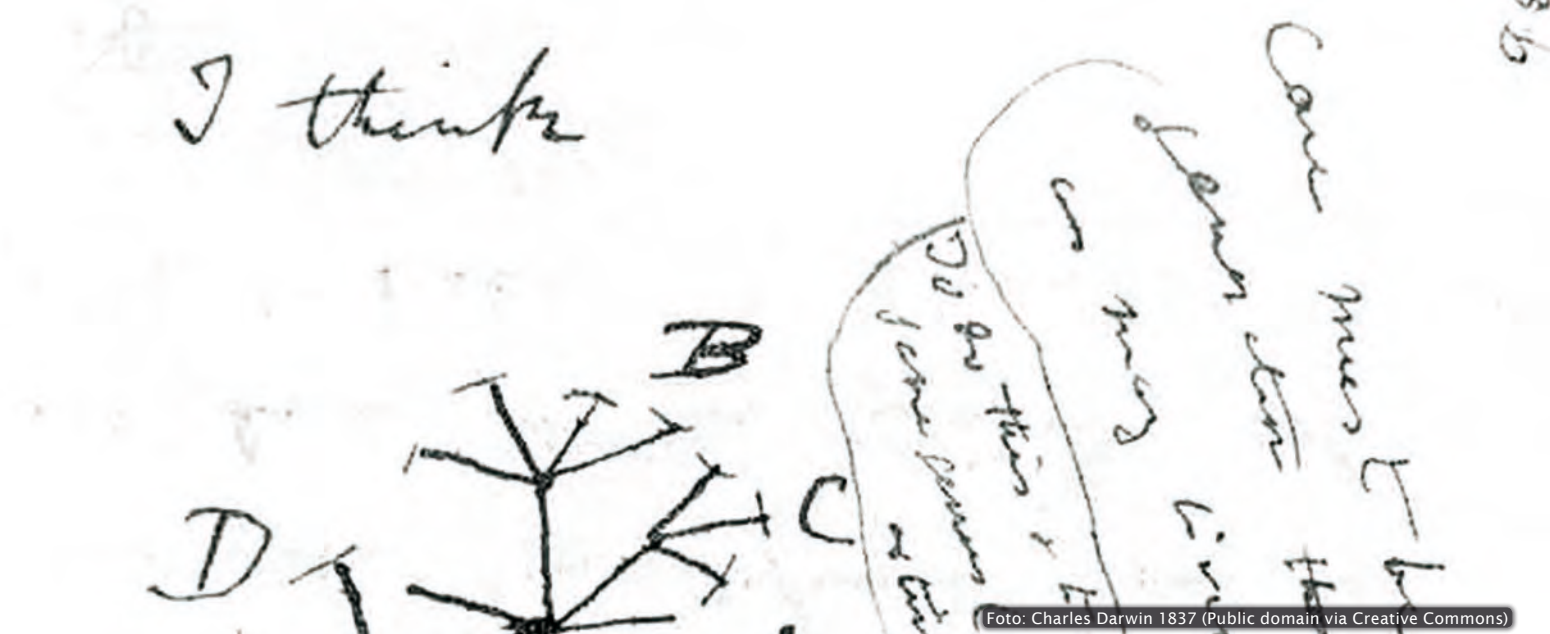


Foto: Charles Darwin 1837 (Public domain via Creative Commons)

* Capítulo 18 *

Interações entre plantas e polinizadores sob uma perspectiva filogenética

André Rodrigo Rech¹, Aline Cristina Martins² e Fernanda Barão Leite³

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas – CEP: 13083-970 – Campinas-SP – Brasil – Caixa postal 6109. e-mail: andrerodrigorech@gmail.com

² Programa de Pós-Graduação em Entomologia, Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná – CEP: 81531-980 – Curitiba-PR – Brasil – Caixa postal 19020.

³ Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas – CEP: 13083-970 – Campinas-SP – Brasil – Caixa postal 6109.

*“O mundo não foi feito em alfabeto.
Senão que primeiro em água e luz.
Depois árvore”*

(Manoel de Barros)

Neste capítulo será discutida a necessidade de se considerar a história evolutiva das espécies nos estudos comparativos das interações entre plantas e polinizadores. São apresentadas ferramentas como o relógio molecular e as possibilidades de datações para grupos ou interações, bem como a possibilidade de mapeamento de caracteres sobre a filogenia. Discutimos o conceito de sinal filogenético e sua importância na separação dos componentes filogenético e adaptativo na comparação entre espécies. Por fim, apresentamos algumas possibilidades de estudo envolvendo uma abordagem filogenética.

Introdução

Talvez a frase mais antiga a fazer referência ao estudo comparativo de espécies seja de Aristóteles, quando escreveu: “deveríamos nós, por exemplo, começar a discutir a separação entre as espécies – homem, leão, boi e outros – tomando cada um como independente dos demais, ou deveríamos então considerar primeiro as características que eles possuem em comum em virtude de algum elemento de suas naturezas, e proceder a partir dessa base para a separação?” (tradução livre a partir de Aristóteles, *De Partibus Animalium*) (Ogle 1911). Hoje o raciocínio de que todos os organismos, vivos ou já extintos, são ou estiveram em algum nível relacionados evolutivamente é senso comum na biologia. No entanto, até a década de 1950, a biologia evolutiva permanecia dentro do paradigma de 350 a. C. com relação ao método comparativo (Ridley 1983).

Embora Ernst Haeckel já tivesse introduzido a palavra filogenia em 1866, essa área do conhecimento só foi difundida a partir de 1950, com as contribuições do biólogo alemão Willi Hennig (ver Amorim 2002, para um aprofundamento acerca da história e epistemologia da sistemática filogenética). Ele desenvolveu a cladística, um método para reconstrução das relações de parentesco filogenético a partir de novidades evolutivas compartilhadas (sinapomorfias) entre espécies ou grupos de espécies (clados). Definiu também que, para ser natural, um táxon precisa ser monofilético, ou seja, deve incluir todos os descendentes de um determinado ancestral comum (Amorim 2002). Nessa perspectiva, a representação das relações entre *taxa* é feita graficamente por meio de árvores filogenéticas, que são, então, a hipótese mais plausível frente os dados disponíveis para ilustrar a história evolutiva de um grupo. Desde então esse raciocínio permeia os métodos de reconstrução filogenética.

Dizemos que reconstruções ou árvores filogenéticas (aqui tratadas como filogenias) configuram sempre uma hipótese, já que não é possível voltar no tempo e visualizar o que realmente ocorreu. Além disso, apesar de se utilizar o maior número de informações disponíveis na construção das filogenias, elas nunca abordarão todas as evidências que poderiam indicar o parentesco evolutivo das espécies.

Assim como na taxonomia, os primeiros estudos filogenéticos consideraram apenas caracteres morfológicos. Mais tarde, à medida que o conhecimento acerca dos grupos avançou e se aperfeiçoaram as ferramentas para acessar e analisar tais dados, outras informações como a anatomia, a embriologia, a paleontologia, o comportamento e a genética foram sendo progressivamente incorporadas. Mais recentemente, a similaridade em sequências de DNA tem sido o método mais utilizado para a reconstrução de filogenias. Dessa forma, estudos comparativos têm se tornado mais realistas desde que consideraram que as espécies não são entidades independentes, ou seja, espécies aparentadas compartilham uma história evolutiva entre si e isso tem implicações sobre a variação em seus caracteres (Felsenstein 1985).

Introduzimos esse capítulo com dois exemplos nos quais a consideração das relações filogenéticas entre as espécies ajudou a resolver importantes questões ecológicas e evolutivas envolvendo polinização. O primeiro exemplo trata da troca de sistema de polinização em *Dalechampia* (Armbruster & Baldwin 1998). Neste trabalho, os autores mostraram que, na África, plantas desse gênero eram originalmente especialistas e polinizadas por abelhas coletoras de resina. Entretanto as espécies atualmente presentes na Ilha de Madagascar oferecem apenas pólen como recurso, sendo polinizadas por abelhas, moscas e besouros, num sistema claramente generalista. Estudos filogenéticos mostraram que as plantas do gênero

Dalechampia de Madagascar surgiram em um grupo cuja polinização é feita por abelhas coletoras de resina, isto é, houve troca de sistema de polinização, antes especialista e atualmente generalista. A transição de um sistema especializado para um generalizado era até então considerada improvável na ecologia da polinização e muito rara na ecologia em geral (Futuyma & Moreno 1988). O estudo também evidenciou que, embora *Dalechampia* tenha colonizado Madagascar a partir da África, os polinizadores que atuam no continente não fizeram o mesmo (Armbruster & Baldwin 1998).

O outro exemplo enfoca a forma como se entende atualmente a evolução da polinização pelo vento, sistema presente em cerca de 20% das angiospermas (Ackerman 2000). Por muito tempo considerou-se a polinização anemófila uma condição basal em angiospermas (Capítulo 8). No entanto, quando as relações filogenéticas dentro desse grupo de plantas começaram a ser estudadas, percebeu-se que a anemofilia é uma condição derivada, evoluindo independentemente muitas vezes e sempre a partir de ancestrais polinizados por insetos (Culley *et al.* 2002). Aqui, novamente pode-se perceber a importância da filogenia reorientando o entendimento de como operam processos evolutivos nos sistemas de polinização.

Mutualismo entre plantas e polinizadores: o que as filogenias podem nos ajudar a responder?

O uso de dados moleculares na reconstrução de hipóteses filogenéticas causou profundas mudanças na compreensão das relações sistemáticas tanto para as plantas (Stevens 2012) quanto para seus polinizadores, como, por exemplo, as abelhas (Danforth *et*

al. 2013). Para o estudo de associações estritas entre organismos, como o parasitismo, muito já se utilizaram as cofilogenias, que são comparações nos padrões de especiação entre as filogenias de ambos os grupos que supostamente coevoluíram (Banks & Paterson 2005; de Vienne *et al.* 2013). Porém essa metodologia de estudo tem aplicação restrita nas interações planta-polinizador devido à natureza difusa destas relações (Rech & Brito 2012). Até mesmo casos de mutualismos obrigatórios, altamente especializados e tradicionalmente considerados resultados de um processo coevolutivo, como, por exemplo, as figueiras (*Ficus* spp) e as vespas-do-figo, revelaram incongruência entre as filogenias dos interagentes na medida em que mais espécies foram estudadas dentro dos diferentes clados (Marussich & Machado 2007; Rech & Brito 2012). Os casos de associação estrita e obrigatória entre plantas e polinizadores são raros (Vázquez & Aizen 2004), ao contrário do que se observa nas relações de parasitismo. Além disso, a congruência de filogenias não é uma evidência direta de que haja coevolução entre as espécies. Outros processos podem gerar um padrão de congruência entre filogenias, podendo haver evolução mútua de caracteres sem codiversificação (Johnson & Clayton 2004). Por esse motivo, o método de cofilogenias não será abordado nesse capítulo. Nesse sentido, trataremos aqui das seguintes abordagens: 1) datação de grupos e, consequentemente, do início de interações; 2) mapeamento das interações e/ou caracteres na filogenia e sinal filogenético; e 3) estrutura filogenética de comunidades.

Datação molecular

O registro fóssil é uma importante fonte de informações sobre a idade dos organismos e sobre o surgimento de novos caracteres ou espécies, bem como das relações de parentesco subjacentes. Evidências

de associações mutualísticas no registro fóssil são raras (Capítulo 8). Em relação à polinização, evidências indiretas são o principal indício da idade e do surgimento da interação (Grimaldi 1999). Entre as evidências indiretas estão as prováveis adaptações dos animais que pudessem resultar no transporte de pólen (*e.g.*, presença de probóscides longas para captura de néctar, estruturas carregadoras de pólen e presença de pólen no aparelho digestivo de insetos) e a presença de atributos florais atrativos a esses animais. Evidências diretas da associação, embora mais raras, também já foram encontradas no registro fóssil. Um fascinante exemplo foi descoberto em âmbar do Mioceno da República Dominicana (15-20 Ma): um fóssil de abelha-sem-ferrão (*Meliponini*) carregando a polinária de uma orquídea (Ramírez *et al.* 2007).

Contudo, na escassez do registro fóssil, que parece ser a regra para a maioria dos grupos, como é possível inferir a idade dos organismos e das interações? Uma possibilidade surgiu com a descoberta de que a distância genética entre duas sequências que codificam a mesma proteína em diferentes espécies aumenta linearmente com o tempo de divergência entre elas (Zuckerlandl & Pauling 1962; Kimura 1968). Essa descoberta, juntamente com a evidência de que várias proteínas exibem o mesmo comportamento, implica a existência de um relógio molecular, cuja velocidade de “batimento” do pêndulo depende da região do DNA considerada. O relógio molecular, entretanto, precisa ser “calibrado”, e para isso utilizam-se fósseis e suas idades estimadas, além de dados geológicos (p. ex., surgimento de barreiras), moleculares (taxa conhecida de evolução de determinado gene) ou ecológicos (evidências de associações estritas) (Renner 2005; Andújar *et al.* 2014).

Os dois grandes desafios ao uso de datação molecular para entender processos evolutivos, incluindo a polinização, são a calibragem do relógio molecular e a

obtenção de um bom conjunto de dados moleculares para a filogenia de determinado grupo. Atualmente, técnicas moleculares são altamente disseminadas e tornam-se progressivamente menos dispendiosas, porém ainda requerem boa qualidade do material coletado para seu sucesso. Uma boa hipótese filogenética é ponto de partida, mas bons pontos de calibração do relógio molecular são fundamentais para a datação e o correto posicionamento na filogenia. E isso depende não somente da existência do registro fóssil, mas também da confiabilidade da sua origem e da datação do estrato onde foi encontrado.

Apesar dos desafios, o relógio molecular ganhou imediata popularidade pelas inúmeras questões que passaram a ser respondidas com seu uso. No contexto das relações planta-polinizador, sua aplicação é recente, mas vem crescendo nos últimos anos (Renner 2005). Relações não obrigatórias envolvem muitas mudanças, reversões e trocas de hospedeiros, o que faz que a estimativa de idade da interação seja mais difícil para grandes grupos, necessitando do detalhamento em níveis genéricos ou específicos. Já para grandes clados, que apresentam mutualismo obrigatório, como, por exemplo, as associações “figos-vespas”, a estimativa da idade pode ser a principal evidência de coevolução (Lopez-Vaamonde *et al.* 2009). No entanto há que se ter claro que essa informação precisa ser corroborada por várias outras fontes para assumir consistência, sendo, isoladamente, apenas uma suposição.

Algumas famílias de angiospermas produzem óleos florais coletados por abelhas especializadas (Capítulo 9) (Vogel 1974). Stefan Vogel propôs que essa associação teria surgido independentemente em diversas famílias, e *Malpighiaceae* provavelmente teria sido a primeira na qual o recurso apareceu (Vogel 1974). Utilizando relógio molecular, associado a uma filogenia global das angiospermas e calibrado por registros fósseis, Renner & Schaefer

(2010) confirmaram o múltiplo surgimento do óleo floral nas diversas famílias. Os autores também inferiram as datas de surgimento da oferta de óleo e do comportamento de coleta do mesmo pelas abelhas. A partir disso, a datação confirmou que Malpighiaceae é a família mais antiga com produção de óleo floral (origem no Cretáceo), o que, aliás, é uma condição basal nesta família. O surgimento da produção de óleo nas demais famílias teria ocorrido posteriormente, no decorrer do Cenozoico (Renner & Schaefer 2010).

Outro caso ilustrativo é o mutualismo entre abelhas coletoras de fragrância (tribo Euglossini) e orquídeas, que foi tradicionalmente considerado um caso de coevolução devido à natureza aparentemente estrita e altamente especializada dos grupos em interação (Capítulo 9) (Rech & Brito 2012). As evidências de idades, ao contrário, apontam para um surgimento assíncrono dos grupos, com aparecimento independente da produção de fragrâncias nas orquídeas ao menos três vezes (Ramírez *et al.* 2011). Além disso, a capacidade de coletar e usar substâncias odoríferas já era uma característica das abelhas quando surgiram as orquídeas com perfume. Essas abelhas, inclusive, continuam utilizando outras fontes de odores além de orquídeas até os dias atuais (Ramírez *et al.* 2011). Percebe-se assim que não há evidências para classificar tal mutualismo como produto de coevolução, uma vez que a evolução e a diversificação dos grupos ocorreram em tempos diferentes (Rech & Brito 2012).

Evolução de caracteres

A sobreposição dos estados de um caracter sobre uma filogenia, construída com todos os demais atributos disponíveis para as espécies em estudo, configura uma evidência de como ocorreu a evolução. O mapeamento de características ecológicas nas filogenias

pode, ainda, ser aliado à datação molecular e tem sido um método bastante utilizado no estudo da evolução adaptativa (Johnson & Steiner 2000). Na Tab. 18.1 apresentamos diversos exemplos de estudos que utilizaram essa ferramenta para responder a uma ampla gama de questões relacionadas com a evolução da morfologia floral, o surgimento da produção de novos recursos aos polinizadores e a troca entre sistemas de polinização.

Mapear características ecológicas na filogenia pode envolver desde o simples destaque dos ramos que possuam determinadas características (em cores diferentes, por exemplo) até análises mais complexas, como a reconstrução de estados ancestrais. Essa reconstrução pode ser feita através de análises de máxima parcimônia (MP), máxima verossimilhança (ML, do inglês *maximum likelihood*) ou inferência bayesiana (IB), em *softwares* específicos como MacClade (Maddison & Maddison 1992), BayesTraits (Pagel *et al.* 2004) e SIMMAP (Bollback 2006), respectivamente. Devido à sua simplicidade, a MP ainda é o método mais utilizado na reconstrução da história de caracteres relacionados à polinização (Tab. 18. 1), no entanto tem aumentado cada vez mais o número de abordagens baseadas em modelos, utilizando tanto a ML (Pérez *et al.* 2006; Sedivy *et al.* 2008) quanto a IB (Tripp & Manos 2008). Essas abordagens tornam-se mais consistentes à medida que incluem comprimentos de ramos, taxa diferenciada de transição de um estado a outro e suporte estatístico para uma dada reconstrução (Smith 2010).

É possível ainda unir métodos de otimização, como, por exemplo, a MP e a ML; nesse caso, primeiramente utiliza-se a MP para mapear os caracteres na filogenia e, então, aplica-se a análise de ML, que inclui os tamanhos de ramos como parâmetro (Sedivy *et al.* 2008). A ML tem a vantagem de adicionar informações acerca do valor de probabilidade de

Tabela 18.1 Estudos que utilizam abordagens históricas, baseadas em reconstruções filogenéticas, para a compreensão da evolução das relações planta-polinizador, sob vários aspectos

Questão	Grupo focal	Abordagem/método/ <i>software</i>	Referência
Evolução de morfologia floral guiada por polinizadores			
Evolução da morfologia floral e sua relação com o comportamento do polinizador e o local de deposição de pólen em seu corpo	<i>Huttonaea</i> (Orchidaceae)	Evolução de características associadas a um <i>habitat</i> e de uma característica floral específica (<i>petal claw</i>), inferidas a partir de MP (MacClade)	Steiner 2010
Seleção de caracteres florais mediada por trocas de guildas de polinizadores (abelhas – beija-flores – mariposas)	<i>Schizanthus</i> (Solanaceae)	Evolução de caracteres florais qualitativos (p. ex., cor, presença de quilha) reconstruídos a partir de MP (Mesquite)	Pérez <i>et al.</i> 2006
Evolução da cor da corola e especialização em determinada guilda de polinizadores (beija-flores para abelhas)	<i>Ruellia</i> (Acanthaceae)	Evolução da cor da flor reconstruída através de ML (Mesquite) e de caracteres multiestados e sistemas de polinização utilizando IB (SIMMAP)	Tripp & Manos 2008
Evolução de pétalas franjadas em Cucurbitaceae e atração de mariposas	<i>Trichosanthes</i> (Cucurbitaceae)	Inferências a partir das relações obtidas na análise filogenética através de IB (MrBayes)	de Boer <i>et al.</i> 2012
Evolução da distância entre estigma e nectários, cores da corola e guildas de polinizadores (insetos ou pássaros)	<i>Hakea</i> (Proteaceae)	Características qualitativas (p. ex., polinizador = inseto; cor = vermelha) e evolução correlacionada testada através de métodos bayesianos (BayesTraits)	Hanley <i>et al.</i> 2009
Tendências na evolução floral (presença de néctar, esporões, entre outras) guiadas pela dominância de guildas de polinizadores	<i>Disa</i> (Orchidaceae)	Características qualitativas (presença/ausência) mapeadas manualmente na filogenia morfológica obtida com MP (PAUP)	Johnson <i>et al.</i> 1998

Tabela 18.1 Continuação

Evolução de novos recursos/recompensas a polinizadores			
Trocas de recursos oferecidos e sistemas de polinização	<i>Sisyrinchium</i> (Iridaceae)	Mapeamento de diversas características relacionadas a tricomias florais (p. ex., posição, tipo) na filogenia através de MP e ML (Mesquite)	Chauveau <i>et al.</i> 2011; Chauveau <i>et al.</i> 2012
Trocas de função de uma mesma substância (resina) produzida pelas flores ora como recurso, ora como defesa	<i>Dalechampia</i> (Euphorbiaceae)	Evolução de características relacionadas a defesa/polinização através de ML (Mesquite).	Armbruster <i>et al.</i> 2009
Interação de características florais, polinizadores e distribuição geográfica no isolamento reprodutivo e especiação	Clados <i>Sarcophrynium</i> e <i>Marantochloa</i> (Maranthaceae)	Estimar a relação entre caracteres florais, traçando sua evolução através de MP (Mesquite) na árvore resultante de ML (PAUP)	Ley & Claßen-Bockhoff 2011
Evolução de flores sem recurso (<i>deceptive</i>) e sua relação com as guildas de insetos que interagem e unissexualidade das flores	Araceae	Evolução e diversos caracteres florais (p. ex., número de flores masculinas por inflorescência) a partir de ML (Mesquite) e correlação entre caracteres através de mapeamentos estocásticos na árvore (SIMMAP)	Chartier <i>et al.</i> n.d.
Relação entre a razão sacarose/hexose na composição do néctar e trocas de polinizadores de abelhas para beija-flores	<i>Penstemon</i> (Scrophulariaceae) e gêneros relacionados	Mapeamento das guildas de visitantes a partir da análise filogenética de parcimônia	Wilson <i>et al.</i> 2006
Origem da produção de fragrâncias em orquídeas relacionadas ao comportamento de coleta dos polinizadores e diversificação de ambos os grupos	Tribo Euglossini e Orchidaceae	Evolução da coleta de fragrâncias nas abelhas e da produção de fragrâncias nas orquídeas através de ML (Mesquite)	Ramírez <i>et al.</i> 2011

Tabela 18.1 Continuação

Evolução molecular e troca de polinizadores			
Testar se a perda de alelos que atuam na produção de pigmento violeta (e consequentemente tornam a flor branca) tem relação com a troca de polinizadores	Duas espécies de <i>Petunia</i> (Solanaceae)	Reconstrução filogenética a partir de parcimônia e inferência bayesiana; testes de recombinação entre alelos; preferência dos polinizadores por determinadas flores no campo e em estufa	Hoballah <i>et al.</i> 2007
Distribuição geográfica, ausência/presença de polinizadores e trocas de sistemas de polinização			
Relação entre as trocas no sistema de polinização (abelhas coletoras de óleo para abelhas coletoras de pólen) e distribuição geográfica?	<i>Calceolaria</i> (Calceolariaceae)	Evolução de caracteres florais e de trocas de guildas de polinizadores (Mesquite)	Cosacov <i>et al.</i> 2009
Trocas nos sistemas de polinização e diversificação			
Diversificação e grande riqueza de espécies são guiadas pelas trocas de polinizadores?	<i>Gladiolus</i> (Iridaceae)	Trocas de polinizadores foram traçadas na filogenia usando ML (Mesquite). Taxas de transição entre polinizadores foram calculadas usando SIMMAP	Valente <i>et al.</i> 2012
Evolução das preferências florais em polinizadores: especialistas vs. generalistas			
Evolução das trocas de fontes de pólen entre abelhas oligoléticas: espécies com dietas generalistas surgiram de especialistas?	<i>Diadasia</i> (Hymenoptera, Apidae)	Reconstrução dos estados ancestrais de famílias hospedeiras para coleta de pólen através de MP (MacClade)	Sipes & Tepedino 2005
Evolução das trocas de fontes de pólen entre abelhas oligoléticas: espécies com dietas generalistas surgiram de especialistas?	<i>Chelostoma</i> (Hymenoptera, Megachilidae)	Reconstrução dos estados ancestrais de famílias hospedeiras para coleta de pólen usando MP (MacClade) e levando comprimento de ramo em consideração usando ML (BayesTraits)	Sedivy <i>et al.</i> 2008

Tabela 18.1 Continuação

Expansão do nicho e fenologia	<i>Andrena</i> (Hymenoptera, Andrenidae)	Mapeamento de características fenológicas de amplitude da dieta (oligoleticia a polileticia) usando MP (MacClade)	Larkin <i>et al.</i> 2008
Atração de besouros por determinados compostos químicos em flores de Araceae: coevolução ou evolução sequencial (derivada de condição preexistente nos polinizadores)	Araceae e besouros polinizadores (Coleoptera)	Mapeamento da produção de voláteis (plantas) e capacidade de reconhecê-los (besouros) na filogenia de cada grupo usando MP (Mesquite)	Schiestl & Dötterl 2012
Espectro de plantas hospedeiras em um grupo de abelhas	<i>Osmia</i> (Hymenoptera, Megachilidae)	Análise da carga de pólen presente na escopa e reconstrução dos estados ancestrais usando parcimônia (MacClade) e máxima verossimilhança (<i>Baye straits</i>)	Haider <i>et al.</i> 2013
Surgimento de caracteres relacionados a coleta de óleos florais em abelhas	Melittidae (Hymenoptera)	Inferências a partir das análises filogenéticas (MP, ML, IB)	Michez <i>et al.</i> 2008
Origem da especialização para coleta de pólen e trocas entre sistema oligolético e polilético	Melittidae (Hymenoptera)	Mapeamento das famílias hospedeiras na filogenia morfológica	Michez <i>et al.</i> 2008

MP: máxima parcimônia; ML: máxima verossimilhança (do inglês *maximum likelihood*); IB: inferência bayesiana. Referências para os *softwares*: MacClade (Madison & Madison 1992); Mesquite (Madison & Madison 2011); SIMMAP (Bollback 2006); BayesTraits (Pagel *et al.* 2004); MrBayes (Ronquist *et al.* 2012).

ocorrência de cada uma das reconstruções de estados ancestrais de caracteres (Smith 2010). Em contrapartida, a identificação e o número de mudanças são mais difíceis com a ML. Independentemente do método de otimização, a reconstrução dos estados ancestrais revela a grande importância da sustentação

filogenética no estudo da evolução das interações entre plantas e polinizadores. Além disso, essa abordagem pode ajudar a explicar muitos dos padrões de preferências florais, morfologia e adaptações únicas, que as limitações nos dados de campo em biologia da polinização não permitem acessar.

Além do mapeamento de caracteres, já é antiga na ecologia a preocupação de que o compartilhamento de atributos ou a distribuição dos mesmos em determinados contextos pode ser resultado de restrições filogenéticas (Gould & Lewontin 1979). Nesse sentido, tanto as inovações evolutivas e as mudanças nos atributos quanto a inércia filogenética (manutenção) configuram informações importantes no entendimento dos padrões encontrados. Uma medida que quantifica o compartilhamento de um determinado atributo entre espécies devido à sua relação de parentesco foi denominada de sinal filogenético (Blomberg & Garland 2002). Assim, um sinal filogenético forte indicaria que espécies mais aparentadas tendem a ser mais similares que o esperado ao acaso em relação a determinado atributo, ou seja, há mais inércia filogenética. Nesse caso a divergência entre espécies segue um padrão de movimento browniano, como parece, por exemplo, ser o caso da simetria floral (Vamosi & Vamosi 2010). Em contrapartida, um sinal filogenético fraco indicaria que a variação em um determinado atributo tem pouca ou nenhuma relação com o parentesco entre as espécies, refletindo, entre outros fatores, um possível papel do componente adaptativo, como sugerido para a cor floral (Jager *et al.* 2011).

Um bom exemplo do uso do sinal filogenético (no contexto deste capítulo) associado a reprodução e sucessão ecológica de plantas na Costa Rica foi desenvolvido por Chazdon *et al.* (2003). Os autores relacionaram a estrutura de comunidades em diferentes estádios de sucessão com a distribuição de atributos reprodutivos sob uma perspectiva filogenética. Como resultado encontraram que a polinização e dispersão de frutos por animais, em detrimento daquela mediada por vetores abióticos, predominaram em todos os locais estudados, como seria esperado para uma área de floresta tropical úmida. A proporção

de espécies com dispersão autocórica, flores hermafroditas e polinização por insetos foi relativamente maior em áreas de regeneração secundária do que nas áreas apenas com o corte seletivo de madeira, ou nas florestas tardias. Dioícia e dispersão pelo vento foram mais frequentes em árvores de dossel, enquanto o hermafroditismo foi mais frequente do que o esperado por um modelo nulo entre os arbustos. Os atributos reprodutivos, assim como a forma de crescimento e o padrão de abundância, mostraram forte sinal filogenético. Além disso, alguns atributos estiveram correlacionados, entre eles a dispersão de sementes pelo vento e a polinização por beija-flores, que ocorreram em plantas com flores hermafroditas, enquanto a polinização pelo vento foi predominante em espécies dioicas. Os autores demonstraram que existe uma relação entre o parentesco evolutivo e a maneira como se dá a colonização de uma área (Chazdon *et al.* 2003).

Percebe-se, então, que o mapeamento de caracteres e o cálculo do sinal filogenético podem ser ferramentas complementares para se entender o surgimento e o compartilhamento de atributos entre espécies. Nesse sentido, o mapeamento de caracteres informa quando determinado atributo surgiu e quais mudanças ele sofreu ao longo das linhagens posteriores. Em contrapartida, o sinal filogenético estima um parâmetro acerca da influência do parentesco entre as espécies sobre o compartilhamento de um determinado atributo.

Polinização e estrutura filogenética de comunidades

Devido à grande complexidade da interação, compreender os mecanismos responsáveis pela estrutura das comunidades de plantas e de seus polinizadores

ainda é um grande desafio na ecologia (Sargent *et al.* 2011). Tradicionalmente, a diversidade de *taxa* ou riqueza de espécies tem sido amplamente usada como métrica de biodiversidade para estudar a estrutura e o funcionamento das comunidades ecológicas e dos ecossistemas (Hooper *et al.* 2005), no entanto, a simples diversidade de *taxa* não considera as diferenças entre as espécies e, dado o seu baixo poder preditivo, recentemente ela vem sendo substituída por índices que incorporam as relações filogenéticas. Essas métricas foram denominadas de medidas de estrutura filogenética de comunidades (Webb *et al.* 2002).

Uma forma de quantificar as relações filogenéticas entre espécies coocorrentes em uma determinada comunidade utiliza os índices de diversidade filogenética (*phylogenetic diversity* [PD]) (Pausas & Verdú 2010; Cadotte *et al.* 2010; Pavoine & Bonsall 2011). Esses índices levam vantagem em relação às tradicionais métricas de biodiversidade por capturarem a história evolutiva das espécies e, portanto, quantificarem as relações de parentesco entre elas. Além disso, as tradicionais métricas de diversidade biológica são silenciosas acerca das relações ecológicas entre as espécies. Dessa forma, medidas de PD contribuem para dirimir o prejuízo de considerar similares comunidades com diversidade de espécies semelhantes, mas que desempenham diferentes funções nos ecossistemas.

Dado que espécies filogeneticamente próximas muitas vezes tendem a apresentar atributos com forte sinal filogenético ou tendem a conservar o nicho ao longo da evolução (Wiens & Graham 2005), as medidas de diversidade filogenética podem ser uma alternativa na captura desses componentes. Além disso, os índices tradicionais de diversidade ofereciam pouca indicação de funcionalidade, o que parece ser potencializado com o uso de índices filogenéticos, já que espécies aparentadas tendem a

ser funcionalmente mais similares (Srivastava *et al.* 2012; mas veja Cianciaruso *et al.* 2009; Sobral & Cianciaruso 2012, para outras implicações). No entanto essa abordagem depende muito da intensidade do sinal filogenético para os atributos em questão. Em flores sabe-se que muitas espécies distantemente relacionadas apresentam atributos ecológicos similares em função do uso compartilhado de polinizadores (convergência evolutiva) (Introdução à Seção 3). Nesse sentido, os índices de diversidade filogenética devem ser utilizados juntamente com medidas de sinal filogenético com o objetivo de inferir acuradamente os mecanismos evolutivos e ecológicos responsáveis pela estrutura das comunidades (Losos 2008).

Sargent *et al.* (2011) investigaram as relações entre diferentes aspectos da estrutura de comunidades vegetais (riqueza de espécies, diversidade filogenética, distância evolutiva a partir de uma espécie focal) e a limitação de pólen em uma planta anual polinizada por insetos. Como resultado eles encontraram que tanto a abundância da espécie focal quanto o grau de parentesco com a vizinhança foram decisivos para o grau de limitação polínica. Ao contrário do que seria esperado em uma situação de competição, a limitação de pólen diminuiu à medida que o parentesco da vizinhança com a espécie focal aumentou, revelando assim o papel da facilitação por espécies aparentadas que compartilham polinizadores (Sargent *et al.* 2011).

Resultados contrastantes com os aqui citados foram encontrados por McEwen & Vamosi (2010) ao estudarem a divergência na cor floral e o parentesco filogenético em espécies de plantas de campos alpinos. Os autores testaram especificamente como a distribuição de um atributo (cor floral), o parentesco filogenético e a abundância e frequência dos indivíduos influenciam a estrutura

da comunidade. McEwen & Vamosi (2010) encontraram uma tendência geral ao agrupamento filogenético das espécies e à dispersão da cor floral. Além disso, espécies mais frequentes exibiram cores mais distintas das demais coocorrentes nas mesmas comunidades, o que indicaria uma estratégia que evita a competição por polinizadores (McEwen & Vamosi 2010).

Recentemente, as informações filogenéticas também têm sido aplicadas com o intuito de compreender o padrão de organização de redes mutualísticas. Para isso têm sido utilizadas como parâmetros as interações entre plantas e polinizadores e suas respectivas filogenias (Fig. 18.1). Com essa associação é possível obter informações acerca de diversas questões, como: 1) a influência do parentesco filogenético sobre a estrutura da rede e dos possíveis módulos; 2) o papel das espécies filogeneticamente próximas; 3) a diversidade filogenética dos polinizadores e sua relação com as espécies polinizadas; 4) o papel de extinções não aleatórias influenciadas pela filogenia (Rezende *et al.* 2007; Rafferty & Ives 2013; Schleuning *et al.* 2014). Essa abordagem pode ainda incorporar informações sobre os atributos das espécies, permitindo inferir não só os mecanismos evolutivos, mas também os processos ecológicos subjacentes à estruturação das redes mutualísticas (Rafferty & Ives 2013).

Um exemplo da associação entre redes de interações entre plantas e polinizadores e as informações acerca das suas respectivas relações filogenéticas e atributos ecológicos foi desenvolvido por Rafferty & Ives (2013). Neste estudo, os autores testaram a influência de seis atributos das plantas sobre a estruturação de toda a rede: altura, cor, simetria floral, tamanho do *display* floral, fenologia e local de armazenamento do néctar. Entre esses atributos, apenas a cor estava distribuída entre as espécies de

forma independente da filogenia. Além disso, os polinizadores não apresentaram estruturação filogenética na escolha das espécies utilizadas como recurso, semelhantemente ao encontrado por Vázquez *et al.* (2009) em uma abordagem similar. Em contrapartida, espécies de plantas aparentadas tenderam a atrair o mesmo polinizador e apresentarem um nível de atratividade semelhante a toda comunidade de polinizadores (Rafferty & Ives 2013). As grandes dificuldades com essa abordagem residem no fato de que, especialmente para os trópicos hiperdiversos, se dispõem apenas de informações esparsas e extremamente incipientes quanto às relações filogenéticas tanto de polinizadores quanto de plantas.

Aliado às hipóteses filogenéticas e de datação molecular, as redes de interações ecológicas podem configurar ainda um teste secundário de coevolução. Após a evidência de que orquídeas e abelhas Euglossini não representariam essa categoria evolutiva, Ramírez *et al.* (2011) testaram a codependência desses parceiros usando redes de interações. Eles não encontraram evidência de adaptação recíproca entre abelhas e orquídeas; ao contrário, muitos especialistas interagem com espécies generalistas, levando a um aspecto aninhado da rede (ver revisão sobre estrutura de redes complexas em Lewinsohn *et al.* 2006). Além disso, testes de coextinção apontaram para a perda de espécies de orquídeas de maneira linear quando espécies de Euglossini foram retiradas da rede; ao contrário, as abelhas não foram tão influenciadas pelas simulações da extinção de orquídeas (Ramírez *et al.* 2011).

As implicações da extinção de espécies em redes interativas complexas é um tema bastante relevante, já que a perda de espécies é uma realidade crescente. Esse cenário tenderá a ficar cada vez mais alarmante frente ao aumento da fragmentação e à perda de *habitats* naturais, ou às mudanças climáticas globais

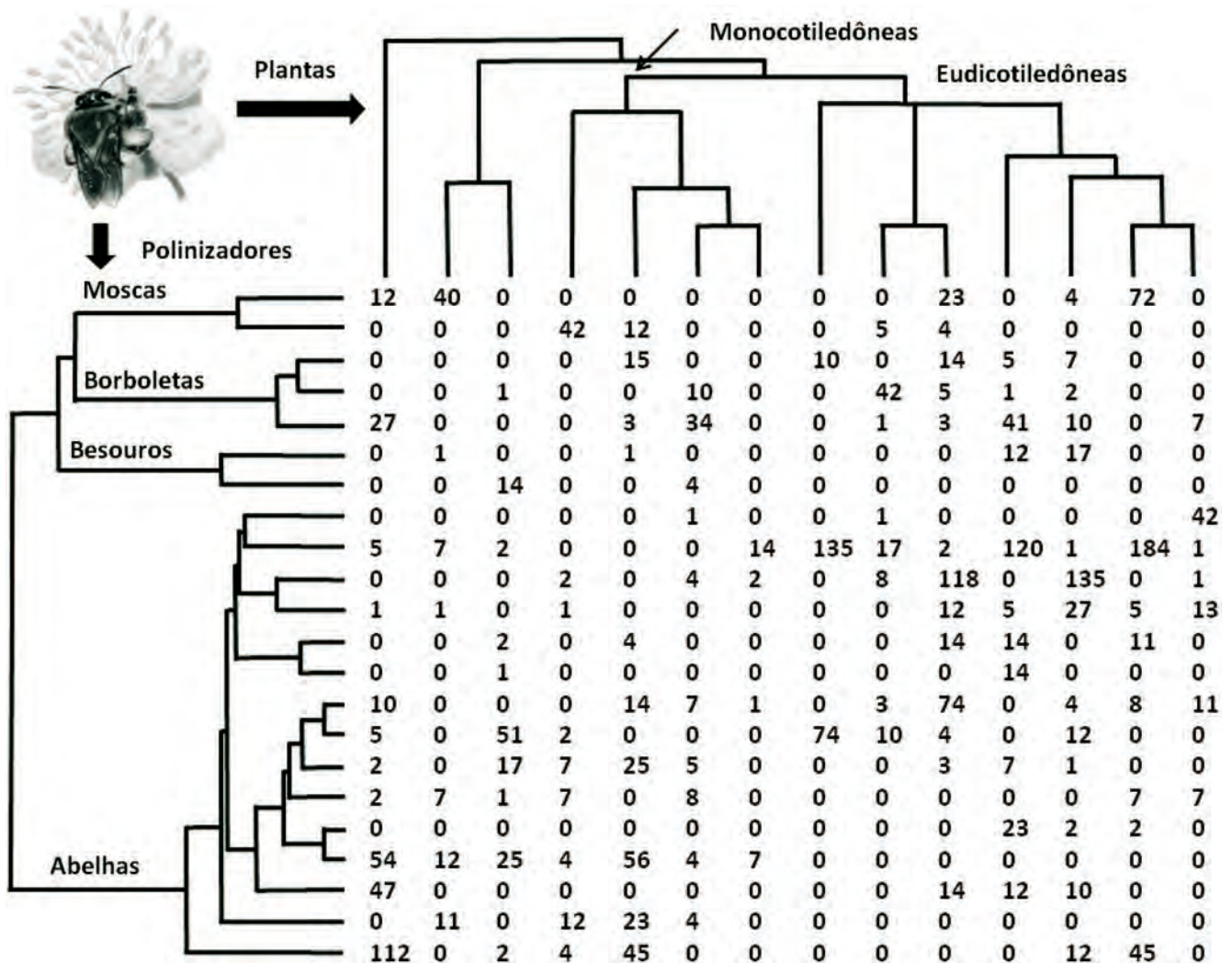


Figura 18.1 Ilustração de uma rede de interações considerando a filogenia de animais à esquerda e plantas na parte superior. Os números que aparecem no cruzamento de linhas e colunas da matriz central indicam a frequência com que a interação entre os respectivos planta e animal foi registrada em uma contagem de campo hipotética. Adaptado de Rafferty & Ives (2013).

(Vieira *et al.* 2013). Além disso, os efeitos negativos podem ser ainda maiores quando as espécies estão envolvidas em cascatas, com efeitos secundários sobre os demais componentes em interação ou até sobre aqueles alheios ao sistema (Colwell *et al.* 2012). Em simulações considerando dados de sete diferentes comunidades de plantas e polinizadores, Vieira *et al.* (2013) avaliaram a velocidade de perda de diversidade filogenética e funcional em função da extinção aleatória de polinizadores. Os autores mostram que a

diversidade funcional seria perdida mais lentamente do que a diversidade filogenética em função da perda de espécies, contradizendo a premissa geral de que ambos os índices deveriam ser fortemente correlacionados. Os resultados sugerem ainda a necessidade de ir além e diferenciar ambos os componentes (filogenético e funcional) para melhor entendimento do funcionamento de comunidades (uma revisão mais ampla desse tema pode ser obtida em Cianciaruso *et al.* 2009; Sobral & Cianciaruso 2012).

Conclusão

Considerando a quantidade de abordagens envolvendo filogenia em biologia da polinização, fica evidente que elas apresentam um potencial enorme de auxiliar no entendimento da evolução de mecanismos de polinização, bem como da estrutura e funcionamento de comunidades de plantas e polinizadores. O objetivo desse capítulo foi ilustrar as diversas aplicações nas quais as filogenias auxiliam na resolução de problemas ecológicos envolvendo a polinização, bem como explicar e exemplificar alguns métodos utilizados. Em um tema tão recente, não é útil nem possível tratar todos os assuntos à exaustão, uma vez que a área (tanto os conceitos quanto os métodos) apresenta-se em franco desenvolvimento e o objetivo aqui foi apenas oferecer uma visão geral acerca da relevância do tema. A mensagem final a ser apreendida é a ideia de que não há mais como se realizarem análises comparativas ignorando-se as relações de parentesco entre as espécies (Felsenstein 1985). Essa perspectiva será favorecida à proporção que hipóteses filogenéticas contendo todos os terminais forem completadas e a ecologia básica dessas espécies for conhecida. Em síntese, esse é um campo de conhecimento em desenvolvimento e, dada a inevitabilidade de sua incorporação em estudos futuros, é muito importante que ele esteja presente em um livro-texto geral e seja assim popularizado.

Agradecimentos

A.M. agradece ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de doutorado concedida (148685/2010-2) e ao Serviço Alemão de Intercâmbio Acadêmico da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (DAAD/CAPES) (12374/12-1) pela bolsa de doutorado sanduíche na Alemanha. A.R.R. agradece à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado

de São Paulo (FAPESP) (2009/54491-0) e à CAPES (Programa de Doutorado Sanduíche no Exterior [PDSE]) pelas bolsas concedidas. Agradecemos ainda a Leonardo Ré Jorge, Vinicius Brito, Pedro Bergamo e aos dois revisores pelas contribuições para a presente versão desse texto.

Referências bibliográficas

- Ackerman, J.D. 2000. Abiotic pollen and pollination: Ecological, functional, and evolutionary perspectives. **Plant Systematics and Evolution**, 222, 167-185.
- Amorim, D.S. 2002. **Fundamentos de Sistemática Filogenética**. Ribeirão Preto, Holos Editora, 156p.
- Andújar, C.; Soria-Carrasco, V.; Serrano, J. & Gómez-Zurita, J. 2014. Congruence test of molecular clock calibration hypotheses based on Bayes factor comparisons. **Methods in Ecology and Evolution**, 5, 226-242.
- Armbruster, W.S. & Baldwin, B.G. 1998. Switch from specialized to generalized pollination. **Nature**, 394, 632-632.
- Armbruster, W.S.; Lee, J. & Baldwin, B.G. 2009. Macroevolutionary patterns of defense and pollination in *Dalechampia* vines: adaptation, exaptation, and evolutionary novelty. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, 106, 18085-90.
- Banks, J.C. & Paterson, A.M. 2005. Multi-host parasite species in cophylogenetic studies. **International Journal for Parasitology**, 35, 741-6.
- Blomberg, S.P. & Garland, T. 2002. Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. **Journal of Evolutionary Biology**, 15, 899-910.
- Bollback, J.P. 2006. SIMMAP: stochastic character mapping of discrete traits on phylogenies. **BMC bioinformatics**, 7, 88.
- Cadotte, M.W.; Davies, J.T.; Regetz, J.; Kembel, S.W.; Cleland, E. & Oakley, T. H. 2010. Phylogenetic diversity metrics for ecological communities: integrating species richness, abundance and evolutionary history. **Ecology Letters**, 13, 96-105.
- Chartier, M.; Gibernau, M. & Renner, S. S. 2013. The evolution of pollinator/plant interaction types in the Araceae. **Evolution**, 1-18.
- Chauveau, O.; Eggers, L.; Raquin, C.; Silvério, A.; Brown, S.; Couloux, A.; Cruaud, C.; Kaltchuk-Santos, E.; Yockteng, R.; Souza-Chies, T.T. & Nadot, S. 2011. Evolution of oil-

- producing trichomes in *Sisyrinchium* (Iridaceae): insights from the first comprehensive phylogenetic analysis of the genus. **Annals of Botany**, 107, 1287-312.
- Chauveau, O.; Eggers, L.; Souza-Chies, T.T. & Nadot, S. 2012. Oil-producing flowers within the Iridoideae (Iridaceae): evolutionary trends in the flowers of the New World genera. **Annals of Botany**, 110, 713-729.
- Chazdon, R.L.; Careaga, S.; Webb, C. & Vargas, O. 2003. Community and phylogenetic structure of reproductive traits of woody species in wet tropical forests. **Ecological Monographs**, 73, 331-348.
- Cianciaruso, M.V.; Silva, I.A. & Batalha, M.A. 2009. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a ecologia de comunidades. **Biota Neotropica**, 9, 1-11.
- Colwell R.K.; Dunn R.R. & Harris, N.C. 2012. Coextinction and persistence of dependent species in a changing world. **Annual Review Ecology, Evolution and Systematics**, 43, 183-203.
- Cosacov, A.; Sérsic, A.N.; Sosa, V.; De-Nova, J. A., Nylinder, S. & Cocucci, A.A. 2009. New insights into the phylogenetic relationships, character evolution, and phytogeographic patterns of *Calceolaria* (Calceolariaceae). **American Journal of Botany**, 96, 2240-2255.
- Culley, T.; Weller, M.S.G. & Sakai, A.K. 2002. The evolution of wind pollination in angiosperms. **Trends in Ecology & Evolution**, 17, 361-369.
- Danforth, B.N.; Cardinal, S.; Praz, C.J.; Almeida, E.A.B. & Michez, D. 2013. The impact of molecular data on our understanding of bee phylogeny and evolution. **Annual review of Entomology**, 58, 57-78.
- De Boer, H.J.; Schaefer, H.; Thulin, M. & Renner, S.S. 2012. Evolution and loss of long-fringed petals: a case study using a dated phylogeny of the snake gourds, *Trichosanthes* (Cucurbitaceae). **BMC Evolutionary Biology**, 12, 108.
- De Vienne, D.M.; Refrégier, G.; López-Villavicencio, M.; Tellier, A.; Hood, M.E. & Giraud, T. 2013. Cospeciation *vs.* host-shift speciation: methods for testing, evidence from natural associations and relation to coevolution. **New Phytologist**, 198, 347-385.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. **The American Naturalist**, 125, 1-15.
- Futuyma, D.J. & Moreno, G. 1988. The evolution of ecological specialization. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 19, 207-233.
- Gould, S.J. & Lewontin, R.C. 1979. The spandrels of San Marco and the panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. **Proceedings of the Royal Society of London B**, 205(1161), 581-598.
- Grimaldi, D.A. 1999. The Co-Radiations of Pollinating Insects and Angiosperms in the Cretaceous. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, 86, 373-406.
- Haider, M.; Dorn, S.; Sedivy, C. & Müller, A. 2013. Phylogeny and floral hosts of a predominantly pollen generalist group of mason bees (Megachilidae: Osmiini). **Biological Journal of the Linnean Society**, 111, 78-91.
- Hanley, M.E.; Lamont, B.B. & Armbruster, W.S. 2009. Pollination and plant defence traits co-vary in Western Australian Hakeas. **The New phytologist**, 182, 251-60.
- Hoballah, M.E.; Gübitz, T.; Stuurman, J.; Broger, L.; Barone, M.; Mandel, T.; Dell'Olive, A.; Arnold, M. & Kuhlemeier, C. 2007. Single gene-mediated shift in pollinator attraction in *Petunia*. **The Plant Cell**, 19, 779-790.
- Hooper, D.U.F.; Chapin, S.; Ewel, J.J.; Hector, A.; Inchausti, P.; Lavorel, S.; Lawton, J. H.; Lodge, D. M.; Loreau, M.; Naeem, S.; Schmid, B.; Setälä, H.; Symstad, A. J.; Vandermeer, J. & Wardle, D.A. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. **Ecological Monographs**, 75, 3-35.
- Jager, M.L.; Dreyer, L.L. & Ellis, A.G. 2011. Do pollinators influence the assembly of flower colours within plant communities? **Oecologia**, 166, 543-553.
- Johnson, K.P. & Clayton, D.H. 2004. Untangling Coevolutionary History. **Syst. Biol.**, 53, 92-94, 2004
- Johnson, S.D.; Linder, H.P. & Steiner, K.E. 1998. Phylogeny and radiation of pollination systems in *Disa* (Orchidaceae). **American Journal of Botany**, 85, 402-411.
- Johnson, S. & Steiner, K. 2000. Generalization versus specialization in plant pollination systems. **Trends in Ecology & Evolution**, 15, 140-143.
- Kimura M. 1968. Evolutionary rate at the molecular level. **Nature**, 217, 624-626.
- Larkin, L.L.; Neff, J.L. & Simpson, B.B. 2008. The evolution of a pollen diet: Host choice and diet breadth of *Andrena* bees (Hymenoptera: Andrenidae). **Apidologie**, 39, 133-145.
- Lewinsohn, T.W.; Loyola, R.D. & Prado, P.I. 2006. Matrizes, redes e ordenações: a detecção de estrutura em comunidades interativas. **Oecologia Brasiliensis**, 10, 90-104.
- Ley, A.C. & Claßen-Bockhoff, R. 2011. Evolution in African Marantaceae - Evidence from Phylogenetic, Ecological and Morphological Studies. **Systematic Botany**, 36, 277-290.
- Lopez-Vaamonde, C.; Wikström, N.; Kjer, K.M.G.; Weiblen, D.; Yves, J.; Machado, C.A. & Cook, J.M. 2009. Molecular dating and biogeography of fig-pollinating wasps. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 52, 715-726.
- Losos, J.B. 2008. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. **Ecology Letters**, 11, 995-1003.

- Maddison, W.P. & Maddison, D.R. 1992. **MacClade: Analysis of Phylogeny and Character Evolution**. Version 3.0. Sinauer.
- Maddison, W.P. & Maddison, D.R. 2011. **Mesquite: a modular system for evolutionary analysis**.
- Marussich, W.A. & Machado, C.A. 2007. Host-specificity and coevolution among pollinating and nonpollinating New World fig wasps. **Molecular Ecology**, 16, 1925-1946.
- McEwen, J.R. & Vamossi, J.C. 2010. Floral colour versus phylogeny in structuring subalpine flowering communities. **Proceedings of the Royal Society B**, 277, 2957-2965.
- Michez, D.; Patiny, S.; Rasmont, P.; Timmermann, K. & Vereecken, N.J. 2008. Phylogeny and host-plant evolution in Melittidae s.l. (Hymenoptera : Apoidea). **Apidologie**, 39, 146-162.
- Ogle, W. 1911. **De Partibus Animalium**. Traduzido para o inglês sob a coordenação de Smith, A. & Ross, W. D. Oxford, Clarendon Press, 5s. net.
- Pagel, M.; Meade, A. & Barker, D. 2004. Bayesian estimation of ancestral character states on phylogenies. **Systematic Biology**, 53, 673-684.
- Pavoine, S. & Bonsall, M.B. 2011. Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. **Biological Reviews**, 86, 792-812.
- Pausas, J.G. & Verdú, M. 2010. The jungle of methods for evaluating phenotypic and phylogenetic structure of communities. **BioScience**, 60, 614-625.
- Pérez, F.; Arroyo, M.T.K.; Medel, R. & Hershkovitz, M.A. 2006. Ancestral Reconstruction of Flower Morphology and Pollination Systems in Schizanthus. **American Journal of Botany**, 93, 1029-1038.
- Rafferty, N.E. & Ives, A.R. 2013. Phylogenetic trait-based analyses of ecological networks. **Ecology**, 94(10), 2321-2333.
- Ramírez, S.R.; Gravendeel, B.; Singer, R.B.; Marshall, C.R. & Pierce, N.E. 2007. Dating the origin of the Orchidaceae from a fossil orchid with its pollinator. **Nature**, 448, 1042-1045.
- Ramírez, S.R.; Eltz, T.; Fujiwara, M.K.; Gerlach, G.; Goldman-Huertas, B. Tsutsui, N.D. & Pierce N.E. 2011. Asynchronous diversification in a specialized plant-pollinator mutualism. **Science**, 333, 1742-1746.
- Rech, A.R. & Brito, V.L.G. 2012. Mutualismos extremos de polinização: história natural e tendências evolutivas. **Oecologia Australis**, 16, 297-310.
- Renner, S.S. 2005. Relaxed molecular clocks for dating historical plant dispersal events. **Trends in Plant Science**, 10(11), 550-558.
- Renner, S.S. & Schaefer, H. 2010. The evolution and loss of oil-offering flowers: new insights from dated phylogenies for angiosperms and bees. **Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B**, 365, 423-435.
- Rezende, E.L.; Lavabre, J.E.; Guimaraes, P.R.; Jordano, P. & Bascompte, J. 2007. Non-random coextinctions in phylogenetically structured mutualistic networks. **Nature**, 448, 925-928.
- Ridley, M. 1983. **The explanation of organic diversity: the comparative method and adaptations for mating**. Oxford, Oxford University Press.
- Ronquist, F.; Teslenko, M.; van der Mark, P.; Ayres, D.L. Darling, A.; Höhna, S.; Larget, B.; Liu, L.; Suchard, M. & Huelsenbeck, J.P. 2012. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. **Systematic Biology**, 61, 539-542.
- Sargent, R.D.; Kembel, S.W.; Emery, N.C.; Forrestel, E.J. & Ackerly, D.D. 2011. Effect of local community phylogenetic structure on pollen limitation in an obligately insect-pollinated plant. **American Journal of Botany**, 98(2), 283-289.
- Schiestl, F.P. & Dötterl, S. 2012. The evolution of floral scent and olfactory preferences in pollinators: Coevolution of pre-existing bias? **Evolution**, 66, 2042-2055.
- Schleuning, M.; Ingmann, L.; Strauß, R.; Fritz, S.A.; Dalsgaard, B.; Dehling, D.M.; Plein, M.; Saavedra, F.; Sandel, B.; Svenning, J.; Böhning-Gaese, K. & Dormann, C.F. 2014. Ecological, historical and evolutionary determinants of modularity in weighted seed-dispersal networks. **Ecology Letters**, 17, 454-463.
- Sedivy, C.; Praz, C.J.; Müller, A.; Widmer, A. & Dorn, S. 2008. Patterns of host-plant choice in bees of the genus *Chelostoma* : the constraint hypothesis of host-range evolution in bees. **Evolution**, 62, 2487-2507.
- Sipes, S.D. & Tepedino, V.J. 2005. Pollen-host specificity and evolutionary patterns of host switching in a clade of specialist bees (Apoidea: *Diadasia*). **Biological Journal of the Linnean Society**, 86, 487-505.
- Smith, S.D. 2010. Using phylogenetics to detect pollinator-mediated floral evolution. **New Phytologist**, 188, 354-363.
- Sobral, F.L. & Cianciaruso, M.V. 2012. Estrutura filogenética e funcional de assembleias: (re)montando a ecologia de comunidades em diferentes escalas espaciais. **Bioscience Journal**, 28(4), 617-631.
- Srivastava, D.S.; Cadotte, M.W.; MacDonald, A.A.M.; Marushia, R.G. & Mirotchnick, N. 2012. Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems. **Ecology Letters**, 15, 637-648.
- Steiner, K.E. 2010. Twin oil sacs facilitate the evolution of a novel type of pollination unit (*Meranthium*) in a South African orchid. **American Journal of Botany**, 97, 311-323.
- Stevens, P.F. 2012. **Angiosperm Phylogeny Website**. Disponível em: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb>.

- Tripp, E.A. & Manos, P.S. 2008. Is floral specialization an evolutionary dead-end? Pollination system transitions in *Ruellia* (Acanthaceae). **Evolution**, 62, 1712-1737.
- Valente, L.M.; Manning, J.C. Goldblatt, P. & Vargas, P. 2012. Did pollination shifts drive diversification in southern African *Gladiolus*? Evaluating the model of pollinator-driven speciation. **The American Naturalist**, 180, 83-98.
- Vamosi, J.C. & Vamosi, S.M. 2010. Key innovations within a geographical context in flowering plants: towards resolving Darwin's abominable mystery. **Ecology Letters**, 13, 1270-1279.
- Vázquez, D.P. & Aizen, M.A. 2004. Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant-pollinator interactions. **Ecology**, 85(5), 1251-1257.
- Vázquez, D.P.; Chacoff, N.P. & Cagnolo, L. 2009. Evaluating multiple determinants of the structure of plant-animal mutualistic networks. **Ecology**, 90, 2039-2046.
- Vieira, M.C.; Cianciaruso, M.V. & Almeida-Neto M. 2013. Plant-pollinator coextinctions and the loss of plant functional and phylogenetic diversity. **PLoS ONE**, 8(11), e81242.
- Vogel, S. 1974. Oilblumen und oilsammelnde Bienen. **Tropical und Subtropical Pflanzenwelt**, 7, 1-267.
- Webb, C.O.; Ackerly, D.D.; McPeck, M. & Donoghue, M.J. 2002. Phylogenies and Community Ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 33, 475-505.
- Wiens, J.J. & C.H. Graham. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 36, 519-539.
- Wilson, P.; Castellanos, M.C.; Wolfe, A.D. & Thomson, J.D. 2006. Shifts between bee and bird polination in *Penstemons*. Pages 47-68 in N. M. Waser & J. Ollerton, (editors). **Plant-Pollinator Interactions: From Specialization to Generalization**. Chicago, The University of Chicago Press.
- Zuckerkindl, E. & Pauling, L. 1962. **Molecular disease, evolution, and genetic heterogeneity**. Pages 189-225 in M. Kasha and B. Pullman (eds.) **Horizons in Biochemistry**. New York, Academic Press.



Foto: Francismeire Telles

* Capítulo 19 *

Ecologia cognitiva da polinização

Vinícius Brito¹, Francismeire Telles² e Klaus Lunau³

¹ Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas – CEP: 13083-970 – Campinas-SP – Brasil – Caixa postal 6109. e-mail: viniciusduartina@gmail.com

² Estación Experimental de Zonas Áridas (EEZA/CSIC), Departamento de Ecología Funcional y Evolutiva, Ctra. de Sacramento s/n, La Cañada de San Urbano, 04120 Almería, España.

³ AG Sinnesökologie, Institut für Neurobiologie, Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf, Universitätsstr. 1, 40225 Düsseldorf, Alemanha.

As características florais com as quais nos deparamos em nosso dia a dia podem atrair facilmente a nossa atenção e despertar nossos sentidos através dos estímulos que emitem. Porém, ditos atrativos não evoluíram em resposta a nosso sistema sensorial e capacidades cognitivas. O surgimento de determinados padrões florais, como cor, forma, tamanho, emissão de odores, presença de estímulos táteis, térmicos, gustatórios etc., em cada grupo de plantas, resulta de um processo interativo entre estas e seus visitantes florais. Assim, explorar o sistema sensorial e cognitivo de animais que buscam por fontes de energia como pólen e néctar é a chave utilizada por muitas plantas para atrair vetores que facilitem o movimento de pólen entre indivíduos coespecíficos. Com o intuito de entender essa interação, que teve início há cerca de 150 milhões de anos, e os processos evolutivos que levaram à diversidade dos sistemas de polinização em angiospermas, discutimos sobre o funcionamento dos principais mecanismos sensoriais e os diferentes processos de interação planta-polinizador, além de mencionar a existência de outros processos evolutivos, como a inércia filogenética, a exaptação e a deriva, que também podem ter contribuído para o surgimento da diversidade floral nas angiospermas.

Introdução

Os animais polinizadores, ou visitantes florais em geral, reagem aos atrativos e recursos através do instinto e aprendizado. Os sinais florais e os sistemas sensoriais desses animais interatuam, selecionando e ativando diferentes mecanismos e rotas que, por sua vez, são dependentes da atividade que o visitante procura realizar. Não deveria ser difícil, portanto, imaginar ou ao menos nos permitir chegar à conclusão de que esses organismos usam, de maneira similar à nossa, as informações que estão disponíveis ao seu redor. Esse processo interativo com o mundo físico está modulado pela capacidade individual de cada organismo em captar, processar e armazenar os sinais através do uso de órgãos sensoriais e memória da mesma maneira como nós o fazemos. Visão, fragrâncias e sabores, tato, sensibilidade eletromagnética, noção de tempo, estimação de distâncias, medida de direção, estabelecimento de pontos de referências e, ainda, uma memória para armazenar e lembrar todas essas informações de maneira seletiva (Kevan & Menzel 2012) seriam parte dessa rede de comunicação entre as formas de vida e o ambiente físico, estando estruturados e adaptados de acordo com os ecossistemas aos quais pertencem.

Desde os tempos de Darwin, a comunicação animal tem sido objeto de grande interesse e, mesmo depois de tantos anos de estudos, a tentativa de desvendar o mistério que circunda o tema em diferentes níveis funcionais continua. Ainda temos muito o que descobrir sobre a evolução dos sinais percebidos e emitidos por diferentes espécies e as respostas produzidas através do processamento dessa informação, que finalmente será refletida no comportamento do animal. Essa integração entre sinais e respostas comportamentais tende a ser modulada, ou facilitada, por processos cognitivos.

As características cognitivas, como qualquer outra característica animal, são determinadas por combinações entre fatores genéticos e ambientais. Podemos imaginar que indivíduos de uma mesma espécie exibem uma ampla variação em *fitness* e que isto é determinado em parte pela variação hereditária em suas características cognitivas. Consequentemente, essas variações foram, são ou serão submetidas à evolução através do processo de seleção natural e, portanto, podemos contar com os conhecimentos ecológicos e evolutivos ao estudar cognição (Dukas & Ratcliffe 2009).

O conceito de cognição, de maneira ampla, pode ser referido como a capacidade de *adquirir, processar, reter* e, posteriormente, *utilizar* a informação captada através dos sentidos. A cognição pode ser dividida em vários componentes inter-relacionados e talvez indissociáveis: a) **percepção** – tradução dos sinais ambientais em representações neuronais; b) **aprendizado** – aquisição e retenção das representações neuronais obtidas; c) **memória de trabalho** – ou memória de curto prazo, constituída por um pequeno conjunto de representações neuronais – ou informações – ativas durante um curto período; d) **memória de longo prazo** – representações passivas armazenadas previamente referentes à informação aprendida; e) **atenção** – ativação das representações neuronais quando o estímulo está disponível em um dado momento; e f) **tomada de decisão** – que envolve a execução de uma ação de acordo com a informação disponível sobre as características ambientais relevantes e experiência prévia (Dukas 2004; Dukas & Ratcliffe 2009).

Para entender por que a cognição é potencialmente importante no contexto da biologia da polinização faz-se essencial primeiramente o conhecimento de como esses animais percebem e respondem ao mundo que os rodeia. O que nós buscamos nas próximas

páginas desse capítulo é fazer que o leitor entre nesse universo sensorial e entenda como ele é percebido e discriminado por animais que dispõem de mecanismos e sensações como as nossas, algumas vezes em uma escala menos refinada e outras centenas de vezes mais precisas e detalhadas, mas com interações criticamente estabelecidas e baseadas em sua história ecológica e evolutiva, resultando em uma relação harmônica com o mundo físico.

Cor e sua percepção

Entender o conceito de cor não é tarefa das mais fáceis e parte desse exercício consiste em interpretar as sensações humanas. Embora em nosso dia a dia muitas vezes nos guiemos pelas características visuais que os objetos apresentam – as mudanças nas cores do sinal de trânsito, um fruto maduro, um céu cinza ou ensolarado, entre outros –, não paramos para pensar que a cor, aparentemente apenas representando uma propriedade dos objetos, também está diretamente relacionada à capacidade de processamento visual e sensorial de um organismo.

Para perceber e reconhecer diferenças entre cores muitas vezes recorremos a distintas propriedades das mesmas. Nós, seres humanos, temos a capacidade de discriminar entre elas através de mecanismos cromáticos (matiz e saturação) ou acromáticos (brilho). Ainda que soe estranho dizer que acromaticidade possa representar cor de alguma maneira, tomemos como exemplo pessoas com visão de cores dicromatas, chamadas de daltônicas, que podem discriminar entre tons de verde e vermelho tendo em conta a diferença de brilho entre eles. No caso da visão **em** cores e não apenas discriminação **entre** cores, precisamos mais do que a habilidade de perceber diferenças acromáticas: devemos ser capazes de identificar um objeto ainda que seu par oposto ou o fundo no qual esteja

sendo apresentado tenham a mesma quantidade de brilho (Kelber *et al.* 2003). Uma breve definição e a representação (Fig. 19.1) das propriedades de uma cor tornam-se necessárias então:

- **Matiz:** é o que reconhecemos por “cor” propriamente dita; é o estado puro da cor sem o branco ou o preto agregado. Está associado com o comprimento de onda dominante e é o que nos permite distinguir ou nomear em que classe espectral se encontra um objeto – vermelho, azul, verde etc.;
- **Saturação ou croma:** refere-se à pureza ou intensidade da cor em particular, vivacidade ou palidez da mesma. Também pode ser definida pela quantidade de cinza que uma cor contém: quanto mais cinza ou neutra for, menos saturada é a cor. Por exemplo, partindo de um vermelho puro e rico, este seria menos saturado ao se adicionar algum valor de cinza;
- **Brilho:** usado para descrever quão clara ou escura parece uma cor com respeito ao seu matiz original. A descrição clássica dos valores corresponde a claro (quando há determinadas proporções de branco), médio (quando há determinadas proporções de cinza) e escuro (quando há determinadas proporções de preto).

Levando em conta todos esses parâmetros, podemos prever que o conceito de cor não se refere apenas à quantidade de luz refletida por um objeto em cada comprimento de onda visível para o observador. Por exemplo: a cor percebida de um determinado verde de uma folha não seria apenas a refletância do comprimento de onda verde, mas também um componente abstrato e subjetivo (Willmer 2011), dependente da variação da iluminação natural ou



Figura 19.1 Representação esquemática das diferentes propriedades das cores.

artificial presente no ambiente e do contraste produzido entre o objeto e o plano de fundo (Faruq *et al.* 2013).

É importante reconhecer que comprimentos de onda e cor não pertencem a um mesmo conceito. Comprimentos de onda, por si sós, são “incolores” e as cores que vemos são resultados subjetivos de nossa análise desses comprimentos de onda visualizados. Em uma linguagem mais filosófica, cores subjetivas (vermelho, verde etc.) são frutos da nossa percepção pessoal (*qualia*), cuja natureza não pode ser demonstrada para outros. O espectro visível para seres humanos e a maioria dos primatas não humanos, ou a faixa visível de longitudes de onda, está entre 400 e 700 nm, com alguma sensibilidade acima dos 800 nm. Para muitos outros animais, incluindo pássaros, peixes e muitos artrópodes, esse espectro se estende na faixa do ultravioleta, de 400 a aproximadamente

320 nm (UVA). Nas aranhas-saltadoras (Salticidae) essa distribuição vai além – abaixo dos 315 nm (UVB) – e é utilizada no contexto de reprodução, incluindo o cortejo. Muitas flores possuem atrativos na faixa do ultravioleta (UVA), que, apesar de serem imperceptíveis aos nossos olhos, são distinguíveis pelos polinizadores (Land & Nilsson 2002).

Objetos ao nosso redor refletem diferentes comprimentos de onda em diferentes proporções. Ser capaz de analisar de alguma maneira essa distribuição da luz que chega aos olhos provê vantagens e pode ser uma ferramenta útil para os animais identificarem e classificarem objetos que sejam relevantes em um determinado contexto. Levando isso em consideração, podemos utilizar as propriedades das cores para construir o que é conhecido como *espaço de cores* para um determinado animal, considerando as características particulares de cada sistema visual. Para seres humanos que possuem células visuais (conhecidas como fotorreceptores e divididas em cones e bastonetes) que respondem aos comprimentos de onda na faixa do azul, verde e vermelho podemos construir um espaço de cor tridimensional, onde cada um dos eixos estaria representando o valor de excitação de cada um dos fotorreceptores (para maiores detalhes sobre espaço de cores, ver Feitosa-Santana *et al.* 2006). Por previamente conhecer a capacidade perceptual do sistema visual humano e classificá-la como tricromática (pela presença de três tipos distintos de fotorreceptores), podemos criar uma representação geométrica de forma triangular para definir o matiz percebido, com base na estimulação relativa de cada fotorreceptor. Assim, um objeto de determinada cor, como, por exemplo, uma flor amarela, poderá ser representado em um local específico dentro deste espaço.

Considerando, portanto, os tipos e a quantidade de fotorreceptores presentes nos olhos dos animais, podemos determinar a maneira com a qual as cores

de diferentes comprimentos de onda emitidas por diferentes objetos estimulam as células visuais. Tendo a abelha-do-mel (*Apis mellifera*) como principal organismo ao se estudar a visão em insetos polinizadores, dada a sua longa relação com os humanos e o interesse despertado desde épocas remotas, o primeiro modelo de percepção de cores foi elaborado para essa espécie (Backhaus 1991), seguido de um modelo aplicável aos himenópteros de maneira geral (Chittka 1992) e, mais recentemente, de um modelo baseado em processos físicos de absorção da informação luminosa (Vorobyev & Osorio 1998). Esses modelos proporcionam informação sobre a detecção e discriminação de estímulos visuais e representam ditos estímulos como pontos dentro de um espaço de cores. A distância entre os dois estímulos coloridos, ou entre um estímulo colorido e o plano de fundo no qual este está sendo apresentado, reflete a sua distância perceptual, de modo que valores mais próximos a zero (numa escala hipotética de 0 e 1) indicam maior dificuldade de discriminação entre a cor e seu plano de fundo, ou entre esta e uma segunda cor, enquanto valores mais próximos a 1

indicam uma discriminação teórica superior a 75%. Para animais com visão tricromática, os valores de excitação dos três tipos de fotorreceptores são usados para se calcular a posição ocupada por um determinado estímulo que está sendo visualizado, dentro de um espaço geométrico de cores, como anteriormente mencionado no caso dos humanos. Diferentes modelos predizem diferentes posições e distâncias (Fig. 19.2) e cabe ao investigador aprofundar-se mais na hora de selecionar um deles e saber se suas premissas correspondem e se ajustam ao comportamento dos organismos testados (ver Vorobyev & Brandt 1997 e Telles & Rodríguez-Gironés 2015 para uma visão geral dos modelos).

Desse modo, podemos imaginar que, de forma geral, as flores disputam a atenção dos seus possíveis agentes polinizadores usando uma ampla gama de cores para gerar sensações e serem discriminadas. Esses agentes, por outro lado, estão equipados com pigmentos visuais capazes de decodificar a informação refletida pela superfície desses estímulos. Considera-se

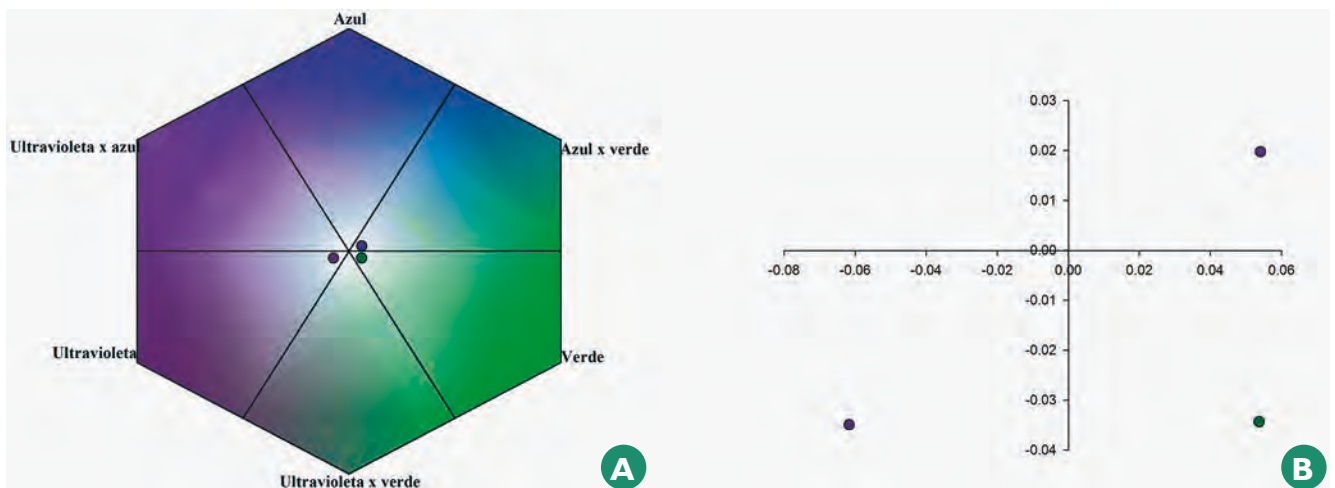


Figura 19.2 Representação de três estímulos (flores) em dois espaços de cores de acordo com o sistema visual de *Apis mellifera*. (A) Modelo do hexágono de cores (Chittka 1992), esquinas representando fotorreceptores e as possíveis combinações entre eles de acordo com a refletância espectral do objeto que está sendo visualizado. (B) Modelo de oposição das cores (Backhaus 1991) e a distribuição relativa dos estímulos dentro deste espaço.

que todos os insetos polinizadores são sensíveis à faixa do ultravioleta e, apesar de não sermos capazes de enxergar nesse comprimento de onda, muitas flores de diversas famílias refletem nessa faixa do espectro (Guldborg & Atsatt 1975), permitindo que animais capazes de perceber esses comprimentos de onda possam explorar um novo mundo de possibilidades visuais, como veremos adiante.

Visão em cores: um novo mundo de possibilidades

A ciência da visão em cores e os processos psicofísicos associados ao seu estudo foram estabelecidos durante o século XIX para os seres humanos. A partir de então cientistas começaram a questionar se os demais animais também eram capazes de ver o mundo em cores (Kelber *et al.* 2003). Muitos dos conceitos e inferências utilizados atualmente ao se trabalhar com estes organismos provêm daqueles gerados através dos estudos da visão humana. Após as observações pioneiras de Lubbock (1888) demonstrarem que o microcrustáceo *Daphnia* sp. era capaz de ver o mundo em cores e que as abelhas-do-mel são capazes de associar recompensas com cores, foi a vez do então ganhador do prêmio Nobel Karl von Frisch, em 1914, diferenciar o uso de sinais cromáticos e acromáticos por insetos usando também a abelha-do-mel como modelo. Nesse experimento, von Frisch alimentou abelhas operárias com solução de açúcar apresentada sobre um cartão azul durante a fase de treinamento. Após as abelhas aprenderem a associar o estímulo cromático com recompensa (solução de açúcar) elas passaram para a fase de teste, quando deveriam eleger o mesmo estímulo azul entre outros quinze cartões de vários tons de cinza, com pelo menos um deles contendo a mesma intensidade ou valor acromático daquele usado na fase de treinamento. Ele supôs

que, se as abelhas fossem cegas para cores, elas confundiriam o cartão azul com os cartões cinza – ou pelo menos com aquele de mesmo valor acromático –, o que não aconteceu. Dessa maneira, von Frisch estabeleceu o uso da visão em cores pelas abelhas (Willmer 2011).

De forma geral, o processo visual consiste basicamente em extrair a informação luminosa refletida pelos objetos e convertê-la em sinais neurais. Assim, para que haja visão em cores torna-se necessário, mas não suficiente, que o animal em questão tenha mais de um tipo de fotorreceptor ou pigmentos visuais em seus olhos, com diferentes sensibilidades espectrais. Isso se deve ao fato de que, com apenas um pigmento visual, comprimento de onda e intensidade não podem ser separados um do outro, sendo a visão em cores impossível. Esse processo começa uma vez que a luz chega a esses diferentes fotorreceptores – neurônios especializados em absorver a luz –, gerando sinais neurais que passam ao longo e através de vários níveis estruturais, submetendo-se a um extensivo processamento da informação antes de a mesma ser retransmitida, depois de codificada. É esse caminho de processamento da informação que constitui a visão e a diferencia de processos fotossintéticos e outros, que são similarmente relacionados com absorção da luz (Fein & Szuts 1982).

A diferença entre os fotorreceptores está principalmente na capacidade de excitação (Tab. 19.1) e na quantidade dos pigmentos visuais presentes nestas estruturas, variando entre organismos intra e interespecificamente. A maioria dos artrópodes e vertebrados possui ao menos dois deles. Entre os invertebrados a maioria é di ou tricromática, com frequentemente um pigmento sensível na faixa do ultravioleta. Mas isso não quer dizer que não haja exceções: alguns insetos, como libélulas e borboletas, possuem cinco pigmentos, apresentando uma

visão em cor complexa e sofisticada (Land & Nilsson 2002). De forma geral, abelhas têm visão tricromática, ou seja, possuem fotorreceptores com picos de excitação em três faixas diferentes do espectro visual: ultravioleta, azul e verde. A visão tricromática UV-azul-verde parece ser a condição ancestral de todos os insetos pterigota desde o Devoniano, existindo, porém, variações (Briscoe & Chittka 2001), como mencionado anteriormente.

Outro grupo importante de polinizadores – as aves – possui visão tetracromática, isto é, quatro tipos de fotorreceptores em suas retinas, respondendo a comprimentos de onda na faixa do ultravioleta, azul, verde e vermelho (Finger & Burckhardt 1993). Isso faz que a capacidade visual desse grupo seja inimaginável para nossa condição tricromática. Além disso, os cones das aves possuem pequenas gotas de óleo que filtram a luz, estreitando o espectro de cor que adentra estas células e diminuindo, provavelmente, a sobreposição nas respostas dos diferentes receptores presentes nos cones (Willmer 2011).

Nos morcegos, de uma maneira geral, a visão desempenha um importante papel na detecção e prevenção dos predadores durante o forrageio e sobrevoo. Todavia, para aqueles que são polinizadores, o uso da visão dicromática poderia aumentar a capacidade de encontrar flores durante a noite, já que muitas apresentam refletância no ultravioleta (Müller *et al.* 2009). Existem dois tipos de fotorreceptores na retina dos mamíferos: os cones, utilizados durante o dia e capazes de detectar e diferenciar cores, e os bastonetes, especializados em visão noturna e contrastes. Apenas recentemente a visão em cores nos morcegos noturnos foi desvendada (Barton *et al.* 1995). A verdade é que dentro desse grupo existem mais de 1.100 espécies que podem ver cores, ainda que sua capacidade não seja tão excelente quando comparada com a de outros animais noturnos.

O tipo de informação extraída do meio físico depende das necessidades específicas de cada organismo e da sua história evolutiva associada ao ambiente em que está inserido. Assim, ainda que os

Tabela 19.1 Diferentes espécies com seus respectivos fotorreceptores apresentando diferentes picos de sensibilidade espectral

Espécie	Fotorreceptores ($\lambda_{\text{máx}}$)				
	UV	Azul	Verde	Vermelho	Bastonetes
Aranha-saltadora (<i>Menemerus confusus</i>)	360	490	520	580	–
Abelha-do-mel (<i>Apis mellifera</i>)	344	436	556	–	–
Borboleta (<i>Papilio xuthus</i>)	360-400	440	520	600	–
Peixe-dourado (<i>Carrassius auratus</i>)	356	447	537	623	522
Rãs (<i>Ranna</i> spp.)	–	–	502	562	430
Tartaruga (<i>Pseudemys scripta</i>)	360	450	518	620	–
Galo (<i>Gallus gallus</i>)	–	455	507	569	506
Golfinho (<i>Tursiops truncatus</i>)	–	–	–	524	488

insetos pertençam a um grupo monofilético e que partindo desse fato, poderíamos esperar que coleópteros, moscas, borboletas e mariposas teriam muito em comum com a capacidade visual das abelhas, o que realmente encontramos é um número imenso de diferenças inter e intrataxa (Weiss 2001). Além disso, indivíduos dentro de um mesmo grupo podem possuir capacidades distintas de perceber o meio que os cerca, portanto devemos considerar a existência de pequenas diferenças ou variações na sensibilidade com a qual um sinal é percebido pelo seu receptor (polinizadores) e considerar seus possíveis efeitos no *fitness* das plantas (Chittka *et al.* 2001). Essas considerações são fundamentais no entendimento das relações ecológicas e evolutivas entre plantas e seus polinizadores, já que estariam determinando a efetividade com a qual a transferência da informação genética estaria ocorrendo.

Preferência por cores

Claramente a preferência por uma cor apenas pode existir se o organismo em questão possuir a capacidade de distinguir entre esta e o meio que a circunda. Em termos fisiológicos, essa capacidade de discriminação vem modulada pela presença de pigmentos visuais com diferentes sensibilidades espectrais, como vimos no item anterior. Além disso, devemos considerar que a distinção entre uma flor e o meio no qual se encontra também se dá por outros sinais visuais além da cor, como tamanho da flor, simetria, brilho, textura etc.

Para seguirmos no entendimento da interação entre cores e o sistema visual dos polinizadores, devemos distinguir os termos “sensibilidade à cor” e “preferência de cor”. Sensibilidade à cor está relacionada com a capacidade de um sistema visual em unicamente detectar comprimentos de onda,

enquanto preferência de cor apresenta uma base fisiológica e evolutiva. Por exemplo, uma mariposa pode responder a estímulos que refletem unicamente UV, mas isso não necessariamente significa que esta seja sua cor preferida quando em situação natural de forrageio. Basicamente, preferências de cor estão divididas em duas categorias: inatas e aprendidas, estando o aprendizado geralmente condicionado ao recurso floral oferecido (Lunau *et al.* 1996; Weiss 1997; Raine & Chittka 2007). Desta forma, assume-se que deve existir uma preferência inicial – inata – seguida de uma preferência associativa ou aprendida dos recursos disponíveis. Preferências aprendidas podem ser vistas como especializações temporárias dos indivíduos e são dependentes da capacidade de aprendizagem do organismo em questão. Não obstante, uma preferência aprendida pode ser perdida ou modulada em função da preferência inata ou da disponibilidade de novos recursos (Willmer 2011).

A habilidade dos insetos em reconhecer flores com base na cor está geralmente descrita ao nível de ordem. Por exemplo, abelhas e vespas tendem a visitar flores violeta, azuis, rosa, amarelas e, muito raramente, vermelhas. Besouros preferem flores brancas ou tons pastel, enquanto moscas apresentam atração por amarelo, vermelho fosco e marrom - para mais detalhes, ver Capítulo 7 - (Miller *et al.* 2011). Ainda que os insetos tenham uma preferência inata por determinadas cores, eles são frequentemente vistos forrageando em múltiplas espécies de plantas com diferentes características florais, o que se deve à capacidade visual desses organismos: como vimos no item anterior, estes insetos podem identificar cores que vão desde a faixa do ultravioleta (320 nm) até próximo ao vermelho (600-650 nm), podendo reconhecer um leque amplo dessas e suas combinações.

Além dos fatores relacionados com a capacidade visual, muitos outros podem modular a preferência de umas cores sobre outras. A facilidade de detecção de um estímulo contra o seu plano de fundo é, com certeza, um deles, uma vez que flores mais contrastantes podem ser mais facilmente detectadas e, portanto, receber mais visitas (Giurfa *et al.* 1997). De fato, um estudo demonstrou que os padrões contrastantes dos guias de néctar em relação à corola de *Lapeirousia oreogena* (Iridaceae) favorecem a polinização por moscas (Hansen, Van der Niet & Johnson 2012). Essa detecção de um estímulo contra o seu plano de fundo a longa distância está modulada por processos acromáticos, no caso das abelhas e moscas. Estes insetos usam apenas os valores de estimulação dos fotorreceptores verdes, fazendo um contraste entre aqueles valores provocados pela cor da flor e aqueles pertencentes à habituação do plano de fundo. Uma vez que o estímulo é identificado, uma aproximação é feita e, quanto mais curta a distância, simultaneamente ocorre uma mudança automática no processo de identificação da flor, passando então ao uso das cores – canal cromático – para pouso e discriminação das mesmas (Giurfa *et al.* 1996; Giurfa & Lehrer 2001).

Um visitante floral que forrageia entre uma diversificada comunidade de plantas pode encontrar uma ampla variedade de flores, diferindo entre si em muitos aspectos. Então, como esse visitante seleciona uma flor para visitar consecutivamente no meio de tanta diversidade? Estudos experimentais sobre preferência por determinados padrões presentes nas flores podem responder a esta e muitas outras questões relacionadas a comportamento e escolhas feitas durante o forrageio dos visitantes florais.

Para demonstrar preferências inatas, usualmente coloca-se o indivíduo à prova em experimentos conduzidos em situações controladas de laboratório,

utilizando animais sem experiência prévia com cores. Por outro lado, para testar a preferência aprendida, ou mesmo a capacidade de aprendizagem de um polinizador, o mesmo deve ser treinado em experimentos de associação entre cores e recompensas (Lunau & Maier 1995; Weiss 1997; Gumbert 2000). A maioria dos visitantes florais aprende rapidamente a associar estímulos coloridos com recompensas, como é o caso de abelhas e borboletas, convertendo-se assim em organismos modelo na hora de conduzir experimentos sobre capacidade visual. Assim, deve-se esperar que nem a taxa de visitação nem as eleições feitas por um visitante floral e observadas na natureza são provas de que existe uma preferência inata por determinadas cores. Isso porque o suposto comportamento pode ser resultado de experiências prévias, com flores oferecendo recompensa floral de alta qualidade. Como resultado de um experimento em laboratório, podemos esperar que, se o processo de aprendizagem foi efetivo, as respostas comportamentais serão unicamente baseadas e moduladas pela recompensa prévia dos visitantes pelas flores. Dessa forma, um treinamento limitado pode afetar a preferência de cor nestes testes. Portanto, devido às dificuldades de se obterem estes tipos de dados, a maioria dos trabalhos que apresentam preferência de cor pelos polinizadores, principalmente aqueles associados às síndromes de polinização, não realizou os testes necessários para descobrir o tipo de preferência (Willmer 2011). Ainda que existam claras preferências determinadas e agrupadas por grandes classes taxonômicas e demonstradas através de experimentos comportamentais, algumas relações encontradas na natureza nem sempre estão demarcadas ou limitadas pelo processo de preferência por cores.

Um bom exemplo que ilustra essa relação, ou a falta dela, é o trabalho desenvolvido por Lunau *et*

al. (2011). Beija-flores não apresentam tipo algum de preferência floral inata quanto à cor, ainda que visitem frequentemente flores vermelhas. No processo de divisão e compartilhamento de recursos na natureza, uma hipótese foi criada tentando responder a esse comportamento: a de exclusão sensorial, que, no caso dos beija-flores, é aplicada quando assumimos que preferem flores vermelhas porque estas são acromáticas para abelhas (abelhas não possuem fotorreceptores que as permitam discriminar ou reconhecer “vermelho” através de mecanismos cromáticos, mas ainda assim são potenciais visitantes e competidores). Se essa hipótese estiver correta, devemos esperar que flores de outras cores polinizadas por beija-flores também sejam acromáticas para as abelhas. Para testar essa ideia, estes autores mediram as cores de flores vermelhas e brancas polinizadas por beija-flores com ajuda de um espectrofotômetro de refletância (um instrumento capaz de medir a curva de refletância para qualquer superfície). Para que uma flor vermelha seja acromática para as abelhas, ela não deve apresentar refletância na faixa do ultravioleta. Por outro lado, para que uma flor branca seja acromática para as abelhas, ela deve refletir todos os comprimentos de onda de igual maneira. Nesse mesmo estudo também foi usado este mesmo procedimento para medir flores vermelhas e brancas polinizadas por abelhas. Neste caso, esperaríamos um padrão inverso: flores melitófilas vermelhas devem refletir também ultravioleta, enquanto as flores melitófilas brancas não devem refletir esse comprimento de onda. Esses foram justamente os resultados que eles encontraram, confirmando a hipótese de que as flores polinizadas por beija-flores exploram um nicho de cor que só os beija-flores, ou algum outro visitante floral com capacidade visual para tal, podem enxergar, como um canal privado de televisão!

Essências florais: vias de produção, mecanismos de percepção e polinização

Flores de muitas espécies de plantas emitem essências capazes de atrair uma grande variedade de animais polinizadores, principalmente insetos (Dudareva & Pichersky 2000). Estas essências são tipicamente uma mistura de pequenos voláteis orgânicos produzida por caminhos biossintéticos através de reações anabólicas e catabólicas, que variam quanto a seu peso molecular, polaridade e estado de oxidação. Devido à ampla diversidade de compostos voláteis e suas relativas abundâncias e interações, não existem duas essências florais que sejam exatamente iguais. Assim, essências florais são sinais que direcionam polinizadores a uma flor em particular, atuando principalmente como atrativos a longa distância, facilitando sua localização (Capítulo 7).

Nos insetos, as antenas e geralmente parte da mandíbula, possuem sensores químicos, responsáveis por interceptar as moléculas de odor. Cada um desses sensores apresenta de dois a cinco neurônios que se conectam diretamente com o cérebro (Kaisling 1986). Já nos vertebrados como morcegos, aves e humanos, o epitélio nasal é o órgão responsável por interceptar as moléculas de odor (Lancet 1986). Deste epitélio neurônios se projetam até os bulbos olfatórios no cérebro. Independente do animal em questão, essas moléculas de odor vão se ligar a proteínas específicas nessas regiões que desencadearão uma reação que culminará com a transmissão de um impulso nervoso até o cérebro, que posteriormente interpretará a mensagem como um odor específico (Dryer & Berghard 1999), inclusive indicando sua concentração.

Plantas tendem a sincronizar suas emissões máximas com os horários de pico de visitaçaõ de seus polinizadores, assegurando, assim, a atração dos mesmos

numa escala temporal que favorecerá a visitação das flores que estarão prontas para serem exploradas. Plantas que maximizam seu potencial durante o dia são primariamente polinizadas por abelhas, moscas ou borboletas, enquanto morcegos e mariposas seriam os principais agentes de polinização para as flores que apresentam máximas emissões voláteis durante a noite. Um polinizador que reconhece um odor e pode voar seguindo um gradiente de concentração do mesmo poderá encontrar a próxima flor de uma mesma espécie mais facilmente. Além dos odores mais comumente presentes na natureza, como os adocicados e frutais, também há a ocorrência de odores que sugerem a presença de algo que de fato não é: moscas são atraídas por aromas considerados, segundo a percepção humana, putrefatos ou de fezes, produzidos por determinadas plantas para atrair visitantes e, assim, possíveis polinizadores.

Até o momento, pouco é conhecido sobre como os insetos respondem a componentes individuais encontrados nas essências florais, mas está claro que eles são capazes de distinguir entre complexas misturas. Além de facilitar o processo de atração e indicação do recurso, os voláteis florais são essenciais para facilitar a discriminação entre flores de várias espécies ou até mesmo entre indivíduos dentro de uma mesma espécie. Por prover um sinal espécie-específico, as fragrâncias florais facilitam o aprendizado de um inseto visitante sobre um determinado recurso, aumentando sua eficiência de forrageio e a transferência de pólen, portanto a produção de buquês florais diferentes e únicos pode atuar como um mecanismo de isolamento entre as espécies de plantas, uma vez que cada mistura atrairá potencialmente diferentes visitantes florais.

Os seres humanos são capazes de distinguir mais de 400 mil moléculas de odores e possuem trezentos receptores olfativos diferentes em seus epitélios

nasais (Willmer 2011). Porém nós não somos os melhores perceptores de perfumes florais. Em um experimento realizado com 1.816 pares de odores florais, as abelhas-do-mel (*Apis mellifera*) foram capazes de distinguir 1.729 (Vareschi 1971). Além disso, as abelhas são capazes de diferenciar odores em concentrações que são imperceptíveis para nós e até mesmo diferentes concentrações de um mesmo odor. A disposição anatômica das duas antenas em diferentes locais na cabeça das abelhas, e provavelmente de todos os insetos polinizadores, permite uma percepção em “estéreo” dos odores no espaço, levando a uma percepção fina de diferenças súbitas na concentração dos odores florais e auxiliando na movimentação desses insetos no espaço e localização do recurso em questão (Mafra-Neto & Cardé 1994; Willmer 2011).

Devido à imensa quantidade de tipos e subtipos de moléculas relacionadas a essências florais, às diferentes misturas que podem ser produzidas entre elas e à complexidade dos sistemas olfatórios de cada um dos grupos de polinizadores, não existe, até o momento, um modelo que permita entender melhor a relação mediada pelo odor entre as flores e seus visitantes. De forma geral, técnicas de ordenação, como análises de componentes principais, permitem uma comparação entre diferentes odores e preferências por visitantes, mas nada que caracterize, especifique ou determine grupos unicamente a partir do sistema olfatório do polinizador, como ocorre no caso de modelos criados para estabelecer espaços visuais de percepção de cores, com base na relação entre fotorreceptores, sensibilidade espectral e capacidade de discriminação visual (Raguso 2001).

De uma maneira geral, visitantes florais tendem a preferir flores que apresentam essências sobre aquelas sem nenhum tipo de atração volátil, o que nos dá uma pista sobre o papel desses compostos na biologia das

plantas, sugerindo que essências florais podem ter um significativo impacto sobre as taxas de visitação das flores e a produção de sementes (Capítulo 7). Dito padrão associativo pode ter profundas implicações no nosso entendimento sobre a evolução de aromas florais mediada por polinizadores – ou vice-versa (Majetic *et al.* 2009). Há a possibilidade de que os sinais voláteis atuem de maneira crucial mediante situações mais complexas, como a busca de um recurso num dia nublado, identificação e reconhecimento de uma planta que pouco contrasta com o seu plano de fundo, ou, ainda, como possível chave na hora de identificar espécies dentro de uma relação mimética. Esse uso poderia desencadear interessantes questões sobre o peso dado aos distintos mecanismos sensoriais em diferentes e enigmáticas situações.

Interações entre canais sensoriais: ferramentas de comunicação entre plantas e polinizadores

Ainda que as flores atraíam seus polinizadores, principalmente através de estímulos baseados na imensa gama de cores e nas distintas fragrâncias florais, devemos imaginar que as flores também “exploram” outros sistemas sensoriais além da visão e do olfato, como, por exemplo, o tato. Hoje sabemos que muitas flores melitófilas produzem uma epiderme com células arredondadas que proporcionam estabilidade às abelhas no momento do pouso (Kevan & Lane 1985; Whitney *et al.* 2009; Whitney *et al.* 2011). Além disso, algumas flores possuem pelos ou filamentos que podem estar associados à estimulação tátil de seus polinizadores.

Em vertebrados temos como exemplo a comunicação entre morcegos e flores quiropterófilas através do sistema de ecolocação, no qual essas flores

produzem estruturas especialmente desenhadas para facilitar sua percepção em um espaço complexo. Em um experimento de campo foi observado que morcegos da família Glossophaginae são atraídos pelos ecos gerados a partir do estandarte da flor de *Mucuna holtonii* (Helvesen & Helvesen 1999). Esse estandarte possui um formato côncavo que reflete as ondas sonoras enviadas pelos morcegos. Quando estes estandartes foram preenchidos com um pedaço de algodão (não alterando a cor ou forma da flor), as visitas florais reduziram drasticamente. Além disso, esses pesquisadores demonstraram, utilizando sons artificiais, que a flor intacta é capaz de enviar de volta aos morcegos sinais sonoros mais fortes que botões florais ou flores modificadas experimentalmente (com pedaço de algodão no estandarte), demonstrando que a estrutura floral original é fundamental para a localização das flores pelos polinizadores.

Existe também o caso de abelhas mamangavas que são capazes de distinguir variações no campo elétrico da flor através dos pelos que cobrem seu corpo (Clarke *et al.* 2013). Essa capacidade ajuda a abelha a perceber, no campo, quais flores de uma mesma espécie foram e quais não foram previamente visitadas, e quais, provavelmente, oferecem maior quantidade de recursos. Além disso, existem exemplos de interações entre flores e polinizadores a partir de estímulos termiais (Raguso 2004) e também gustatórios (Kessler *et al.* 2008). Por exemplo, plantas como o café e os cítrus (laranja, limão, tangerina etc.) produzem néctar com cafeína e esse composto aumenta a capacidade das abelhas de lembrarem um odor floral associado ao recurso e aprendido previamente (Wright *et al.* 2013).

Desta forma, cada flor pode ser entendida como um verdadeiro mosaico sensorial, que produz diversos sinais perceptíveis pelos diferentes sistemas sensoriais e modulados pelo sistema cognitivo dos seus visitantes (Raguso 2004). Além disso, devemos considerar que

cada flor, ou qualquer outra unidade de atração, configura uma diferente estratégia evolutiva que interage, através destes sinais, com seus visitantes, oferecendo-lhes em troca alguma recompensa (na maioria dos casos, exceções na natureza existem, como no caso de plantas miméticas ou aquelas que emitem feromônios). Assim, de acordo com os pressupostos das síndromes de polinização, esperaríamos que cada uma destas estratégias estivesse bastante delimitada em “espaços cognitivos”, ou seja, que não houvesse sobreposição entre diferentes espécies de plantas na forma em que interagem com os sistemas cognitivos de seus polinizadores. Poderíamos pressupor também que essas diferentes estratégias são consequência de diferentes eventos de irradiação adaptativa entre flores e polinizadores ao longo do tempo evolutivo, o que explicaria a grande diversidade das angiospermas (Lunau 2004; Crepet & Niklas 2009).

Esse não parece, porém, ser exclusivamente o caso (Schiestl & Dötterl 2012; Schöffler *et al.* 2012). Tomando como exemplo a cor das flores, sabemos que a maioria delas está dentro do espectro visível de diversos visitantes florais, como ultravioleta, azul, branco (geralmente UV absorvente), rosa e amarelo (geralmente UV absorvente também) (Waser *et al.* 1996; Chittka *et al.* 2001). Assim, apesar do nosso entendimento comum de que sinais florais e a capacidade de identificação e percepção dos visitantes estão mutuamente sintonizados pela ação da seleção natural, devemos considerar também outras causas envolvidas nessas interações, como restrições filogenéticas, exaptação (um novo uso para atributos selecionados em um contexto evolutivo passado), pleiotropia (seleção através de atributos correlacionados) e processos evolutivos randômicos, como a deriva genética (Chittka *et al.* 2001). Um exemplo para esta questão é o caso anteriormente citado dos beija-flores e suas interações com flores vermelhas.

Como vimos, a preferência dos beija-flores por estas flores se justifica mais pela hipótese de exclusão sensorial das abelhas do que pela hipótese de coevolução.

Se os sinais florais como cor, odor, forma e tamanho são emitidos por duas espécies irmãs e posteriormente reconhecidos e não distinguidos entre si por visitantes florais dessas duas espécies, isso provavelmente não se deve, *a priori*, a uma adaptação às mesmas pressões seletivas nestas espécies. Imagine dois grandes gêneros ocorrentes na Mata Atlântica brasileira: *Eugenia* e *Miconia*. Estes dois grupos circunscrevem centenas de espécies que possuem flores bastante similares entre si, sendo que as diferenças taxonômicas são encontradas basicamente em suas características vegetativas. Assim, poderíamos supor que as características florais destas espécies sejam resultado de restrições filogenéticas, dada a rápida divergência dentro dos grupos, em vez de resultarem de pressões de seleção nas características florais mediada pelo sistema cognitivo dos polinizadores. Essa hipótese permanece sem ser testada, mas abordá-la poderia ajudar no entendimento da conservação destas características florais nestes grupos.

A coloração amarela UV absorvente apresentada geralmente pelos grãos de pólen é um exemplo que ilustra exaptação de sinais florais. Segundo Osche (1979), essa coloração já estava presente nos grãos de pólen dos ancestrais anemófilos e tinha por função a prevenção de mutações causadas pela radiação UV. Posteriormente, animais que puderam reconhecer esta coloração foram beneficiados, uma vez que o pólen é um valioso recurso proteico para os visitantes florais. Isso teria favorecido o surgimento de uma preferência inata por esta coloração. Muito tempo depois, Heuschen *et al.* (2005), analisando cento e sessenta e duas espécies de plantas com flores e inflorescências multicoloridas, constataram que as cores predominantes nas regiões centrais dessas

unidades atrativas eram menos variáveis que aquelas apresentadas na periferia e que estas cores, surpreendentemente, eram muito similares à cor dos grãos de pólen. Esse resultado sugere que a coloração de muitas flores pode ser explicada como uma forma de mimetismo batesiano, conhecida como mimetismo de pólen. Assim, a recorrente coloração amarelada encontrada em diversas flores teria sido selecionada pela preferência inata dos visitantes florais em busca de grãos de pólen, que, por sua vez, são amarelos apenas por causa da proteção conferida pelos carotenoides contra a radiação UV (Lunau & Maier 1995). Além disso, alguns autores sugerem que muitos dos pigmentos florais, ou mesmo as vias bioquímicas que levam à produção destes pigmentos, já existiam previamente como proteção contra herbívoros, radiação UV, congelamento ou outros eventos que poderiam interferir na sobrevivência das plantas (Levin & Brack 1995; Armbruster *et al.* 1997; Fineblum & Rausher 1997).

Um exemplo de como a deriva genética poderia atuar na produção de novos padrões de sinais visuais pelas flores é o caso de *Nigella arvensis*, uma espécie que se distribui pelas penínsulas e ilhas do mar Egeu, ocorrendo tanto na Grécia quanto na Turquia. A diferença na localidade de ocorrência é acompanhada por diferenças no padrão floral, na forma e na coloração entre as diferentes populações das ilhas, e isso se deve provavelmente ao efeito gerado pelo processo de deriva genética, uma vez que as ilhas são pequenas e favoreceriam a fixação de alelos ao acaso (Chittka *et al.* 2001).

Apesar dos exemplos e sugestões citados, ainda existe uma enorme lacuna no entendimento dos processos, que não a seleção natural, os quais poderiam gerar a grande diversidade de flores dentro das angiospermas e as interações destas com seus visitantes.

Complexidade floral

As flores utilizam uma grande variedade de sinais para atrair e indicar a presença de recompensas aos seus polinizadores. De forma geral, estes sinais frequentemente são transmitidos simultaneamente entre as múltiplas modalidades sensoriais, incluindo as visuais, olfatórias, gustatórias, táteis e, ainda, acústicas (Kaczorowski *et al.* 2012; Burger *et al.* 2012). Mantendo em mente a flor (ou qualquer outra unidade de atração dos polinizadores que esteja relacionada à reprodução das plantas) como um mosaico sensorial evolutivo que emite sinais para diferentes canais perceptuais dos polinizadores (Raguso 2004), podemos nos perguntar qual a funcionalidade dessa extrema complexidade floral.

Segundo Leonard *et al.* (2011a), essa complexidade favoreceria evolutivamente a interação entre plantas e polinizadores através da capacidade de aprendizado e memória do último grupo. Do ponto de vista das plantas, há o favorecimento da transferência de pólen entre flores de uma mesma espécie e, conseqüentemente, a prevenção da perda de grãos de pólen em estigmas não coespecíficos (Waser 1978). Nesse contexto, visitantes florais incapazes de aprender e memorizar os estímulos apresentados pelas flores seriam inconstantes e, portanto, estariam diminuindo os níveis do recurso oferecido, interferindo no padrão de visitas daqueles polinizadores mais efetivos (Feinsinger 1987). Do ponto de vista dos polinizadores, a capacidade de aprender e memorizar permitiria uma identificação mais acurada das flores, promovendo uma maior eficiência no forrageio. Ao mesmo tempo, estes polinizadores estariam menos sujeitos à grande variação que existe na quantidade e qualidade das recompensas florais (Raine & Chittka 2007) e evitariam visitar flores que não oferecem recursos (Dafni 1984) ou que estes não sejam de igual

ou superior qualidade. Junto a isso podemos entender que essa complexidade floral, em seus distintos níveis, atua como um filtro, repelindo, por um lado, interações com agentes antagonísticos (Junker & Blüthgen 2008) e favorecendo interações com mutualistas não polinizadores (González *et al.* 2013).

Existem duas maneiras de se entender como o conjunto de sinais emitidos pelas flores influencia o aprendizado e a memória dos seus visitantes (Leonard *et al.* 2011a). O primeiro deles é que cada sinal (como cor, odor, estímulos táteis etc.) atua de forma independente. Esse paradigma sem dúvida configura a arcabouço teórico em que a maioria dos estudos sobre ecologia cognitiva da polinização foi conduzida, uma vez que estes consideram a influência de apenas um estímulo e a resposta que o mesmo produz nos visitantes quando em situações experimentais (Leonard *et al.* 2011b). Para ilustrar como seria a ação independente dos estímulos florais vamos citar um exemplo teórico. Imagine uma flor que oferece uma recompensa ao seu visitante e que possui cor amarela e odor adocicado e outra flor que não oferece recompensa e que emite sinais diferentes, como cor azul e odor lavanda. Segundo a hipótese de ação independente dos estímulos florais, esperaríamos que os polinizadores fizessem escolhas mais acuradas quando estes dois estímulos ocorressem juntos do que quando ocorressem separados (como uma nova flor de cor amarela e odor lavanda). Assim, o componente adicional apenas provê mais informação sobre a identidade floral (Leonard *et al.* 2011a). Por outro lado, podemos imaginar que os estímulos florais interagem entre si e que o aprendizado de um facilita o aprendizado do segundo estímulo. De fato, abelhas mamangavas que aprenderam a discriminar flores artificiais com e sem recurso através da cor conjugada com a presença de algum odor fazem distinção entre essas flores artificiais mais corretamente que abelhas

que aprenderam a discriminar as mesmas flores na ausência de odor (Leonard *et al.* 2011b).

Como essa interação entre sinais pode facilitar o aprendizado e a memória dos polinizadores? Para responder a esta questão, primeiro devemos entender e diferenciar o que é aprendizado e o que é memória. Em um contexto cognitivo podemos definir aprendizado como a capacidade de adquirir novas informações e memória, como a capacidade de armazenar e posteriormente resgatar informações adquiridas (Leonard *et al.* 2011a). A memória dos animais pode ser dividida em dois tipos (mencionados anteriormente): memória de trabalho (muitas vezes também chamada de memória de curto prazo, que pode ser estocada por alguns segundos ou minutos) e memória de longo prazo (também chamada de memória de referência, que pode ser estocada por alguns dias ou mesmo por toda a vida do animal). Podemos imaginar como isso funciona em nós, humanos. Quando em determinadas situações precisamos guardar um número de telefone para em seguida o inserirmos em nossa agenda e não dispomos de outro recurso para fazê-lo naquele exato momento, senão a memória, durante essas frações de segundos entre o memorizar e o guardar estamos fazendo uso da nossa memória de trabalho. Quando procuramos um edifício e nos equivocamos de número e logo alguém nos diz a numeração correta e saímos em busca do mesmo, memorizando a informação até encontrar o número que buscamos, também é outro exemplo do uso da memória curta, já que provavelmente não voltaremos àquele lugar ou não armazenaremos esta informação por não considerarmos relevante. Porém cada um de nós é capaz de se lembrar de números de telefone que talvez nem mais utilizemos (como o número da casa onde morávamos). Essa última é a nossa memória de longo prazo, determinada por eventos e informações que consideramos de suma relevância, independente da sua natureza.

Os diferentes sinais emitidos pelas flores podem, quando recebidos em conjunto, facilitar o aprendizado e a memória dos polinizadores de três maneiras (Leornard *et al.* 2011a; Hebbets & Papaj 2005). Uma possibilidade é que um determinado estímulo previamente analisado atue como base ou fonte de informação na hora de descrever outro. Por exemplo, algumas espécies de beija-flores exibem coloração vermelha em suas plumagens e tendem a preferir, como vimos, flores vermelhas. As entradas de ninhos de abelhas muitas vezes são similares, em forma, tamanho e coloração, a flores comumente visitadas por elas. Assim, sinais florais podem atrair polinizadores explorando vieses sensoriais já existentes e, de fato, flores parecem usar essa estratégia mais comumente para enganar seus polinizadores do que para mimetizar outras flores (Schaefer & Ruxton 2010).

Outra possibilidade é a conjunção de sinais florais, por meio da qual um deles aumenta a atenção dada pelo polinizador a um segundo sinal, ou seja, a detecção do primeiro sinal traz para a memória de trabalho a “imagem” do segundo sinal inicialmente associado a ele. Um experimento ilustra como isso ocorre em abelhas (Reinhard *et al.* 2004): na fase de treinamento, abelhas-do-mel foram alimentadas em bebedouros amarelos com odor de rosas e em bebedouros azuis com odor de limão. Na fase de teste, os bebedouros ficaram sem odor, mas as cores foram mantidas. Quando o odor previamente associado a um dos bebedouros foi novamente inserido (mas agora dentro da colmeia, estimulando as abelhas), as abelhas visitaram preferencialmente o bebedor da cor respectiva. Assim, os odores, além de serem usados para diferenciar entre flores de diferentes espécies (ver itens anteriores) podem também manter as abelhas focadas na procura de uma determinada fonte de recurso.

A complexidade floral também pode facilitar o aprendizado e a memória por não permitir que outros estímulos sejam trazidos da memória de longo prazo para a memória de curto prazo dos polinizadores. Por transmitir um estímulo múltiplo (que envolve cor, odor, forma, textura etc.), as flores garantem que seus polinizadores não se lembrarão de outros estímulos positivos que induzam a mudança de rota ou da espécie de flor aprendida. Isso aumenta as chances de que o polinizador permaneça fiel as suas flores, um fenômeno bastante conhecido e chamado de constância floral que será desenvolvido no próximo item.

Constância floral

Quando um polinizador sobrevoa um campo à procura de recurso, geralmente ele se depara com muitas plantas em flor. Durante esta tarefa ele precisa comparar os sinais percebidos com sua memória prévia de outros sinais florais e dos recursos oferecidos outrora por essas flores, diferenciando flores entre aquelas que oferecem recursos adequados daquelas que são desconhecidas ou pouco recompensadoras (Waser 1986; Chittka *et al.* 1999). Assim, geralmente ele escolhe e restringe suas visitas a apenas poucas espécies de plantas, ignorando a existência de outras, ainda que estas sejam energeticamente iguais ou até mais recompensadoras (Hill *et al.* 1997). Dessa forma, podemos imaginar que ocorre constância floral quando existe preferência por parte de um dado polinizador por um ou múltiplos sinais emitidos pelas flores (como cor, forma, odor, estímulos táteis etc.), seja essa preferência inata ou aprendida. Essa constância floral interfere diretamente na reprodução das plantas por facilitar a transferência de pólen entre coespecíficos (Waser 1978). Além disso, como já vimos, visitantes inconstantes diminuiriam os níveis do recurso oferecido pelas flores, interferindo no padrão de visitas

de polinizadores mais efetivos (Feinsinger 1987). Porém as vantagens do comportamento de constância para os polinizadores não estão totalmente claras. É importante aqui ressaltar a diferença entre visitantes florais constantes e visitantes florais oligoléticos. O primeiro termo é atribuído ao indivíduo de uma espécie, enquanto o segundo é um conceito relacionado à espécie como um todo, podendo envolver o comportamento de vários indivíduos.

Existem várias explicações para a ocorrência de constância floral e por que esse tipo de comportamento seria favorável do ponto de vista dos polinizadores. A primeira delas, e talvez a mais debatida, é que constância floral ocorre basicamente porque existe uma limitação na capacidade de memorização dos polinizadores. Segundo Chittka *et al.* (1999), uma explicação simples, mas não suficiente, é a de que polinizadores (nesse caso específico, insetos) seriam capazes de memorizar apenas uma simples tarefa como reconhecer ou manipular uma flor complexa e não muitas ao mesmo tempo, entretanto, pelo menos para as abelhas, esse parece não ser o caso.

Abelhas possuem uma capacidade incrível de memorizar o espaço por onde transitam durante sua vida, podendo sempre retornar aos seus ninhos ou a fontes de recursos. Assim, a capacidade da memória de longo prazo parece ser bastante grande para, sozinha, explicar a constância floral das abelhas (Chittka *et al.* 1999). Por outro lado, abelhas treinadas em apenas uma tarefa são mais eficientes que aquelas que aprenderam mais de uma em um curto espaço de tempo. Elas cometem menos erros, apresentam um tempo menor de manuseamento das flores, corrigem erros rapidamente e as transições entre flores da mesma espécie são inicialmente mais rápidas (Chittka & Thomson 1997). Por exemplo, quando uma abelha é treinada a visitar um tipo de flor A, seguido de um segundo tipo B, e tem que voltar depois de um

determinado tempo a eleger A outra vez, ela demorará muito mais tempo em reaprender a como visitar a flor A (Woodward & Laverty 1992). Além disso, se dois estímulos usados durante o treinamento (como cor e odor) são substituídos por dois novos estímulos da mesma natureza, a memória para os dois primeiros parece ser apagada (Menzel 1979), portanto dois novos estímulos não podem ser estocados simultaneamente na memória de trabalho das abelhas. Esse padrão também é comprovado em estudos de campo para abelhas: nos primeiros segundos de voo depois de uma visita floral, a probabilidade de a abelha visitar uma nova flor da mesma espécie é extremamente alta, mesmo quando flores de outras espécies estão presentes na mesma área (Chittka *et al.* 1997).

O enfraquecimento, ou mesmo a completa eliminação, da memória de trabalho quando uma segunda tarefa é aprendida por um animal ficou conhecido como “hipótese de interferência”. Sua relação com a constância floral foi primeiramente atribuída ao próprio Darwin (Woodward & Laverty 1992; Goulson *et al.* 1997). Segundo ele,

“É de grande importância para as plantas que insetos permaneçam visitando flores da mesma espécie... mas ninguém suporia que este comportamento é realizado para o benefício das plantas. A causa está, provavelmente, no aumento da capacidade dos insetos para trabalhar mais rápido. Eles apenas aprenderam como permanecer na melhor posição na flor, e quanto e em qual direção inserir suas probóscides. Eles agem com o mesmo princípio de um artesão que precisa construir uma dúzia de engenhos e que poupa tempo fazendo primeiro cada uma das rodas e depois cada uma das outras partes.”

Fica evidente que Darwin não se referiu à existência de uma interferência entre capacidades para executar tarefas simples, mas, sim, a que insetos são mais efetivos quando trabalhando em apenas uma tarefa.

Concluindo essa discussão, Chittka *et al.* (1999) dizem que essa limitação na memória de trabalho poderia explicar por que abelhas se especializam em poucos tipos florais e propõem um cenário: depois de conhecer as flores, as abelhas são capazes de estocar mais de uma imagem floral e seus atributos cognitivos em sua memória de curto prazo. Mas a memória de flores familiares que não foram visitadas recentemente fica num estado de dormência na memória de longo prazo e seu acesso pode levar certo tempo. Assim, segundo esses autores, a constância floral pode ser mais um problema de processamento de informação do que da capacidade de armazenamento propriamente dita. Uma vez que toda informação estocada previamente não está continuamente disponível na natureza, as abelhas devem preferir flores que foram encontradas mais recentemente em sua história de vida.

Além das limitações nas memórias de longo e curto prazos, também existem outras hipóteses que podem explicar o fenômeno da constância floral (Chittka *et al.* 1999). Por exemplo, o aprendizado de uma nova capacidade cognitiva, como manipular uma nova flor, pode ser desvantajoso pelo alto custo em tempo e energia. Outra possibilidade é que polinizadores constantes não procuram outras flores por não conhecerem os atributos qualitativos referentes aos recursos florais possíveis de serem encontrados. Assim, permanecer visitando uma flor que garante um retorno conhecido quanto aos seus recursos seria mais vantajoso que correr o risco da troca. Além disso, existe a ideia de que organismos sociais, como é o caso de algumas

abelhas, evitariam competição entre indivíduos de uma mesma colônia, permanecendo constantes em flores de diferentes espécies. Ou seja, o retorno em recursos para a colônia como um todo seria maior quando seus indivíduos forrageiam e se especializam, temporalmente, em várias espécies. De fato, entre abelhas sociais, geralmente existem poucos indivíduos especializados em procurar novas fontes de recursos que serão informadas às operárias e estas forragearão constantemente naquela fonte de recurso para a qual foram recrutadas.

Em biologia da polinização é comum o pensamento de que a morfologia floral está diretamente associada à morfologia de seus polinizadores, levando à ideia da especialização como um fim evolutivo para tais sistemas (Futuyma & Moreno 1988; Tripp & Manos 2008). Essa é uma das consequências do paradigma das síndromes de polinização (Faegri & Van Der Pijl 1979), porém a compreensão das causas que levam à constância floral, ainda que em sua maioria estudada apenas em insetos, propõe um novo cenário explicativo para a enorme diversidade das angiospermas. Nesse sentido, formas florais complexas, por favorecer visitantes florais mais constantes, teriam vantagens sobre formas florais mais comuns em que os visitantes seriam menos constantes, levando a maior perda de gametas (Chittka *et al.* 1999). Esse cenário levaria a uma rápida irradiação adaptativa, o que de fato ocorreu na história evolutiva das plantas com flores (Lunau 2004; Crepet & Niklas 2009). Além disso, essa hipótese não reivindica que as interações plantas-polinizadores atuais ocorram par a par, que suas morfologias sejam complementares e que sejam resultado de adaptação darwiniana. Ainda, as especiações por favorecimento da constância floral poderiam ocorrer em simpatria, enquanto a especialização deve ocorrer mais provavelmente em alopatria (Wilson & Thomson 1996).

Conclusão

Em um novo contexto de estudo em biologia da polinização, podemos entender que plantas e polinizadores (co)evoluíram a partir da capacidade sensorial e cognitiva desse último grupo (Shafir *et al.* 2003). Sabemos agora que o comportamento de preferência e de constância floral afetam o sucesso reprodutivo das plantas de forma significativa e que estes comportamentos são resultado das capacidades sensoriais (como visão, olfato, tato etc.) e processos (como memória e aprendizado) cognitivos dos polinizadores. Por outro lado, o sucesso reprodutivo dos polinizadores também está, direta ou indiretamente, relacionado a atratividade e recursos oferecidos pelas plantas. Assim, ditas capacidades e processos inerentes dos polinizadores atuam como um filtro subjetivo da realidade, mediando as possíveis interações e estipulando os diferentes níveis dentro dos quais elas podem ocorrer.

Além disso, podemos agora imaginar que, assim como para nós, humanos (Varela *et al.* 1993), essas capacidades sensoriais estão incorporadas nos polinizadores e não há outra interação (ou outra realidade) além daquela que ocorre entre as características florais, as vias sensoriais e a capacidade cognitiva desses vetores de transferência de informação genética. Isso afeta sobremaneira a forma como o pesquisador descreve os padrões e os processos geradores dessas interações. O que importa, dentro da ecologia cognitiva da polinização, não é interpretar unicamente e sobremaneira as características florais como o centro e a resposta a todos os processos evolutivos, mas, sim, como algo manifesto dentro de um espaço compartilhado entre plantas e visitantes florais. Assim, os estudos em biologia da polinização devem partir do princípio de que cada visitante floral possui uma capacidade de representação particular

e complexa do mundo à sua volta. Conhecer ditas capacidades e entender como as características florais são representadas e interpretadas dentro desse espaço (seja visual, olfativo ou de qualquer outra natureza sensorial) é fundamental nos avanços em biologia da polinização.

Agradecimentos

Aos mestres, por serem fonte infinita de inspiração em cada experiência particular apreendida através dos processos cognitivos, transformando ações, pensamentos e palavras em realidades libertadoras.

Referências bibliográficas

- Armbruster, W.S.; Howard, J.J.; Clausen, T.P.; Debevec, E.M.; Loquvam, J.C.; Matsuk, M.; Cerendolo, B. & Andel, F. 1997. Do biochemical exaptations link evolution of plant defense and pollination systems? Historical hypothesis and experimental tests with *Dalechampia* vines. **American Naturalist**, 149, 461-484.
- Backhaus, W. 1991. Color opponent coding in the visual system of the honeybee. **Vision Research**, 31, 1381-1397.
- Barton, R.A.; Purvis, A. & Harvey, P.H. 1995. Evolutionary radiation of visual and olfactory brain systems in primates, bats and insectivores. **Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences**, 348, 381-92.
- Briscoe, A.D. & Chittka, L. 2001. The evolution of color vision in insects. **Annual Review of Entomology**, 46, 471-510.
- Burger, H.; Dötterl, S. & Ayasse, M. 2012. Host-plant finding and recognition by visual and olfactory floral cues in an oligolectic bee. **Functional Ecology**, 24, 1234-1240.
- Chittka, L. 1992. The colour hexagon: a chromaticity diagram based on photoreceptor excitations as a generalized representation of colour opponency. **Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology**, 170, 533-543.
- Chittka, L. & Thomson, J.D. 1997. Sensori-motor learning and its relevance for task specialization in bumble bees. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, 41, 385-398.
- Chittka, L.; Gumbert, A. & Kunze, J. 1997. Foraging dynamics of bumblebees: correlates of movements within and between plant species. **Behavioral Ecology**, 8, 239-249.

- Chittka, L.; Thomson, J.D. & Waser, N.M. 1999. Flower constancy, insect psychology, and plant evolution. **Naturwissenschaften**, 86, 361-377.
- Chittka, L.; Spaethe, J.; Schmidt, A. & Hickelsberger, A. 2001. Adaptation, constraint, and chance in the evolution of flower color and pollinator color vision. *In*: Chittka, L. & Thomson, J.D. (eds.) **Cognitive Ecology of Polination**. Cambridge UK, Cambridge University Press.
- Clarke, D.; Whitney, H.; Sutton, G. & Robert, D. 2013. Detection and learning of floral electric fields by bumblebees. **Science**, 340, 66-69.
- Crepet, W.L. & Niklas, K.J. 2009. Darwin's second "abominable mystery": why are there so many angiosperm species? **American Journal of Botany**, 96, 366-381.
- Dafni, A. 1984. Mimicry and deception in pollination. **Annual Reviews of Ecology and Systematics**, 15, 259-278.
- Dryer, L. & Berghard, A. 1999. Odorant receptors: a plethora of G-protein coupled receptors. **Trends in Pharmacological Science**, 20, 413-417.
- Dudareva, N. & Pichersky, E. 2000. Biochemical and molecular genetic aspects of floral scents. **Plant Physiology**, 122, 627-633.
- Dukas, R. 2004. Evolutionary biology of animal cognition. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 35, 347-374.
- Dukas, R. & Ratcliffe, J.M. 2009 **Cognitive Ecology II**. Chicago, The University of Chicago Press.
- Faegri, K. & Van Der Pijl, L. 1979. **The principles of pollination ecology**. Oxford, Pergamon Press.
- Faruq, S.; McOwan, P.W. & Chittka, L. 2013. The biological significance of color constancy : An agent-based model with bees foraging from flowers under varied illumination. **Journal of Vision**, 13, 1-14.
- Fein, A. & Szuts, E.E.Z. 1982. **Photoreceptors: Their Role in Vision**. Cambridge, Cambridge University Press.
- Feinsinger, P. 1987. Effects of plant species on each other's pollination: is community structure influenced? **Trends Ecol Evol**, 2, 123-126
- Feitosa-Santana, C.; Oiwa, N. N.; Costa, M. F.; Tiedemann, K. B.; Silveira, L. C. L. & Ventura, D. F. 2006. Espaço de cores. **Psicologia USP**, 17, 35-62.
- Fineblum, W.L. & Rausher, M.D. 1997. Do floral pigmentation genes also influence resistance to enemies? The W locus in *Ipomoea purpurea*. **Ecology**, 78, 1646 - 1654.
- Finger, E. & Burckhardt, D. 1993. Biological aspects of bird colouration and avian colour vision including ultraviolet range. **Vision Research**, 34, 1509-1514.
- Frisch, K. von. 1914 Der farbensein und Formensinn der Biene. **Zoologische Jahrbücher. Abteilung für allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere**, 35, 1-182.
- Futuyma, D.J. & Moreno, G. 1988. The evolution of ecological specialization. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 19, 207-233.
- Giurfa, M. & Lehrer, M. 2001. Honeybee vision and floral displays: from detection to close-up recognition. *In*: L. Chittka & J.D. Thomson (eds.) **Cognitive Ecology of Polination**. Cambridge UK, Cambridge University Press.
- Giurfa, M.; Vorobyev, M.; Kevan, P. & Menzel, R. 1996. Detection of coloured stimuli by honeybees: minimum visual angles and receptor specific contrasts. **Journal of Comparative Physiology A**, 178, 699-709.
- Giurfa, M.; Vorobyev, M.; Brandt R.; Posner, B. & Menzel, R. 1997. Discrimination of coloured stimuli by honeybees: alternative use of achromatic and chromatic signals. **Journal of Comparative Physiology A**, 180, 235-243.
- González, F.G.; Santamaría, L.; Corlett, R.T. & Rodríguez-Gironés, M. A. 2013. Flowers attract weaver ants that deter less effective pollinators. **Journal of Ecology**, 101, 78-85.
- Goulson, D.; Stout, J.C. & Hawson S.A. 1997. Can flower constancy in nectaring butterflies be explained by Darwin's interference hypothesis? **Oecologia**, 112, 225 - 231.
- Guldberg, L. D. & Atsatt, P.R. 1975. Frequency of reflection and absorption of ultraviolet light in flowering plants. **American Midland Naturalist**, 93, 35-43.
- Gumbert, A. 2000. Color choices by bumblebees (*Bombus terrestris*): innate preferences and generalization after learning. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, 48, 36-43.
- Hansen, D.M.; Van der Niet, T. & Johnson, S.D. 2012. Floral signposts: testing the significance of visual "nectar guides" for pollinator behaviour and plant fitness. **Proceedings. Biological Sciences/The Royal Society**, 279, 634-9.
- Hebbets, E.A. & Papaj, D.R. 2005. Complex signal function: developing a framework of testable hypothesis. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, 57, 197-214.
- Helversen, D. von & Helversen, O. von. 1999. Acoustic guide in bat pollinated flower. **Nature**, 398, 759-760.
- Heuschen, B.; Gumbert, A. & Lunau, K. 2005. A generalized mimicry system involving angiosperm flower colour, pollen and bumblebees' innate colour preferences. **Plant Systematics and Evolution**, 252, 121-137.
- Hill, P.S.M.; Wells, P.H. & Wells, H. 1997. Spontaneous flower constancy and learning in honeybees as a function of colour. **Animal Behaviour**, 54, 615-627.
- Junker, R.R.; Blüthgen, N. 2008. Signals that attract mutualists but repel enemies: floral scents as defense against ants. **Evolutionary Ecology Research**, 10, 295-308.

- Kaczorowski, R.L.; Leonard, A.S.; Dornhaus, A. & Papaj, D.R. 2012. Floral signal complexity as a possible adaptation to environmental variability: a test using nectar-foraging bumblebees, *Bombus impatiens*. **Animal Behaviour**, 83, 905-913.
- Kaissling, K. E. 1986. Chemo-electrical transduction in insect olfactory receptors. **Annual Review of Neurosciences**, 9, 121-145.
- Kelber, A.; Vorobyev, M. & Osorio, D. 2003. Animal colour vision-behavioural tests and physiological concepts. **Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society**, 78, 81-118.
- Kevan, P.G. & Lane, M.A. 1985. Flower petal microtexture is a tactile cue for bees. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 14, 4750-4752.
- Kevan, P.G. & Menzel, R. 2012. The plight of pollination and the interface of neurobiology, ecology and food security. **The Environmentalist**, 32, 300-310.
- Kessler, D.; Gase, K. & Baldwin, I.T. 2008. Field Experiments with Transformed Plants Reveal the Sense of Floral Scents. **Science**, 321, 1200-1202.
- Lancet, D. 1986. Vertebrate olfactory reception. **Annual Review of Neurosciences**, 9, 329-355.
- Land, M.F. & Nilsson, D.E. 2002. **Animal Eyes**. Oxford, Oxford University Press.
- Levin, D.A. & Brack, E.T. 1995. Natural selection against white petals in phlox. **Evolution**, 49, 1017-1022.
- Leonard, A.S.; Dornhaus, A. & Papaj, D.R. 2011a. Forget-me-not: complex floral displays, inter-signal interactions, and pollinator cognition. **Current Zoology**, 57, 215-224.
- Leonard, A.S., Dornhaus, A. & Papaj, D.R. 2011b. Flowers help bees cope with uncertainty: signal detection and the function of floral complexity. **Journal of Experimental Biology**, 214, 113-121.
- Lubbock, J. 1888. **On the Senses, Instincts and Intelligence of Animals with Apecial Reference to Insects**. London, UK. K Paul.
- Lunau, K. & Maier, E.J. 1995. Innate colour preferences of flower visitors. **Journal of Comparative Physiology A**, 177, 1-19.
- Lunau, K.; Wacht, S. & Chittka, L. 1996. Colour choices of naive bumblebees and their implications for colour perception. **Journal of Comparative Physiology A**, 178, 477-489.
- Lunau, K. 2004. Adaptive radiation and coevolution – pollination biology case studies. **Organisms, Diversity & Evolution**, 4, 207-224.
- Lunau, K.; Papiorek, S.; Eltz, T. & Sazima, M. 2011. Avoidance of achromatic colours by bees provides a private niche for hummingbirds. **Journal of Experimental Biology**, 214, 1607-1612.
- Mafrá-Neto, A. & Cardé, R.T. 1994. Fine-scale structure of pheromone plumes modulates upwind orientation of flying moths. **Nature**, 369, 142-144.
- Majetic, C.J.; Raguso, R.A. & Ashman, T.L. 2009. The sweet smell of success: floral scent affects pollinator attraction and seed fitness in *Hesperis matronalis*. **Functional Ecology**, 23, 480-487.
- Menzel R. 1979. Behavioral access to short-term memory in bees. **Nature**, 281, 368-369
- Miller, R.; Owens, S.J. & Rørslett, B. 2011. Plants and colour: Flowers and pollination. **Optics and Laser Technology**, 43, 282-294.
- Müller, B.; Glösmann, M.; Peichl, L.; Knop, G.C.; Hagemann, C. & Ammermüller, J. 2009. Bat eyes have ultraviolet-sensitive cone photoreceptors. **PLoS ONE**, 4, e6390.
- Osche, G. 1979. Zur Evolution optischer Signale bei Blütenpflanzen. **Biologie in unserer Zeit**, 9, 161-170.
- Raguso, R.A. 2001. Floral scent, olfaction, and scent-driven foraging behavior. In: L. Chittka & J.D. Thomson (eds.) **Cognitive Ecology of Pollination**. Cambridge UK, Cambridge University Press.
- Raguso, R.A. 2004. Flowers as sensory billboards: progress towards an integrated understanding of floral advertisement. **Current Opinion in Plant Biology**, 7, 434-440.
- Raine, N.E. & Chittka, L. 2007. The Adaptive Significance of Sensory Bias in a Foraging Context: Floral Colour Preferences in the Bumblebee *Bombus terrestris*. **PLoS ONE**, 2(6), e556. doi:10.1371/journal.pone.0000556.
- Reinhard, J.; Srinivasan, M.V.; Guez, D. & Zhang, S.W. 2004. Floral scents induce recall of navigational and visual memories in honeybees. **Journal of Experimental Biology**, 207, 4371-4381.
- Shafir, S.; Bechar, A. & Weber, E. U. 2003. Cognition-mediated coevolution - context-dependent evaluations and sensitivity of pollinators to variability in nectar rewards. **Plant Systematics and Evolution**, 238, 195-209.
- Schiestl, F.P. & Dötterl, S. 2012. The evolution of floral scent and olfactory preferences in pollinators: coevolution or pre-existing bias? **Evolution**, 66, 2042-2055.
- Schaefer, H.M. & Ruxton, G.D. 2010. Deception in plants: Mimicry or perceptual exploitation? **Trends in Ecology and Evolution**, 24, 676-684.
- Schäffler, I.; Balao, F. & Dötterl, S. 2012. Floral and vegetative cues in oil-secreting and non-oil-secreting *Lysimachia* species. **Annals of Botany**, 110, 125-138.
- Telles, F.J. & Rodríguez-Gironés, M.A. Insect vision models under scrutiny: what bumblebees (*Bombus terrestris* L.) can still tell us. *The Science of Nature: Naturwissenschaften*, 102, 1-13.

- Tripp, E.A. & Manos, P.S. 2008. Is floral specialization an evolutionary dead-end? Pollination system transitions in *Ruellia* (Acanthaceae). **Evolution**, 62, 1712-1737.
- Varela, F.J.; Thompson, E.T. & Rosch, E. 1993. **The embodied mind: cognitive science and human experience**. Massachusetts USA, MIT Press.
- Vareschi, E. 1971. Duftunterscheidung bei der Honigbiene - Einzelzell - Ableitungen und Verhaltensreaktionen. **Zeitschrift für vergleichende Physiologie**, 75, 143-173.
- Vorobyev, M. & Brandt, R. 1997. How do insect pollinators discriminate colors? **Israel Journal of Plant Sciences**, 45, 103-113.
- Vorobyev, M. & Osorio, D. 1998. Receptor noise as a determinant of colour thresholds. **Proceedings. Biological sciences/The Royal Society**, 265, 351-8.
- Waser, N.M. 1978. Interspecific pollen transfer and competition between co-occurring plant species. **Oecologia**, 36, 223-236.
- Waser, N.M. 1986. Flower constancy: definition, cause and measurement. **American Naturalist**, 127, 593-603
- Waser, N.M.; Chittka L.; Price M.V.; Williams N.M. & Ollerton J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. **Ecology**, 77, 1043-1060.
- Weiss, M. R. 1997. Innate colour preferences and flexible colour learning in the pipevine swallowtail. **Animal Behaviour**, 53, 1043-1052.
- Weiss, M.R. 2001. Vision and learning in some neglected pollinators: beetles, flies, moths, and butterflies. *In*: L. Chittka & J.D. Thomson (eds.) **Cognitive Ecology of Pollination**. Cambridge UK, Cambridge University Press.
- Whitney, H.M.; Chittka, L.; Bruce, T.J.A. & Glover, B.J. 2009. Conical epidermal cells allow bees to grip flowers and increase foraging efficiency. **Current Biology**, 19, 948-953.
- Whitney, H.M.; Bennett, K.M.V.; Dorling M.; Sandbach L.; Prince, D.; Chittka, L. & Glover, B.J. 2011. Why do so many petals have conical epidermal cells? **Annals of Botany**, 108, 609-616.
- Willmer, P. 2011. Advertisements I: Visual signals and floral color. *In*: P. Willmer (ed.) **Pollination and Flower Ecology**. New Jersey, Princeton University Press.
- Wilson, P. & Thomson, J.D. 1996. How do flowers diverge? *In*: Lloyd, D.G. & Barrett, S.C.H. (eds.) **Floral biology**. New York, Chapman & Hall, p. 88-111.
- Winter, Y. & Helversen, O. 2001. Bats as pollinators: foraging energetic and floral adaptations. *In*: L. Chittka & J.D. Thomson (eds.) **Cognitive Ecology of Pollination**. Cambridge UK, Cambridge University Press.
- Woodward, G.L. & Laverty, T.M. 1992. Recall of flower handling skills by bumble bees: a test of Darwin's interference hypothesis. **Animal Behaviour**, 44(6), 1045-1051.
- Wright, G.A.; Baker, D.D.; Palmer, M.J.; Stabler, D.; Mustard, J. A.; Power, E.F.; Borland, A.M.; Stevenson, P.C. 2013. Caffeine in floral nectar enhances a pollinator's memory of reward. **Science**, 339, 1202-1204.



Foto: André Rodrigo Rech

* Capítulo 20 *

Genética nos estudos com polinização

Jaquelyn Zocca Canuto¹, Alessandro Alves-Pereira² e Marina Corrêa Côrtes³

¹ Departamento de Biologia, Faculdade Presidente Antônio Carlos de Aimorés – CEP: 35200-970 – Aimorés-MG – Brasil.

² Departamento de Genética, Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” – Universidade de São Paulo – CEP: 13418-900 – Piracicaba-SP – Brasil.

³ Departamento de Ecologia, Universidade Estadual Paulista – CEP: 13506-900 – Rio Claro-SP – Brasil. e-mail: mccortes@rc.unesp.br

Nesse capítulo pretendemos iniciar com a apresentação de conceitos básicos utilizados em análises genéticas, discutindo a importância da polinização para os padrões de diversidade populacional e fazendo inferências sobre como diferentes modos de polinização podem afetar aspectos contemporâneos e históricos em populações de uma espécie. Na sequência, descreveremos a importância das características das espécies (envolvendo síndrome de polinização e sistema reprodutivo), suas populações (agregação espacial de plantas) e indivíduos (produção de flores e fenologia) para os processos associados à estruturação genética das populações e progênes e ainda a dispersão genética via pólen. São apresentados com maior riqueza de detalhes aspectos conceituais, metodologias de campo, de laboratório e análises estatísticas, além da análise de estudos de caso que abordam o sistema reprodutivo (estrutura da progênie) e dispersão genética através da polinização (distância de polinização e caracterização espacial). Ao longo do texto palavras-chaves são destacadas e reunidas em um glossário para a maior familiarização dos conceitos para aqueles menos acostumados com os termos usados em pesquisas de genética geral e genética de populações. Por fim, discutimos as perspectivas para o campo de genética de populações e oportunidades para se entender como os processos ecológicos e genéticos podem ser afetados diante das mudanças globais (fragmentação florestal, mudança climática, corte seletivo de árvores).

Introdução

A genética é a ciência dos genes, hereditariedade e variação em todos os seus níveis, desde as moléculas até as populações. Uma disciplina dentro da genética que se preocupa com as mudanças herdáveis que ocorrem dentro de populações ao longo do tempo e do espaço é conhecida como genética de populações (Griffiths *et al.* 2009; Hedrick 2011). A composição genética de grupos ou populações é definida pelos conjuntos de alelos e genótipos. As frequências em que estes conjuntos de alelos e genótipos ocorrem são resultado da ação conjunta de processos microevolutivos, entre eles mutações gênicas, migração, seleção e deriva. Esses processos variam no espaço e no tempo produzindo variação genética que se consolida em vários níveis de organização, como, exemplo, entre populações geográficas distintas, entre grupos discretos de indivíduos e até mesmo entre progênies.

Os padrões genéticos observados constituem a estrutura genética particular de cada nível de organização. O fundamento dos estudos de estrutura genética parte do teorema de Hardy-Weinberg. Esse modelo assume, sob certas premissas, que a abundância relativa dos alelos não muda de uma geração para outra; a única mudança na composição genética da população é a redistribuição das frequências genotípicas nas gerações subsequentes (Ridley 2006). Assim, forças microevolutivas e eventos casuais podem gerar desvios no equilíbrio de Hardy-Weinberg e, portanto, na formação e manutenção da estrutura genética (Hamrick 1983; Loveless & Hamrick, 1984). De maneira simplista, a ausência de estrutura genética ocorre quando não há variação espacial em alguma força evolutiva. Nesse caso, populações em áreas distintas ao longo da distribuição de uma espécie são igualmente relacionadas geneticamente.

Na realidade, os processos evolutivos naturalmente variam e são condicionados a outros fatores ambientais e populacionais (Hartl 2008). Por exemplo, a deriva genética pode ser influenciada pela densidade populacional, enquanto a seleção pode ser fortemente afetada pelas condições ambientais agindo sobre caracteres das plantas que conferem valor adaptativo aos indivíduos. Outra força evolutiva, a migração, resulta na redistribuição de alelos entre populações de plantas. Assim, a migração efetiva de genes através de pólen e sementes entre populações, processo também conhecido como fluxo gênico, pode modificar os padrões gerados pela deriva genética e seleção. Vários fatores bióticos e abióticos podem influenciar os processos microevolutivos. No caso do fluxo gênico, a distância entre as plantas e populações é um fator primordial, mas outros fatores podem ser igualmente importantes, como presença de barreiras ou restrições para migração, diferenças fenológicas entre indivíduos ou populações, mecanismos de dispersão de pólen e sementes (Jarvis *et al.* 2005).

De maneira geral, características ligadas a reprodução e dispersão das plantas são particularmente importantes para determinar a diversidade e estrutura genética (De Lacerda *et al.* 2008; Dick *et al.* 2008), porque a reprodução é o processo que permite a propagação dos genótipos para as gerações futuras e a disseminação de pólen e sementes é o processo que determina os padrões de dispersão genética dentro e entre populações (Loveless & Hamrick 1984). Para a polinização efetiva ocorrer, a informação contida no gameta masculino deve ser dispersa duas vezes: a primeira vez, via pólen, a partir da planta doadora para a planta receptadora, e a segunda, através da semente, como complemento do genoma nuclear do embrião (Hamrick *et al.* 1993). Esse processo duplo de disseminação genética via pólen confere, pelo menos em parte, maior variância na distância

de dispersão efetiva de pólen em relação à dispersão de sementes (Hamrick *et al.* 1993), tanto em escala histórica (Petit *et al.* 2005) quanto contemporânea (Ashley 2010). A reprodução e a dispersão de plantas, por sua vez, são diretamente determinadas por uma série de características intrínsecas das plantas que também variam no tempo e no espaço, mais especificamente: sistema reprodutivo, modo de reprodução, ciclo de vida, **síndrome de polinização** e síndrome de dispersão de sementes (Loveless & Hamrick 1984).

Impactos humanos sobre os ambientes naturais podem alterar processos ecológicos relacionados à reprodução das plantas que são chave para a manutenção genética de populações. A fragmentação florestal, destruição de *habitats* (Jump & Peñuelas 2006), corte seletivo e extrativismo (Murawski *et al.* 1994; Lowe *et al.* 2005; Degen *et al.* 2006; Cloutier *et al.* 2007; Carneiro *et al.* 2011), caça e mudanças climáticas (Aldrich & Hamrick 1998) podem elevar o nível de endogamia entre indivíduos, intensificar a deriva genética devido à redução do tamanho efetivo populacional e reduzir o fluxo gênico entre populações. Esses processos podem ser detrimenais, levando a erosão da diversidade e alta estruturação genética. Estudar os mecanismos que determinam a diversidade e estrutura genética das plantas é, portanto, um importante passo para desvendar os processos que levam a persistência, expansão, especiação e adaptação das plantas em suas mais variadas formas.

Neste capítulo apresentamos algumas abordagens do campo de genética de populações que permitem analisar os padrões e a importância dos processos reprodutivos e da dispersão de pólen na manutenção da estrutura e diversidade genética de plantas em populações naturais. Por fim, discutimos algumas perspectivas dos estudos genéticos da polinização.

Reprodução

As plantas com flores, ao longo de sua evolução, desenvolveram uma grande variedade de mecanismos de polinização, e a grande e bela variação de estruturas florais, cores, formatos, tamanhos e padrões de estruturas está intimamente ligada ao modo como as espécies de plantas realizam a polinização (Raven *et al.* 2001; Richards 1997). Estas características florais e as interações de plantas com outras espécies, ou fatores abióticos para a realização da polinização, são conhecidas como síndromes de polinização. As plantas desenvolveram adaptações em suas flores para que elas pudessem ser polinizadas por diferentes animais pertencentes a diferentes grupos. Muitas plantas aquáticas desenvolveram adaptações para que seu pólen pudesse ser transportado das anteras para os estigmas através da água. Ainda, muitas espécies de angiospermas e a maioria das gimnospermas podem ser polinizadas pelo vento (Raven *et al.* 2001). Os agentes de polinização viabilizam a polinização cruzada, isto é, realizada entre indivíduos diferentes. A polinização cruzada facilita a fertilização cruzada, o que, por sua vez, colabora para que novas combinações do material genético sejam formadas, auxiliando a manutenção e o aumento da diversidade genética nas populações de plantas comparadas com as populações que apresentam autofecundação (Nyblom 2004).

A autofecundação acarreta altos níveis de endogamia na população. A endogamia não altera as frequências alélicas da população, mas aumenta a proporção de homozigose de todos os loci em um indivíduo, levando a uma menor diversidade genética individual. A fertilização de plantas geneticamente similares também leva a maiores níveis de endogamia, nesse caso chamado de endogamia biparental. A endogamia via autofecundação pode ocorrer nos indivíduos hermafroditas ou monoicos, que representam

cerca de 95% das angiospermas (Richards 1997). Já as populações de espécies dioicas podem apresentar endogamia biparental devido à reprodução sexuada ser necessariamente cruzada. Indivíduos homozigotos ou com baixa diversidade genética podem apresentar menor probabilidade de sobrevivência e, eventualmente, reprodução. A morte de indivíduos é o resultado mais extremo dos efeitos deletérios resultantes de autofecundação ou cruzamento de plantas aparentadas, o que é chamado de depressão endogâmica. Em teoria, a depressão endogâmica é mais forte em plantas com reprodução predominante cruzada do que em plantas com autofecundação, porque as mutações recessivas deletérias são expurgadas mais efetivamente em populações altamente endogâmicas à medida que genótipos deletérios são expostos à seleção natural (Charlesworth *et al.* 1990; Lande & Schemske 1985). Essas predições são corroboradas por estudos empíricos (Husband & Schemske 1996; Sletvold *et al.* 2013).

Os mecanismos de autoincompatibilidade podem ocorrer tão logo o grão de pólen seja depositado no estigma floral, evitando que genótipos homozigotos sejam formados (Griffiths *et al.* 2009; Richards 1997). Este mecanismo possui controle genético através do qual grãos de pólen que possuem um alelo em comum com o óvulo (autoincompatibilidade gametofítica), ou grãos de pólen que possuem alelos com o mesmo grau de dominância do óvulo (autoincompatibilidade esporofítica), são impedidos de desenvolver o tubo polínico, impossibilitando a fertilização. Isto resulta em indivíduos exocruzados e colabora para a manutenção da variação genética nas populações. Os mecanismos de autoincompatibilidade podem ocorrer tanto em espécies que realizam autopolinização como polinização cruzada entre indivíduos com certa similaridade genética (Ramalho *et al.* 2012). Também é comum que o nível médio de heterozigosidade populacional

aumente ao longo da vida das plantas em função da mortalidade de plantas em estágios avançados de plântulas e jovens com genótipos homozigotos, que geralmente possuem menor vantagem adaptativa (Collevatti & Hay 2011).

As plantas desenvolveram uma grande diversidade de estratégias pelas quais os seus sistemas reprodutivos podem controlar os padrões de diversidade e estrutura genética de suas populações (Hamrick *et al.* 1979; Loveless & Hamrick 1984; Hamrick & Godt 1989). Os sistemas reprodutivos das plantas estão sob controle genético e comumente são dinâmicos, capazes de responder às pressões seletivas exercidas pelo meio.

Sistema reprodutivo

Assexuado

Plantas assexuadas são aquelas que não apresentam reprodução sexual. Elas podem produzir sementes sem que haja a fertilização (p. ex., apomixia), ou apresentar outros mecanismos de propagação clonal, como perfilhamento, por meio de rizomas etc. (Raven *et al.* 2001). Plantas híbridas entre diferentes espécies também podem ser assexuadas simplesmente por serem estéreis. Além disso, mesmo plantas com reprodução sexuada podem apresentar a capacidade de reproduzir-se assexuadamente. Desta maneira, algumas plantas são capazes de criar estruturas modulares que, apesar de serem cópias de si mesmas, são também fisiologicamente independentes. Um indivíduo formado a partir de um único zigoto (geneta) pode ser constituído por vários outros módulos fisiologicamente independentes (rameta), que são gerados por reprodução assexuada a partir de um indivíduo originado de reprodução sexuada (Futuyma 2005; Richards 1997). O pinheiro Wollemi (*Wollemia*

nobilis) é uma espécie australiana que foi descoberta em 1994 e que apresenta este tipo de reprodução. A espécie era conhecida apenas no registro fóssil e conta com uma população de menos de cem árvores, das quais muitas podem ser rametas de um mesmo geneta (Peakall *et al.* 2003).

Espera-se que populações de espécies assexuadas sejam geneticamente idênticas, a menos que sejam formadas por conjuntos de genetas diferentes, ou que mutações somáticas tenham ocorrido em tecidos que se diferenciaram em módulos independentes, os quais tiveram a mutação imediatamente fixada. Apesar de se esperar uma baixa variabilidade genética, populações deste tipo podem ainda guardar variação na forma de indivíduos heterozigotos. Em termos evolutivos, a falta de diversidade genética, ou sua baixa variação, pode fazer que a população possua um baixo potencial adaptativo, isto é, a capacidade de resposta a mudanças espaciais e temporais. As primeiras avaliações com marcadores moleculares revelaram níveis de diversidade genética extremamente baixos em plantas com propagação clonal. De fato, a diversidade genética para a maioria dos loci de marcadores avaliados foi nula para os indivíduos do pinheiro Wollemi (Peakall *et al.* 2003). Um estudo que avaliou populações de duas subespécies de *Banksia ionthocarpa* com modos de reprodução distintos constatou que a subespécie que apresentava apenas reprodução clonal possuía níveis de diversidade genética inferiores e maior endogamia em comparação com a subespécie que se reproduz sexualmente (Millar *et al.* 2010).

Apesar da pequena variação entre indivíduos, muitas plantas com propagação vegetativa ou apomítica podem ainda guardar diversidade genética na forma de indivíduos heterozigotos. Isto pode ser marcante quando os indivíduos que possuem genótipo heterozigoto apresentam maior potencial adaptativo do que genótipos homozigotos, o que é chamado

de heterose ou vantagem do heterozigoto (Futuyma 2005). A heterose pode ser encontrada em plantas cultivadas que são propagadas vegetativamente. Um exemplo é a mandioca, cultivo originário da Bacia Amazônica, em que plantas com genótipos heterozigotos apresentam maior tamanho, são preferidas pelos agricultores e, por isso, têm maior sobrevivência (Pujol *et al.* 2005), acarretando altos índices de diversidade genética dentro das variedades cultivadas (Elias *et al.* 2004).

Autógamo

São plantas, geralmente hermafroditas, que se reproduzem predominantemente por autofertilização (autogamia). A extensão da autopolinização depende da extensão da separação espacial e temporal entre a maturação e liberação dos grãos de pólen e a receptividade destes pelos estigmas florais. Mesmo plantas monoicas que realizam polinização cruzada podem apresentar fertilização entre flores diferentes de um mesmo indivíduo ou de um mesmo geneta (geitonogamia) (Richards 1997). Em estudos genéticos, plantas autógamas apresentam menos de 5% de fertilização cruzada (Fig. 20.1). A autogamia tende a reduzir a variabilidade genética e aumentar os níveis de endogamia da população (Frankham *et al.* 2008).

Como para espécies assexuadas, espera-se que as populações apresentem pouca variação genética e, como consequência, uma alta proporção de loci gênicos em homozigose, ao contrário das espécies assexuadas. A maior parte da variação genética, em geral, é encontrada entre diferentes populações que podem conter diferentes conjuntos gênicos em resposta às diferenças ambientais, ou simplesmente devido ao acaso. Assim como espécies de reprodução assexuada, o potencial adaptativo de populações de

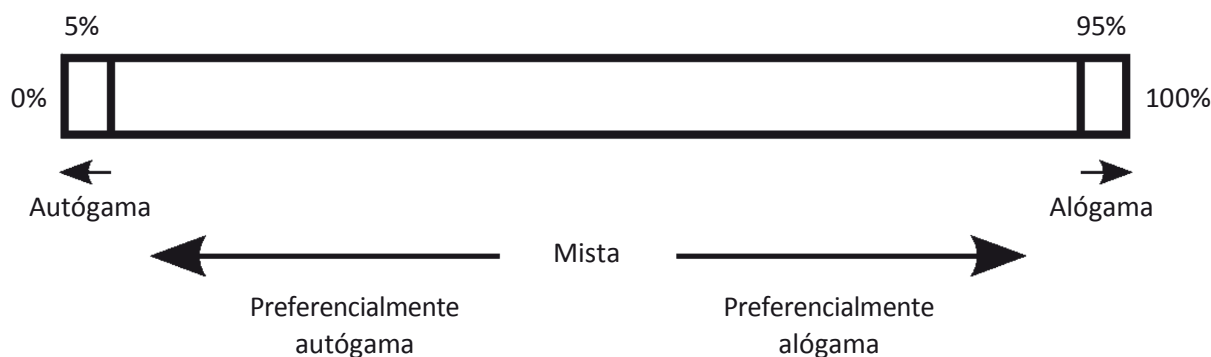


Figura 20.1 Representação esquemática da classificação dos sistemas reprodutivos com base nas taxas de fecundação cruzada estimadas em estudos genéticos com estrutura de progênies. Populações são consideradas alógamas caso apresentem taxa de cruzamento superior a 95%, e autógamas quando esta proporção é inferior a 5%. Populações que apresentem valores intermediários são consideradas com sistema reprodutivo misto.

espécies autógamas pode ser prejudicado pela falta ou pelo menor grau de variação entre indivíduos de uma população.

Baixas taxas de cruzamento foram encontradas para três populações de *Oryza glumepatula*, uma espécie de arroz selvagem que é utilizada em cruzamentos com *Oryza sativa* para o melhoramento do cultivo (Marines *et al.* 2007). Uma das populações apresentou pouco mais de 1% de cruzamentos, indicando que nesta população quase todos os indivíduos avaliados resultaram de autofecundação. As demais apresentaram taxas de cruzamento de 16% e 22%, podendo o modo de reprodução ser considerado misto, preferencialmente autógamo. As grandes taxas de autofecundação nestas populações de arroz selvagem resultaram em baixas estimativas de diversidade genética (especialmente para a população com a taxa de cruzamento de 1%) e elevados valores de endogamia e diferenciação genética entre populações.

Alógamo

Plantas alógamas são aquelas que se reproduzem predominantemente por fertilização cruzada (alogamia).

Em estudos genéticos, são plantas que apresentam mais de 95% de fertilização cruzada (Fig. 20.1). A extensão de polinização cruzada depende da dispersão do pólen entre flores, do número de indivíduos geneticamente diferentes (genetas) e da quantidade de flores abertas em cada geneta. Isto porque a polinização cruzada pode ocorrer entre flores diferentes, mas de um mesmo indivíduo, ou entre rametas de um mesmo geneta, resultando em geitonogamia. Todas as famílias de uma população de cupuaçu (*Theobroma grandiflorum*) apresentaram uma taxa de cruzamento multilocus de 100%, sugerindo que o cupuaçu pode ser uma espécie perfeitamente alógama (Alves *et al.* 2003). O mesmo comportamento foi observado em quatro populações naturais de palmito-juçara (*Euterpe edulis*) avaliadas com marcadores microsatélites e alozimas, sendo que ambos os marcadores apresentaram uma estimativa de taxa de cruzamento de 100% (Conte *et al.* 2008). Já para o maracujá-doce (*Passiflora alata*) foram encontradas estimativas de taxa de cruzamento um pouco diferentes entre marcadores moleculares, contudo estes resultados indicam que o maracujá-doce é uma espécie alógama (Ferreira *et al.* 2010).

Espera-se encontrar um maior nível de variação entre indivíduos dentro de uma população do que entre populações, devido à possibilidade de fecundação cruzada e combinação de diferentes alelos e que também seja encontrada uma grande proporção de loci em heterozigose, e que estes sejam mais variáveis entre indivíduos (apresentem maior grau de polimorfismo genético). Isto foi observado nas populações de palmito-juçara avaliadas por Conte *et al.* (2008), as quais apresentaram estimativas de heterozigosidades observadas próximas às esperadas e, conseqüentemente, baixos valores de endogamia populacional e baixas estimativas de diferenciação genética entre as populações. Como consequência da grande variação populacional espera-se que estas populações tenham maior capacidade de responder às mudanças ambientais e que, portanto, possuam um maior potencial adaptativo.

Misto

Estudos genético-moleculares têm revelado que muitas espécies vegetais (talvez a maioria) possuem sistema reprodutivo misto, pois apresentam taxas intermediárias de autofertilização e fertilização cruzada. Desta forma, as espécies com sistema reprodutivo misto são aquelas que apresentam taxas de fertilização cruzada ou de autofertilização que não alcançam pelo menos 95% (Fig. 20.1). A espécie de mogno das Américas Central e do Sul (*Swietenia macrophylla*) (Lemes *et al.* 2007), a sumaúma das florestas tropicais da Costa Rica (*Ceiba pentandra*) (Lobo *et al.* 2005) e a cagaiteira da região central do Brasil (*Eugenia desynerica*) (Telles *et al.* 2003) são exemplos de estudos com base genético-molecular que apresentam sistema reprodutivo misto. Para o mogno foi estimada uma taxa de cruzamento de 94%, indicando que pode ocorrer autogamia. As

duas populações de sumaúma avaliadas apresentaram estimativas de taxa de cruzamento contrastantes (90% e 40%), porém ambas indicando a ocorrência de cruzamentos e autogamia em diferentes níveis nas populações. Similarmente, as dez populações de cagaiteira avaliadas apresentaram estimativas da taxa de cruzamento que variaram de 68% a 95%, sendo o valor médio de 83,5%, indicando que a espécie pode reproduzir-se tanto por fecundação cruzada como por autofecundação.

Amostragem e análises

A análise genética do sistema reprodutivo de plantas remonta aos trabalhos realizados com tomateiros, por Jones (1916), e leguminosas, por Fyfe & Bailey (1951), em estudos baseados nos padrões de transmissão de marcadores genéticos de pais para suas progênes (Ritland 2002). Fyfe & Bailey (1951) propuseram o modelo clássico de cruzamentos mistos, que assume a possibilidade de ocorrência de autofertilização e de fertilização cruzada ao mesmo tempo. Este modelo baseava-se em apenas um locus gênico e serviu como ponto de partida para o surgimento de modelos mais complexos. Com o desenvolvimento de novos marcadores genéticos, novos modelos foram propostos. Brown & Allard (1970) e Clegg *et al.* (1978) propuseram a avaliação de progênes para se estimar taxas de autofecundação e colaboraram para a popularização da análise de sistemas reprodutivos em plantas com base no uso de marcadores codominantes. Extensões do modelo de cruzamentos mistos foram elaboradas por Shaw *et al.* (1980) e por Ritland & Jain (1981) para acomodar a análise de mais de um locus simultaneamente, melhorando as estimativas das taxas de autofertilização e de endogâmias biparental e uniparental.

Atualmente a disponibilidade de vários e novos tipos de marcadores moleculares, associada à diversificação dos estudos ecológicos e genético-evolutivos do sistema reprodutivo de plantas, fez que modelos mais sofisticados de estimação das taxas de cruzamento estejam disponíveis (Ritland 2002). Isto possibilita a análise genética do sistema reprodutivo de plantas para espécies com diferentes graus de ploidia, por meio do uso de diferentes tipos de marcadores moleculares, com maior ou menor número de locos gênicos informativos e com diferentes esquemas de amostragem para a estimação das taxas de cruzamento e autofecundação.

Para o estudo genético do sistema reprodutivo de plantas, a abordagem que atualmente vem sendo mais utilizada é a proposta por Ritland & Jain (1981), que é conhecida como estrutura de progênies ou de famílias. Essa abordagem se baseia no modelo de cruzamentos mistos, em que se assume que uma fração de uma progênie é derivada de eventos de autofertilização e que a fração restante provém de cruzamentos aleatórios entre indivíduos da população original. Neste esquema de análise vários locos de um marcador podem ser avaliados simultaneamente, o que confere menor variância (e, consequentemente, maior consistência) às estimativas das taxas de fecundação cruzada (Ritland 1990).

A análise da taxa de cruzamento em plantas com estrutura de progênies inicia-se com a amostragem de folhas ou outro tecido de uma dada planta-mãe (matriz) e de suas sementes. As sementes podem ser analisadas diretamente ou plantadas em um ambiente controlado pelo pesquisador, e aquelas que germinarem passam a formar a progênie de uma determinada matriz. Os indivíduos das progênies e as plantas matrizes têm seu DNA extraído e avaliado com os conjuntos de marcadores que se têm à disposição. Tanto o número de matrizes como o número

de indivíduos por progênie, e também o número de marcadores avaliados, podem ser variáveis. Na descrição do método, Ritland & Jain (1981) fazem uma série de simulações e sugerem que um número ao redor de duzentos indivíduos, distribuídos em um número variável de famílias, sendo avaliados com cinco locos de marcadores codominantes, é suficiente para a obtenção de estimativas com precisão satisfatória. Espera-se ainda que, à medida que se aumente o número de locos avaliados, estimativas mais precisas sejam obtidas, sem necessariamente aumentar o número de indivíduos e progênies avaliados (Ritland & Jain 1981; Ritland 2002).

Uma vez conhecidos os genótipos dos indivíduos de uma progênie e de sua respectiva planta-mãe, podem então ser estimados os parâmetros incluídos no modelo. As taxas de autofertilização e de cruzamento aleatório são obtidas, de maneira simplista, pela comparação dos genótipos dos indivíduos de uma progênie com o genótipo da planta-mãe. A taxa de autofertilização é representada por s , enquanto a taxa de reprodução cruzada, por t , que pode ser resultado de cruzamentos aleatórios dentro da população ou ocorrer em função da reprodução entre plantas geneticamente aparentadas (endogamia biparental). A taxa de exocruzamento é indicada por t_m e o estimador indica qual é o modo de reprodução preferencial das progênies avaliadas (Fig. 20.1). Pode-se estimar ainda a taxa de endogamia biparental, que é representada pela diferença entre as estimativas multilocus (t_m) e locusúnicos (t_s), sendo um indicativo de autofertilização devido à endogamia biparental.

Outro parâmetro que pode ser estimado é a correlação de paternidade exocruzada (r_p). Este estimador pode ser obtido levando-se em consideração apenas um grupo dos indivíduos de uma progênie (p. ex., sementes provenientes de um mesmo fruto ou de uma mesma planta-mãe). A correlação de

paternidade representa, então, a probabilidade de que duas sementes do mesmo grupo sejam irmãs germanas.

Todos os exemplos de análises genéticas do sistema reprodutivo citados anteriormente neste item fizeram uso da estrutura de progênies para estimação das taxas de cruzamento nas populações de suas respectivas espécies. Diferentes esforços amostrais e número de marcadores foram utilizados. Alves *et al.* (2003), por exemplo, utilizaram apenas uma população de cupuaçu, na qual amostraram oito matrizes, sendo uma com cinco e as demais com dez indivíduos por progênies, perfazendo um total de setenta e cinco plantas avaliadas com oito locos-microsatélites. Por outro lado, para o mogno, Lemes *et al.* (2007) amostraram vinte e cinco plantas-mãe e progênies com dezesseis indivíduos, perfazendo um total de quatrocentas plantas avaliadas com oito marcadores microsatélites.

Além do esforço amostral, número e tipo de marcadores utilizados, o trabalho de Telles *et al.* (2003) chama atenção a outro fato. Os autores usaram oito locos de alozimas e amostraram um total de setecentas e quatro plantas de cagaiteira (*Eugenia dysenterica*) distribuídas em cento e doze progênies e provenientes de dez populações diferentes. Como apresentado, as estimativas de taxa de cruzamento variaram de 68% a 95%, o que ressalta a importância de se ter em mente que, apesar de muitos estudos apresentarem estimativas de taxas de cruzamento na forma de média entre populações, os sistemas reprodutivos de plantas podem ser extremamente dinâmicos, uma vez que podem estar sujeitos a fatores ambientais e, portanto, diferir entre indivíduos dentro das populações (Ritland 2002).

Softwares e plataformas de análise: MLTR (Ritland 2002).

Polinização e fluxo gênico

Um fator importante para a manutenção da estrutura genética é o mecanismo pelo qual os genes migram. O fluxo gênico em plantas ocorre principalmente de duas formas: por meio de movimento de pólen e de sementes (Ennos 1994; McCauley 1994). Ao movimentar a informação genética contida nos gametas (pólen) e nos embriões (sementes), o fluxo gênico promove a homogeneização da diversidade genética, a propagação de mutações e a criação de genótipos diferentes, resultado de novas combinações alélicas (Nason 2002; Kaufman *et al.* 1998). A estrutura genética, portanto, se intensifica com a maior limitação espacial da dispersão genética tanto do pólen quanto das sementes.

O movimento do pólen pode ser caracterizado pela distância e direção e determinado pelo sistema reprodutivo, características dos agentes polinizadores, distribuição espacial das plantas, fenologia e condições ambientais abióticas (Dick *et al.* 2008; Ghazoul 2005; Ward *et al.* 2005). A polinização é importante, pois define o tamanho efetivo da vizinhança reprodutiva (Ruckelshaus 1996; Wright 1946), determina a conectividade entre grupos de plantas e populações (Lander *et al.* 2010; Sork & Smouse 2006; White *et al.* 2002) e influencia os níveis de hibridização e introgressão genética entre espécies nativas (Ellstrand 2003), cultivadas (Ellstrand *et al.* 1999) e exóticas (Abbott *et al.* 2003; Largiadèr 2007).

A dispersão de propágulos, sejam eles pólen ou sementes, geralmente se refere ao movimento que aumenta a distância entre os organismos e os seus gametas ou propágulos (Neigel 1997); já o fluxo gênico se refere à dispersão efetiva, isto é, que se reflete em mudanças na distribuição genética da população (Broquet & Petit 2009; Neigel 1997). O termo dispersão também é mais comumente empregado para

designar o movimento de pólen dentro de populações contínuas, enquanto o termo fluxo geralmente se refere ao movimento entre populações (Neigel 1997). Como previamente mencionado, a dispersão genética deve ocorrer em duas etapas para a informação contida no gameta masculino ser transmitida para as gerações futuras: a primeira via (polinização) e a segunda via (dispersão de sementes) (Hamrick *et al.* 1993). Desta maneira, a contribuição da polinização para a estrutura genética pode ser estudada para cada um desses dois componentes. Ainda assim, a maioria dos estudos é composta por estudos de polinização e poucos avaliam a contribuição da polinização para a estrutura genética das plantas recrutadas (Ashley 2010).

O estudo do movimento de pólen apresenta desafios principalmente logísticos, já que a marcação e o rastreamento de grãos de pólen são, na prática, uma tarefa difícil. Nesse âmbito, existem estudos que aplicam técnicas indiretas para caracterizar o movimento da polinização que envolve o monitoramento das atividades de animais polinizadores e a marcação das fontes de pólen com corantes para identificar os sítios de deposição desses grãos em estigmas de outras plantas (Eguiarte *et al.* 1993; Murawski & Gilbert 1986; Parra *et al.* 1993). No entanto estudos que apenas aplicam essas técnicas não capturam o resultado efetivo da polinização, não conseguem distinguir a contribuição de diversas fontes para a fecundação e não fornecem medidas de fluxo ou dispersão genética (Campbell 1991).

O estudo do movimento contemporâneo de pólen pode ser mais precisamente mensurado a partir da aplicação de marcadores moleculares para caracterizar geneticamente as progênies em populações de plantas. O marcador molecular atualmente mais utilizado para conduzir análises de paternidade é o microssatélite (Pemberton 2008). A essência da

análise de fluxo gênico contemporâneo via polinização é a estimativa da distância percorrida pelo grão de pólen desde o doador até a planta maternal. As distâncias de polinização podem ser representadas de maneiras distintas: 1) de modo discreto, a partir de uma distribuição de frequências de distâncias percorridas da qual se extrai a média ou mediana, distância máxima e mínima (Carneiro *et al.* 2009; De Lacerda *et al.* 2008; Gaino *et al.* 2010); e 2) a partir de um modelo ajustado aos dados empíricos para representar uma curva de polinização (Côrtes *et al.* 2013; Oddou-Muratorio *et al.* 2005). Para isso a modelagem se dá através de uma função de densidade de probabilidade que relaciona a posição final do grão de pólen à posição do adulto doador de pólen (i.e., pai) (Austerlitz *et al.* 2004). Além da distância da polinização, outras métricas ajudam a caracterizar os processos de fluxo gênico contemporâneo, incluindo: o número efetivo de doadores de pólen, taxa de imigração e direção do movimento de pólen (García *et al.* 2007; Streiff *et al.* 1999).

Alternativamente, dependendo da escala temporal e espacial de interesse, pode-se avaliar a influência relativa do fluxo histórico de pólen e sementes na estruturação e diferenciação genética entre populações. Essa abordagem é desenvolvida através da comparação dos resultados usando concomitantemente marcadores moleculares com diferentes tipos de heranças: materna (cpDNA, genoma do cloroplasto na maioria das angiospermas e mtDNA, da mitocôndria em muitas gimnospermas), paterna (cpDNA, do cloroplasto de muitas gimnospermas) e biparental (genoma nuclear) (Petit *et al.* 2005). Marcadores de genoma paternal são passados através do pólen, enquanto os de genoma maternal, somente da dispersão de sementes. Pode-se mensurar a importância relativa da polinização e dispersão de sementes calculando-se a razão entre as taxas estimadas de imigração de

pólen e de sementes, utilizando os valores de F_{st} (ou análogos) para os marcadores com heranças distintas (Ennos 1994). Marcadores herdados maternalmente geralmente revelam maior estruturação genética do que marcadores herdados biparentalmente (por dispersão tanto de pólen quanto de sementes). Petit *et al.* (2005), por exemplo, demonstraram que marcadores de herança materna apresentaram quase 66% da variação total entre populações, em comparação com apenas 16% para marcadores de herança biparental, indicando que fluxo gênico histórico via pólen é, geralmente, mais eficiente do que dispersão de sementes. Esse padrão também tem sido corroborado por estudos mais recentes, como, por exemplo, para a espécie epífita de orquídea *Epidendrum firmum* nos complexos montanhosos da Costa Rica (Kartzinel *et al.* 2013). Assim, os genomas de cloroplastos e os genomas nucleares podem exibir marcadamente diferentes padrões de estrutura genética espacial, em particular nas espécies em que o pólen e os padrões de dispersão de sementes são diferentes.

Amostragem e análises

De maneira geral, existem dois tipos de abordagem para a avaliação do fluxo gênico contemporâneo: 1) análise de paternidade (Meagher & Thompson 1987), que permite a avaliação direta da distância, direção e padrões espaciais de polinização e caracterização da contribuição relativa de múltiplas fontes para a população e planta; e 2) estrutura genética da nuvem de pólen (conhecida como *TwoGener*), que permite extrair o número efetivo de doadores e a distância da dispersão de pólen (Smouse *et al.* 2001). Para cada tipo de abordagem foram desenvolvidas análises e modelos estatísticos para se inferir o pai de sementes de mães conhecidas através da análise de genótipos multilocus ou estimar parâmetros de interesse,

baseando-se em análise da estrutura genética da nuvem de pólen fertilizando determinadas mães.

Algumas sínteses de fluxo gênico contemporâneo via pólen podem ser encontradas para espécies polinizadas por vento (Bittencourt & Sebbenn 2007), para análises de paternidade (Ashley 2010), para árvores tropicais (Dick *et al.* 2008), para fluxo gênico e sistema reprodutivo (Ward *et al.* 2005), hibridização e fluxo gênico entre plantas domesticadas e populações naturais (Ellstrand 2003).

Análise de paternidade

A análise de paternidade é a atribuição ou alocação da progênie (i.e., sementes ou plântulas) às fontes doadoras de pólen (i.e., pais) que fertilizam um grupo de plantas maternas. Para isso é necessário delimitar uma área para o estudo. As dimensões da área vão depender principalmente da espécie estudada, com base na sua densidade natural e escala esperada da polinização. Dentro dessa área devem-se mapear e coletar amostras da progênie e respectiva planta maternal, assim como todos os potenciais pais dentro dessa área. Entre as diversas maneiras de se conduzir as análises de paternidade, a mais simples é a exclusão (Dow & Ashley 1998; Ellstrand & Marshall 1985; Stacy *et al.* 1996). Nesse caso, o haplótipo paternal de cada progênie (obtido através da subtração do genótipo maternal) é comparado aos genótipos de todos os potenciais pais na área de estudo. Qualquer candidato que não compartilhar pelo menos um alelo com a progênie em foco é excluído do grupo dos candidatos (Jones *et al.* 2010). Na realidade, vários estudos impõem um número maior de diferenças alélicas para considerar possíveis erros de genotipagem e mutações. Assim, uma vez obtidas a identificação e a localização do pai, é possível traçar a distância entre o doador (pai) e o receptor (mãe) do grão de pólen,

no entanto nem sempre a total exclusão é alcançada ou necessária (Marshall *et al.* 1998; Meagher & Thompson 1987). Nesse caso o método de alocação categórica pode ser usado para identificar o mais provável pai entre os candidatos que não foram excluídos. As análises são conduzidas dentro de uma abordagem de máxima verossimilhança em que, de acordo com as regras de Mendel, se descreve a probabilidade de uma progênie obter certo genótipo a partir do genótipo de um certo candidato a pai (Jones *et al.* 2010). Esse método tem a vantagem de permitir a inclusão de erros associados à genotipagem de microssatélites (erro de identificação de alelos e alelos nulos), além de associar a identificação de parentesco a um nível de confiança conhecido (Marshall *et al.* 1998). Esse método é um dos mais utilizados entre os estudos de fluxo gênico contemporâneo via pólen (Jha & Dick 2010; Kalinowski *et al.* 2007; Kenta *et al.* 2004; Marshall *et al.* 1998; Ottewell *et al.* 2012) e tem sido bastante utilizado para caracterizar a dispersão de pólen em espécies brasileiras, como a araucária *Araucaria angustifolia*, que apresentou uma distância média de polinização de 102 m dentro da área amostrada (Bittencourt & Sebbenn 2008); a árvore dioica *Myracrodruon urundeuva*, que apresentou uma distância média de polinização de 252 m (Gaino *et al.* 2010); e o baru, *Dypterix alata*, árvore do Cerrado polinizada por insetos que apresentou uma longa distância de polinização, com média de 610 m (Tarazi *et al.* 2010).

Um dos problemas associados com análise de paternidade é quando o número de potenciais pais é muito alto, fazendo que aumente a chance de duas plantas não aparentadas compartilharem o mesmo genótipo. Fluxo gênico críptico é quando uma semente ou plântula é atribuída a um parental dentro da parcela amostrada, mas que na verdade o pólen imigrou de fora da área de estudo. Caso não

considerado, o fluxo gênico total é subestimado. A probabilidade de atribuir parentesco a uma planta não aparentada pode ser estimada para cada relação progênie-pai utilizando-se as frequências alélicas da população (Dow & Ashley 1996). Alternativamente, é possível incluir a probabilidade de imigração de pólen explicitamente em modelos de análise de paternidade, como os descritos a seguir.

Uma abordagem integrativa é a análise completa de probabilidade de parentesco. Essa abordagem permite mensurar a contribuição relativa da dispersão de pólen e semente para a estrutura genética de plantas recrutadas, e desta maneira é mais indicada para se avaliar a dispersão genética efetiva. Essa análise é feita dentro de uma abordagem de modelagem em que tanto as relações de paternidade quanto outros parâmetros populacionais de interesse são estimados simultaneamente utilizando-se informações genéticas e ecológicas e incorporando-se incertezas ao redor dos valores obtidos (Hadfield *et al.* 2006; Jones *et al.* 2010; Moran & Clark 2011). Essa abordagem tem se mostrado cada vez mais informativa para se entender como os processos ecológicos influenciam os padrões genéticos da polinização. Alguns modelos específicos têm sido desenvolvidos para acomodar uma série de variáveis importantes na descrição do fluxo gênico por pólen e também sementes. Por exemplo, o modelo de vizinhança utiliza uma abordagem de máxima verossimilhança para estimar parâmetros reprodutivos que descrevem padrões de parentesco de progênies distribuídas espacialmente em uma área de estudo (Burczyk *et al.* 2006). De maneira geral, a probabilidade de se observar um genótipo de uma progênie em um determinado local vai depender do genótipo dos pais candidatos dentro da parcela, da frequência alélica da população, taxas de imigração e autofecundação, além de outros parâmetros que descrevam o movimento de pólen e sementes e o

sucesso reprodutivo dos parentais. O movimento de pólen e sementes é geralmente definido a partir dos parâmetros das curvas de densidade de probabilidades da dispersão (Austerlitz *et al.* 2004) e o sucesso reprodutivo é relacionado com características fenotípicas das plantas, como tamanho da planta, produção de pólen e fenologia (Burczyk *et al.* 2006; Chybicki & Burczyk 2010b; Moran & Clark 2011; Oddou-Muratorio *et al.* 2005). Essa abordagem flexível e integrativa permite uma análise mais realista dos processos de dispersão genética, no entanto ainda é pouco utilizada para caracterizar a polinização de espécies brasileiras. Um exemplo é o estudo feito com a espécie de sub-bosque amazônico *Heliconia acuminata*, polinizada por beija-flores. Informações genéticas, fenológicas e a posição espacial das plantas foram levadas em consideração para avaliar a variação na polinização e dispersão de sementes em relação à variação na densidade de plantas reprodutivas ao longo de uma paisagem experimentalmente fragmentada (Côrtes *et al.* 2013).

Análise de nuvem de pólen

Historicamente, com o intuito de conduzir análises completas de paternidade (quando cada progênie é atribuída a um único pai), muitos estudos focaram em populações pequenas e isoladas para facilitar a amostragem completa dos potenciais pais. No entanto grande proporção de pólen provém de fontes localizadas fora das parcelas de estudo. Embora a análise de paternidade permita obter a taxa de imigração, em muitos casos não é possível estimar com precisão de onde o pólen imigrante está vindo (Smouse & Sork 2004). Esse enfoque mais local pode inviabilizar a análise mais detalhada da cauda da dispersão (eventos de longa distância e imigração de pólen) e os estudos em escala de paisagem (Sork *et al.* 1999).

Outros modelos foram desenvolvidos e requerem um poder menor de resolução da bateria de marcadores genéticos, além de possibilitar a análise de fluxo de pólen através de uma menor amostragem de indivíduos na área de estudo. Esse método baseia-se na análise da heterogeneidade das nuvens de pólen que chegam a plantas reprodutivas e mescla a análise de paternidade com a análise da estrutura genética (Chybicki 2013; Smouse *et al.* 2001). Embora essa análise não forneça a identificação e a localização específica do pai, é possível estimar o número médio efetivo de doadores de pólen, o tamanho efetivo da vizinhança e, através dessas informações, modelar a curva de dispersão de pólen de acordo com uma função de probabilidade-densidade (Austerlitz & Smouse 2002; Smouse *et al.* 2001).

A ideia é que plantas maternas distribuídas no ambiente amostram composições parcialmente ou completamente diferenciadas de grãos de pólen, como se essas plantas fossem armadilhas de pólen. Para avaliar a composição e sobreposição de genótipos paternos entre mães diferentes, é ideal que um grupo de sementes seja amostrado de cada planta e que essas plantas estejam distribuídas de maneira representativa na população (plantas espaçadas e também agrupadas) (Smouse *et al.* 2001). Assim, analisa-se a heterogeneidade das contribuições paternas nas sementes entre diferentes plantas-mãe, de maneira que a amostragem de potenciais pais não é necessária, como na análise de paternidade. Essa abordagem, por amostrar plantas bem distribuídas espacialmente, permite a análise em uma escala mais ampla e muitas vezes mais representativa dos processos ocorrendo na população (Smouse & Sork 2004; Sork & Smouse 2006).

A maneira mais comumente utilizada para analisar a heterogeneidade da nuvem de pólen é aplicando a abordagem *TwoGener* (Austerlitz & Smouse

2001; 2002; Smouse *et al.* 2001). O primeiro passo da análise é computar a distância genética entre todos os haplótipos paternos encontrados na amostra de progênes. Os haplótipos paternos são obtidos da mesma maneira que na análise de paternidade: subtraindo-se o genótipo maternal do genótipo da progênie. A distância genética é uma matriz de número de alelos não compartilhados entre os dois pais para todos os locos utilizados. A estruturação da composição de pólen é representada pela fração da variação genética devido à subdivisão maternal relativa à variação total na população. Tal avaliação é feita através de uma análise molecular de variância (AMOVA) utilizando-se a matriz de distância genética (Excoffier *et al.* 1992). Essa métrica de estruturação de pólen (Φ_{st}) pode ser convertida em uma estimativa de número médio de doadores de pólen para a população (N_{ep}) (Austerlitz & Smouse 2001). O número médio de doadores de pólen é geralmente menor do que o de pais amostrados no estudo devido à heterogeneidade reprodutiva entre os doadores de pólen (Oddou-Muratorio *et al.* 2005). É possível também obter a distância média de polinização (δ) utilizando-se N_{ep} e a ideia de que a divergência entre mães (probabilidade de que dois gametas amostrados de duas mães diferentes provêm de um mesmo doador) é associada com a distância física entre elas e a distribuição das distâncias de polinização. Para isso uma função de probabilidade-densidade deve ser adotada (Austerlitz & Smouse 2001; 2002).

O grau de coancestralidade e a estruturação genética espacial desses doadores de pólen podem inflar os resultados de estruturação de pólen (Smouse & Sork 2004), no entanto existem maneiras de avaliar os efeitos dos gradientes ecológicos, demográficos e ambientais na estruturação genética de pólen que permitem não apenas descrever padrões gerais de

dispersão, mas também de testar hipóteses sobre quais fatores influenciam os processos genéticos da polinização (Dyer *et al.* 2004).

Assim como a atribuição categórica, a caracterização da nuvem de pólen tem sido feita para algumas espécies brasileiras. Por exemplo, Carneiro *et al.* (2007) utilizaram modelos exponenciais para estimar o número efetivo de doadores de pólen, densidade de plantas reprodutivas e distância de polinização para a árvore amazônica *Symphonia globulifera* em dois anos consecutivos. Encontraram um baixo número de doadores e uma maior distância de polinização no primeiro em comparação ao segundo ano (444 m e 154 m, respectivamente) devido à menor densidade de plantas reprodutivas no primeiro ano (Carneiro *et al.* 2007). Outras espécies brasileiras analisadas utilizando a abordagem *TwoGener* são *Dinizia excelsa* (Dick *et al.* 2003), *Bagassa guianensis* (Silva *et al.* 2008) e *Araucaria angustifolia* (Bittencourt & Sebbenn 2008).

Perspectivas para o campo de genética da polinização

O Brasil tem sofrido drásticas modificações ambientais, com altas taxas de desmatamento devido à expansão do agronegócio e à urbanização, assim como intensa extração de recursos naturais por meio de caça, extrativismo e corte seletivo de árvores para exploração madeireira (Canale *et al.* 2012; Whitmore 1997). Os ambientes, agora altamente dominados pelo homem, modificam a maneira pela qual os organismos respondem às mudanças globais e como interagem entre si. Nesse contexto, um dos maiores desafios dos estudos de ecologia, biologia e genética da conservação é entender como esses organismos persistem frente a essas alterações e, por conseguinte,

aplicar esse conhecimento para manejar populações e comunidades, assim como os serviços que eles proveem para o ecossistema.

As perspectivas para o campo de genética da polinização são várias. Precisamos de mais estudos de base para aumentar nosso conhecimento sobre a história natural da diversa flora brasileira, mas também necessitamos de mais estudos interdisciplinares, que aprofundem a compreensão sobre os processos ecológicos e genéticos em múltiplas escalas temporais e espaciais.

O contínuo avanço tecnológico, computacional e analítico tem permitido que muitas questões sejam respondidas de maneira mais eficiente e, sobretudo, tem aberto novos caminhos para pesquisas inovadoras (Andrew *et al.* 2013). Um grande avanço recente é referente às tecnologias genômicas no sequenciamento de nova geração (NGS), que possuem importantes aplicações para a ecologia molecular e genética da conservação (Ouborg *et al.* 2010; Tautz *et al.* 2010; Allendorf *et al.* 2010). De maneira geral, tecnologias de NGS permitem a análise de muitas sequências de DNA. Algumas das vantagens são a descoberta e a utilização de centenas de marcadores (p. ex., microsatélites e SNPs) em populações de plantas não modelo (Davey & Blaxter 2011; Gardner *et al.* 2011). A observação simultânea de vários marcadores em vários indivíduos pode permitir uma análise mais eficiente, rápida e acurada de paternidade e endogamia em populações naturais (Allendorf *et al.* 2010). Por exemplo, podem-se determinar com grande precisão os doadores específicos dos grãos de pólen na carga de pólen em um único estigma devido ao grande poder de resolução que centenas de marcadores fornecem (ver Karron *et al.* 2012, para uma revisão sobre novas perspectivas para estudos sobre a evolução de sistemas reprodutivos). Uma bateria maior de marcadores também permite uma melhor estimativa de taxa de

migração, fluxo gênico e de proporção de mistura em indivíduos e populações que sofreram introgressão (Allendorf *et al.* 2010).

Além de desenvolver marcadores, NGS pode ajudar no descobrimento de genes candidatos para características de plantas (Bräutigam & Gowik 2010) e mecanismos associados à polinização, principalmente em plantas não modelos (*Arabidopsis thaliana*). Isso é possível através de várias técnicas, como o sequenciamento de várias regiões do genoma e a comparação entre diferentes indivíduos para uma mesma característica. Essa comparação pode indicar os loci associados com aquela característica (Davey & Blaxter 2011). Esse tipo de questão é especialmente importante frente às rápidas mudanças ambientais, levando a mudanças rápidas na distribuição da frequência alélica, fenologia, sistema reprodutivo e características fenotípicas (Holtsford & Ellstrand 1992; Roels & Kelly 2011; Shimizu *et al.* 2011). Dentro desse contexto, algumas questões se destacam, como, por exemplo, quais são as bases moleculares e genéticas das variações fenotípicas, como morfologia, coloração, produção de néctar e perfume floral? Como a perda, redução e mudança comportamental de polinizadores afetam o sistema reprodutivo, a dispersão genética e a estrutura genética de populações?

A genética e a genômica da paisagem constituem um ramo da ecologia molecular que usa os padrões de variação neutra e adaptativa ao longo do genoma para quantificar os efeitos dos atributos da paisagem no fluxo gênico e a variação genética espacial (Manel *et al.* 2010; Sork *et al.* 2013). Essa abordagem é interessante, pois leva em consideração as características ambientais e a posição espacial dos indivíduos e populações, geralmente distribuídos em paisagens ao longo de um gradiente de seleção. Nessa abordagem, algumas questões pertinentes a

serem trabalhadas são: quais são as consequências evolutivas para populações localizadas em ambientes altamente modificados (pós-fragmentação florestal, extirpação de polinizadores, corte seletivo de árvores)? Como varia o sistema reprodutivo, polinização e conectividade genética entre populações de acordo com variáveis da paisagem (*e.g.*, cobertura florestal, conectividade estrutural)?

O campo de genética da polinização é vasto e pode se beneficiar da integração entre diversas disciplinas (ecologia molecular, ecologia da polinização, genética da paisagem, botânica, comportamento animal, modelagem). Uma boa pesquisa vai depender da colaboração entre trabalho de campo (observacional e experimental), assim como do trabalho laboratorial. Mas, sobretudo, é essencial que a pesquisa seja fundamentada sobre uma base teórica e analítica adequada que permita não apenas descrever padrões, mas também compreender os mecanismos que geram esses padrões.

Referências bibliográficas

- Andrew, R.L.; Bernatchez, L.; Bonin, A.; Buerkle, C.A.; Carstens, B.C.; Emerson, B.C.; Garant, D.; Giraud, T.; Kane, N.C.; Rogers, S.M.; Slate, J.; Smith, H.; Sork, V.L.; Stone, G.N.; Vines, T.H.; Waits, L.; Widmer, A. & Rieseberg, L.H. 2013. A road map for molecular ecology. **Molecular Ecology**, 22, 2605-2626.
- Abbott, R.J.; James, J.K.; Milne, R.I. & Gillies, A.C. 2003. Plant introductions, hybridization and gene flow. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, 358, 1123-1132.
- Aldrich, P.R. & Hamrick, J.L. 1998. Reproductive dominance of pasture trees in a fragmented tropical forest mosaic. **Science**, 281, 103-105.
- Allendorf, F.W.; Hohenlohe, P.A. & Luikart, G. 2010. Genomics and the future of conservation genetics. **Nature Reviews Genetics**, 11, 697-709.
- Alves, R.M.; Artero, A.S.; Sebbenn, A.M. & Figueira, A. 2003. Mating system in a natural population of *Theobroma grandiflorum* Willd. ex Spreng. Schum., by microsatellite markers. **Genetics and Molecular Biology**, 26, 373-379.
- Ashley, M.V. 2010. Plant parentage, pollination, and dispersal: How DNA microsatellites have altered the landscape. **Critical Reviews in Plant Sciences**, 29, 148-161.
- Austerlitz, F.; Dick, C.W.; Dutech, C.; Klein, E.K.; Oddu-Muratorio, S.; Smouse, P.E. & Sork, V.L. 2004. Using genetic markers to estimate the pollen dispersal curve. **Molecular Ecology**, 13, 937-954.
- Austerlitz, F. & Smouse, P.E. 2001. Two-generation analysis of pollen flow across a landscape. II. Relation between Phift, pollen dispersal and interfemale distance. **Genetics**, 157, 851-857.
- Austerlitz, F. & Smouse, P.E. 2002. Two-generation analysis of pollen flow across a landscape. IV. Estimating the dispersal parameter. **Genetics**, 161, 355-363.
- Bittencourt, J.V.M. & Sebbenn, A.M. 2007. Patterns of pollen and seed dispersal in a small, fragmented population of the wind-pollinated tree *Araucaria angustifolia* in southern Brazil. **Heredity**, 99, 580-591.
- Bittencourt, J.V.M. & Sebbenn, A.M. 2008. Pollen movement within a continuous forest of wind-pollinated *Araucaria angustifolia*, inferred from paternity and TwoGENER analysis. **Conservation Genetics**, 9, 855-868.
- Bräutigam, A. & Gowik, U. 2010. What can next generation sequencing do for you? Next generation sequencing as a valuable tool in plant research. **Plant Biology**, 12, 831-841.
- Broquet, T. & Petit, E.J. 2009. Molecular estimation of dispersal for ecology and population genetics. **Annual Review of Ecology Evolution and Systematics**, 40, 193-216.
- Brown, A.H.D. & Allard, R.W. 1970. Estimation of the mating system in open-pollinated maize populations using isozyme polymorphisms. **Genetics**, 66, 133-145.
- Burczyk, J.; Adams, W.T.; Birkes, D.S. & Chybicki, I.J. 2006. Using genetic markers to directly estimate gene flow and reproductive success parameters in plants on the basis of naturally regenerated seedlings. **Genetics**, 173, 363-372.
- Campbell, D.R. 1991. Comparing Pollen Dispersal and Gene Flow in a Natural Population. **Evolution**, 45, 1965-1968.
- Canale, G.R.; Peres, C.A.; Guidorizzi, C.E.; Gatto, C.A.F. & Kierulff, M.C.M. 2012. Pervasive Defaunation of Forest Remnants in a Tropical Biodiversity Hotspot. **Plos One**, 7(8), e48671.
- Carneiro, F.D.S.; Degen, B.; Kanashiro, M.; de Lacerda, A.E.B. & Sebbenn, A.M. 2009. High levels of pollen dispersal detected through paternity analysis from a continuous *Symphonia globulifera* population in the Brazilian Amazon. **Forest Ecology and Management**, 258, 1260-1266.
- Carneiro, F.D.S.; Sebbenn, A.M.; Kanashiro, M. & Degen, B. 2007. Low interannual variation of mating system and gene flow of *Symphonia globulifera* in the Brazilian Amazon. **Biotropica**, 39, 628-636.

- Carneiro, F.D.S.; Lacerda, A.E.B.; Lemes, M.R.; Gribel, R.; Kanashiro, M.; Wadt, L.H.O. & Sebbenn, A.M. 2011. Effects of selective logging on the mating system and pollen dispersal of *Hymenaea courbaril* L. Leguminosae in the Eastern Brazilian Amazon as revealed by microsatellite analysis. **Forest Ecology and Management**, 262, 1758-1765.
- Charlesworth, D.; Morgan, M.T. & Charlesworth, B. 1990. Inbreeding Depression, Genetic Load, and the Evolution of Outcrossing Rates in a Multilocus System with No Linkage. **Evolution**, 44, 1469-1489.
- Chybicki, I.J. 2013. Note on the Applicability of the F-model in Analysis of Pollen Pool Heterogeneity. **Journal of Heredity**, 104, 578-585.
- Chybicki, I.J. & Burczyk, J. 2010a. NM plus: software implementing parentage-based models for estimating gene dispersal and mating patterns in plants. **Molecular Ecology Resources**, 10, 1071-1075.
- Chybicki, I.J. & Burczyk, J. 2010b. Realized gene flow within mixed stands of *Quercus robur* L. and *Q. petraea* Matt. L. revealed at the stage of naturally established seedling. **Molecular Ecology**, 19, 2137-2151.
- Clegg, M.T.; Kahler, A.L. & Allard, R.W. 1978. Estimation of life cycle components of selection in an experimental plant population. **Genetics**, 89, 765-792.
- Cloutier, D.; Kanashiro, M.; Ciampi, A.Y. & Schoen, D.J. 2007. Impacts of selective logging on inbreeding and gene dispersal in an Amazonian tree population of *Carapa guianensis* Aubl. **Molecular Ecology**, 16, 797-809.
- Collevatti, R.G. & Hay, J.D. 2011. Kin structure and genotype-dependent mortality: a study using the neotropical tree *Caryocar brasiliense*. **Journal of Ecology**, 99, 757-763.
- Conte, R.; Reis, M.S.; Mantovani, A. & Vencovsky, R. 2008. Genetic Structure and Mating System of *Euterpe edulis* Mart. Populations: A Comparative Analysis Using Microsatellite and Allozyme Markers. **Journal of Heredity**, 99, 476-482.
- Côrtes, M.C.; Uriarte, M.; Lemes, M.R.; Gribel, R.; Kress, W.J.; Smouse P.E. & Bruna, E.M. 2013. Low plant density enhances gene dispersal in the Amazonian understory herb *Heliconia acuminata*. **Molecular Ecology**, 22, 5716-5729.
- Davey, J.W. & Blaxter, M.L. 2011. RADSeq: next-generation population genetics. **Briefings in Functional Genomics**, 9: 416-423.
- Degen, B.; Blanc, L.; Caron, H.; Maggie, L.; Kremer, A. & Gourlet-Fleury, S. 2006. Impact of selective logging on genetic composition and demographic structure of four tropical tree species. **Biological Conservation**, 131, 386-401.
- De Lacerda, A.E.B.; Kanashiro, M. & Sebbenn, A.M. 2008. Long-pollen movement and deviation of random mating in a low-density continuous population of a tropical tree *Hymenaea courbaril* in the Brazilian Amazon. **Biotropica**, 40, 462-470.
- Dick, C.; Hardy, O.; Jones, F. & Petit, R. 2008. Spatial scales of pollen and seed-mediated gene flow in tropical rain forest trees. **Tropical Plant Biology**, 1, 20-33.
- Dick, C.W.; Etchelecu, G. & Austerlitz, F. 2003. Pollen dispersal of tropical trees *Dinizia excelsa*: Fabaceae by native insects and African honeybees in pristine and fragmented Amazonian rainforest. **Molecular Ecology**, 12, 753-764.
- Dow, B.D. & Ashley, M.V. 1996. Microsatellite analysis of seed dispersal and parentage of saplings in bur oak, *Quercus macrocarpa*. **Molecular Ecology**, 5, 615-627.
- Dow, B.D. & Ashley, M.V. 1998. High levels of gene flow in bur oak revealed by paternity analysis using microsatellites. **Journal of Heredity**, 89, 62-70.
- Dyer, R.J. 2009. Genetic Studio: a suite of programs for spatial analysis of genetic-marker data. **Molecular Ecology Resources**, 9, 110-113.
- Dyer, R.J.; Westfall, R.D.; Sork, V.L. & Smouse, P.E. 2004. Two-generation analysis of pollen flow across a landscape V: a stepwise approach for extracting factors contributing to pollen structure. **Heredity**, 92, 204-211.
- Eguiarte, L.E.; Burquez, A.; Rodriguez, J.; Martinez-Ramos M.; Sarukhan, J. & Pinero, D. 1993. Direct and indirect estimates of neighborhood and effective population size in a tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*. **Evolution**, 47, 75-87.
- Ellstrand, N.C. 2003. Current knowledge of gene flow in plants: implications for transgene flow. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, 358, 1163-1170.
- Ellstrand, N.C. & Marshall, D.L. 1985. Interpopulation gene flow by pollen in wild radish, *Raphanus sativus*. **American Naturalist**, 126, 606-616.
- Ellstrand, N.C.; Prentice, H.C. & Hancock, J.F. 1999. Gene Flow and Introgression from Domesticated Plants into Their Wild Relatives. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 30, 539-563.
- Elias, M.; Mühlen, G.S.; McKey, D.; Roa, A.C. & Tohme, J. 2004. Genetic diversity of traditional South American landraces of Cassava *Manihot esculenta* Crantz: An analysis using microsatellites. **Economic Botany**, 582, 242-256.
- Ennos, R. 1994. Estimating the relative rates of pollen and seed migration among plant populations. **Heredity** 72: 250-259.
- Excoffier, L.; Smouse, P.E. & Quattro, J.M. 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial - DNA restriction data. **Genetics**, 131, 479-491.

- Ferreira, T.G.T.; Penha, H.A.; Zucchi, M.I.; Santos, A.A.; Hanai, L.R.; Junqueira, N.; Braga, M.F.; Vencovsky, R. & Vieira, M.L.C. 2010. Outcrossing rate in sweet passion fruit based on molecular markers. **Plant Breeding**, 129, 727-730.
- Frankham, R.J.; Ballou, D. & Briscoe, D.A. 2008. **Fundamentos de Genética da Conservação**. Ribeirão Preto, Editora SBG, 259 pp.
- Futuyma, D.J. 2005. **Evolution**. 1ª.ed. Sunderland, Sinauer Associates Inc. 543pp.
- Fyfe, J.L. & Bailey, N.T.J. 1951. Plant breeding studies in leguminous forage crops. I. Natural crossbreeding in winter beans. **Journal Agric Science**, 41, 371-378.
- Gaino, A.P.S.C.; Silva, A.M.; Moraes, M.A.; Alves P.F.; Moraes M.L.T.; Freitas M.L.M. & Sebbenn A.M. 2010. Understanding the effects of isolation on seed and pollen flow, spatial genetic structure and effective population size of the dioecious tropical tree species *Myracrodruon urundeuva*. **Conservation Genetics**, 11, 1631-1643.
- García, C.; Jordano, P. & Godoy, J.A. 2007. Contemporary pollen and seed dispersal in a *Prunus mahaleb* population: patterns in distance and direction. **Molecular Ecology**, 16, 1947-1955.
- Gardner, M.G.; Fitch, A.J.; Bertozzi, T. & Lowe, A.J. 2011. Rise of the machines – recommendations for ecologists when using next generation sequencing for microsatellite development. **Molecular Ecology Resources**, 11, 1093-1101.
- Ghazoul, J. 2005. Pollen and seed dispersal among dispersed plants. **Biological Reviews**, 80, 413-443.
- Griffiths, A.J.; Wessler, S.R.; Lewontin, L.C. & Carroll, S.B. 2009. **Introdução à Genética**. 9a. ed. Rio de Janeiro, Guanabara Koogan, 774pp.
- Hadfield, J.D.; Richardson, D.S. & Burke, T. 2006. Towards unbiased parentage assignment: combining genetic, behavioural and spatial data in a Bayesian framework. **Molecular Ecology**, 15, 3715-3730.
- Hamrick, J.L.; Linhart, Y.B. & Mitton, J.B. 1979. Relationships between life history characteristics and electrophoretically-detectable genetic variation in plants. **Ann. Ver. Ecol. Syst**, 10, 173-200.
- Hamrick, J.L. & Godt, M.J.W. 1989. Allozyme diversity in plant species. In: Brown, A. H.D.; Clegg, M. T.; Kahler, A.L. & Weir, B. S. (eds.). **Plant population genetics, breeding and genetic resources**. Sunderland, Sinauer, 43-63pp.
- Hamrick, J.L. 1983. The distribution of genetic variation within and among natural plant populations. In: Schonewald-Cox, C.M.; Chambers, S.M.; MacBryde & B.; Thomas, W.L. [eds.]. **Genetics and Conservation: a Reference for managing wild animal and plant populations**. California, Benjamin/Cummings, Menlo Park, 335-48pp.
- Hamrick, J.L.; Murawski, D.A. & Nason, J.D. 1993. The influence of seed dispersal mechanisms on the genetic structure of tropical tree populations. **Vegetatio**, 108, 281-297.
- Hartl, D.L. 2008. **Princípios de Genética de População**. 3ª ed. Ribeirão Preto: FUNPEC-RP, 217pp.
- Hedrick, P.W. 2011. **Genetics of populations**. Burlington, Jones & Bartlett Publishers.
- Holsinger, K. & Weir, B. 2009. Genetics in geographically structured populations: defining, estimating and interpreting F_{ST} . **Nature Reviews Genetics**, 10, 639-650.
- Holtsford, T.P. & Ellstrand, N.C. 1992. Genetic and environmental variation in floral traits affecting outcrossing rate in *Clarkia tembloriensis* (Onagraceae). **Evolution**, 46, 216-225.
- Husband, B.C. & Schemske, D.W. 1996. Evolution of the Magnitude and Timing of Inbreeding Depression in Plants. **Evolution**, 50, 54-70.
- Jarvis, A.; Yeaman, S.; Guarino, L. & Tohme, J. 2005. The role of geographic analysis in locating, understanding, and using plant genetic diversity. In: Zimmer, E.A. & Roalson, E.H. (eds.). **Molecular Evolution: Producing the Biochemical Data, Part B**. San Diego, Elsevier Academic Press Inc, 279-298 pp.
- Jha, S. & Dick, C.W. 2010. Native bees mediate long-distance pollen dispersal in a shade coffee landscape mosaic. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, 107, 13760-13764.
- Jones, D.F. 1916. Natural cross-pollination in the tomato. **Science**, 43, 509-510.
- Jones, A.G.; Small, C.M.; Paczolt, K.A. & Ratterman, N.L. 2010. A practical guide to methods of parentage analysis. **Molecular Ecology Resources**, 10, 6-30.
- Jump, A.S. & Peñuelas, J. 2006. Genetic effects of chronic habitat fragmentation in a wind-pollinated tree. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 103, 8096-8100.
- Kalinowski, S.T.; Taper, M.L. & Marshall, T.C. 2007. Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment. **Molecular Ecology**, 16, 1099-1106.
- Karron, J.D.; Ivey, C.T.; Mitchell, R.J.; Whitehead, M.R.; Peakall, R. & Case, A.L. 2012. New perspectives on the evolution of plant mating systems. **Annals of Botany**, 109, 493-503.
- Kartzinel, T.R.; Shefferson, R.P. & Trapnell, D.W. 2013. Relative importance of pollen and seed dispersal across a Neotropical mountain landscape for an epiphytic orchid. **Molecular Ecology**, 22, 6048-6059.

- Kaufman, S.R.; Smouse, P.E. & Alvarez-Buylla, E.R. 1998. Pollen-mediated gene flow and differential male reproductive success in a tropical pioneer tree, *Cecropia obtusifolia* Bertol. Moraceae: a paternity analysis. **Heredity**, 81, 164-173.
- Kenta, T.; Isagi, Y.; Nakagawa, M.; Yamashita, M. & Nakashizuka, T. 2004. Variation in pollen dispersal between years with different pollination conditions in a tropical emergent tree. **Molecular Ecology**, 13, 3575-3584.
- Lande, R. & Schemske, D.W. 1985. The Evolution of Self-Fertilization and Inbreeding Depression in Plants. I. Genetic Models. **Evolution** 39: 24-40.
- Lander, T.A.; Boshier, D.H. & Harris, S.A. 2010. Fragmented but not isolated: contribution of single trees, small patches and long-distance pollen flow to genetic connectivity for *Gomortega keule*, an endangered Chilean tree. **Biological Conservation**, 143, 2583-2590.
- Largiadèr, C. 2007. Hybridization and Introgression Between Native and Alien Species. In: Nentwig, W. (ed.). **Biological Invasions**. Springer Berlin Heidelberg, 275-292 pp.
- Lemes, M.R.; Grattapaglia, D.; Grogan, J.; Proctor, J. & Gribel, R. 2007. Flexible mating system in a logged population of *Swietenia macrophylla* King Meliaceae: implications for the management of a threatened neotropical tree species. **Plant Ecology**, 192, 169-179.
- Lobo, J.A.; Quesada, M. & Stoner, K.E. 2005. Effects of pollination by bats on the mating system of *Ceiba pentandra* Bombacaceae populations in two tropical life zones in Costa Rica. **American Journal of Botany**, 92, 370-376.
- Loveless, M.D. & Hamrick, J.L. 1984. Ecological determinants of genetic-structure in plant-populations. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 15, 65-95.
- Lowe, A.J.; Boshier, D.; Ward, M.; Bacles, C.F.E. & Navarro, C. 2005. Genetic resource impacts of habitat loss and degradation; reconciling empirical evidence and predicted theory for Neotropical trees. **Heredity**, 95, 255-273.
- McCauley, D.E. 1994. Contrasting the distribution of chloroplast DNA and allozyme polymorphism among local populations of *Silene alba*: implications for studies of gene flow in plants. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, 91, 8127-8131.
- Manel, S.; Joost, S.; Epperson, B.K.; Holderegger, R.; Storfer, A.; Rosenberg, M.S.; Scribner, K.T.; Bonin, A. & Fortin, M.-J. 2010. Perspectives on the use of landscape genetics to detect genetic adaptive variation in the field. **Molecular Ecology**, 19, 3760-3772.
- Marshall, T.C.; Slate, J.; Kruuk, L.E.B. & Pemberton, J.M. 1998. Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations. **Molecular Ecology**, 7, 639-655.
- Meagher, T.R. & Thompson, E. 1987. Analysis of parentage for naturally established seedlings of *Chamaelirium luteum* (Liliaceae). **Ecology**, 68, 803-812.
- Marines, M.G.; Karasawa, M.M.G.; Vencovsky, R.; Silva, C.M.; Zucchi, M.I.; Oliveira, G.C.X. & Veasey, E.A. 2007. Mating system of Brazilian *Oryza glumaepatula* populations studied with microsatellite markers. **Annals of Botany**, 99, 245-253.
- Millar, M.A.; Byrne, M. & Coates, D.J. 2010. The maintenance of disparate levels of clonality, genetic diversity and genetic differentiation in disjunct subspecies of the rare *Banksia ionthocarpa*. **Molecular Ecology**, 19, 4217-4227.
- Moran, E.V. & Clark, J.S. 2011. Estimating seed and pollen movement in a monoecious plant: a hierarchical Bayesian approach integrating genetic and ecological data. **Molecular Ecology**, 20, 1248-1262.
- Murawski, D.A. & Gilbert, L.E. 1986. Pollen flow in *Psiguria warscewiczii*: a comparison of *Heliconius* butterflies and hummingbirds. **Oecologia**, 68, 161-167.
- Murawski, D.A.; Gunatilleke, I.A.U.N. & Bawas, K.S. 1994. The effects of selective logging on inbreeding in *Shorea megistophylla* Dipterocarpaceae from Sri Lanka. **Conserv. Biol.**, 8, 997-1002.
- Nason, J.D. 2002. La estructura genética de las poblaciones de árboles. In: Guariguta, M.R. & Kattan G.H. (eds.). **Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales**. Costa Rica, Libro Universitario Regional, 299-327pp.
- Neigel, J.E. 1997. A comparison of alternative strategies for estimating gene flow from genetic markers. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 28, 105-128.
- Nyblom, H. 2004. Comparison of different nuclear DNA markers for estimating intraspecific genetic diversity in plants. **Molecular Ecology**, 13, 1143-1155.
- Oddou-Muratorio, S.; Klein, E.K. & Austerlitz, F. 2005. Pollen flow in the wildservice tree, *Sorbus torminalis* L. Crantz. II. Pollen dispersal and heterogeneity in mating success inferred from parent-offspring analysis. **Molecular Ecology**, 14, 4441-4452.
- Ottewell, K.; Grey, E.; Castillo, F. & Karubian, J. 2012. The pollen dispersal kernel and mating system of an insect-pollinated tropical palm, *Oenocarpus bataua*. **Heredity**, 109, 332-339.
- Ouborg, N.J.; Pertoldi, C.; Loeschcke, V.; Bijlsma, R.K. & Hedrick, P.W. 2010. Conservation genetics in transition to conservation genomics. **Trends in Genetics**, 26, 177-187.
- Parra, V.; Vargas, C.F. & Eguiarte, L.E. 1993. Reproductive biology, pollen and seed dispersal, and neighborhood size in the hummingbird-pollinated *Echeveria gibbiflora* (Crassulaceae). **American Journal of Botany**, 80, 153-159.

- Peakall, R.; Ebert, D.; Scott, L.J.; Meagher, P.F. & Offord, C.A. 2003. Comparative genetic study confirms exceptionally low genetic variation in the ancient and endangered relictual conifer, *Wollemia nobilis* (Araucariaceae). **Molecular Ecology**, 12, 2331-2343.
- Peakall, R. & Smouse, P.E. 2006. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. **Molecular Ecology Notes**, 6, 288-295.
- Pemberton, J.M. 2008. Wild pedigrees: the way forward. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, 275, 613-621.
- Petit, R.J.; Duminil, J.; Fineschi, S.; Hampe, A.; Salvini, D. & Vendramin, G.G. 2005. Comparative organization of chloroplast, mitochondrial and nuclear diversity in plant populations. **Molecular Ecology**, 14, 689-701.
- Pujol, B.; David, P. & McKey, D. 2005. Microevolution in agricultural environments: How a traditional Amerindian farming practice favours heterozygosity in Cassava *Manihot esculenta* Crantz, Euphorbiaceae. **Ecology Letters**, 8, 138-147.
- Ramalho, M.A.P.; Santos, J.B.; Pinto, C.A.B.P.; Souza, E.A.; Gonçalves, F.M.A. & Souza, J.C. 2012. **Genética na agropecuária**. 5ª ed. Lavras, Editora UFLA, 565 pp.
- Raven, P.H.; Evert, R.F. & Eichhorn, S.E. 2001. **Biologia Vegetal**. 6ª ed. Rio de Janeiro, Guanabara Koogan, 908pp.
- Richards, A.J. 1997. **Plant Breeding Systems**. 2nd ed. London, Chapman & Hall, 544pp.
- Ridley, M. 2006. **Evolução**. 3ª ed. Porto Alegre, Editora Artmed.
- Ritland, K. & Jain, S.K. 1981. A model for the estimation of outcrossing rate and gene frequencies using independent loci. **Heredity**, 47, 35-52.
- Ritland, K. 1990. A series of FORTRAN computer programs for estimating plant mating systems. **Journal of Heredity**, 81, 235-237.
- Ritland, K. & Jain, S.K. 1981. A model for the estimation of outcrossing rate and gene frequencies using n independent loci. **Heredity**, 47, 35-52.
- Ritland, K. 2002. Extensions of models for the estimation of mating systems using n independent loci. **Heredity**, 88, 221-228.
- Robledo-Arnuncio, J.J.; Austerlitz, F. & Smouse, P.E. 2007. POLDISP: a software package for indirect estimation of contemporary pollen dispersal. **Molecular Ecology Notes**, 7, 763-766.
- Roels, S.A.B. & Kelly, J.K. 2011. Rapid evolution caused by pollinator loss in *Mimulus guttatus*. **Evolution**, 65, 2541-2552.
- Ruckelshaus, M.H. 1996. Estimation of Genetic Neighborhood Parameters from Pollen and Seed Dispersal in the Marine Angiosperm *Zostera marina* L. **Evolution**, 50, 856-864.
- Shaw, D.V.; Kahler, A.L. & Allard, R.W. 1980. A multilocus estimator of mating system parameters in plant populations. **Proc Nat Acad Sci**, 78, 1298-1302.
- Shimizu, K.K.; Kudoh, H. & Kobayashi, M.J. 2011. Plant sexual reproduction during climate change: gene function *in natura* studied by ecological and evolutionary systems biology. **Annals of Botany**, 108, 777-787.
- Silva, M.B.; Kanashiro, M.; Ciampi, A.Y.; Thompson, I. & Sebbenn, A.M. 2008. Genetic effects of selective logging and pollen gene flow in a low-density population of the dioecious tropical tree *Bagassa guianensis* in the Brazilian Amazon. **Forest Ecology and Management**, 255, 1548-1558.
- Sletvold, N.; Mousset, M.; Hagenblad, J.; Hansson, B. & Ågren, J. 2013. Strong inbreeding depression in two scandinavian populations of the self-incompatible perennial herb *Arabidopsis lyrata*. **Evolution**, 67, 2876-2888.
- Smouse, P.E.; Dyer, R.J.; Westfall, R.D. & Sork, V.L. 2001. Two-generation analysis of pollen flow across a landscape. I. Male gamete heterogeneity among females. **Evolution**, 55, 260-271.
- Smouse, P.E. & Sork, V.L. 2004. Measuring pollen flow in forest trees: an exposition of alternative approaches. **Forest Ecology and Management**, 197, 21-38.
- Sork, V.L.; Nason, J.; Campbell, D.R. & Fernandez, J.F. 1999. Landscape approaches to historical and contemporary gene flow in plants. **Trends in Ecology & Evolution**, 14, 219-224.
- Sork, V.L. & Smouse, P.E. 2006. Genetic analysis of landscape connectivity in tree populations. **Landscape ecology** 21: 821-836.
- Sork, V.L.; Aitken, S.N.; Dyer, R.J.; Eckert, A.J.; Legendre, P. & Neale, D.B. 2013. Putting the landscape into the genomics of trees: approaches for understanding local adaptation and population responses to changing climate. **Tree Genetics & Genomes**, 9, 901-911.
- Stacy, E.A.; Hamrick, J.L.; Nason, J.D.; Hubbell, S.P.; Foster, R.B. & Condit, R. 1996. Pollen dispersal in low-density populations of three neotropical tree species. **American Naturalist**, 148, 275-298.
- Streiff, R.; Ducouso, A.; Lexer, C.; Steinkellner, H.; Gloessl, J.; Kremmer A. 1999. Pollen dispersal inferred from paternity analysis in a mixed oak stand of *Quercus robur* L. and *Q. petraea* Matt. Liebl. **Molecular Ecology**, 8, 831-841.
- Tarazi, R.; Moreno, M.A.; Gandara, F.B.; Ferraz, E.M.; Moraes, M.L.T.; Vinson, C.C.; Ciampi, A.Y.; Vencovsky, R. & Kageyama, P.Y. 2010. High levels of genetic differentiation and selfing in the Brazilian cerrado fruit tree *Dipteryx alata* Vog. Fabaceae. **Genetics and Molecular Biology**, 33, 78-85.
- Tautz, D.; Ellegren, H. & Weigel, D. 2010. Next generation molecular ecology. **Molecular Ecology**, 19, 1-3.

- Team, R.D.C. 2011. **R: a language and environment for statistical computing**. Vienna, Austria, Foundation for Statistical Computing.
- Telles, M.P.C.; Coelho, A.S.G.; Chaves, L.J.; Diniz-Filho, J.A.F. & Valva, F.A. 2003. Genetic diversity and population structure of *Eugenia dysenterica* DC. "cagaitera" - Myrtaceae in Central Brazil: Spatial analysis and implications for conservation and management. **Conservation Genetics**, 4, 685-695.
- Ward, M.; Dick, C.W.; Gribel, R. & Lowe, A.J. 2005. To self, or not to self[hellip] A review of outcrossing and pollen-mediated gene flow in neotropical trees. **Heredity**, 95, 246-254.
- White, G.M.; Boshier, D.H. & Powell, W. 2002. Increased pollen flow counteracts fragmentation in a tropical dry forest: An example from *Swietenia humilis* Zuccarini. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, 99, 2038-2042.
- Whitmore, T.C. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. In: Laurance, W.F. & Bierregaard, R.O. (eds.). **Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities**. Chicago, University of Chicago Press, 3-12 pp.
- Wright, S. 1946. Isolation by distance under diverse systems of mating. **Genetics**, 31, 39.

Glossário

Alelos – formas variantes de um gene localizadas em um mesmo locus de cromossomos homólogos do genoma das espécies. Em genética de populações também são formas variantes de uma determinada sequência, marcador molecular ou, ainda, de uma mesma posição nucleotídica.

Autoincompatibilidade gametofítica – a autoincompatibilidade (AI) é a incapacidade de uma planta fértil formar sementes quando fertilizada por seu próprio pólen. É um mecanismo fisiológico, com base genética, que promove a alogamia. Na autoincompatibilidade gametofítica, os tubos polínicos só irão crescer e só irá ocorrer fecundação se o alelo presente no grão de pólen não estiver presente no tecido diploide do estilete.

Autoincompatibilidade esporofítica – na autoincompatibilidade esporofítica, a especificidade do pólen é determinada pelo genótipo diploide do esporófito,

isto é, da planta-mãe. Portanto, o que determinará a ocorrência ou não de AI não será o alelo que o pólen carrega, mas, sim, os alelos presentes no tecido diploide da planta.

Deriva – flutuação aleatória nas frequências alélicas de uma população com o passar das gerações, devido aos efeitos da amostragem aleatória.

Exocruzamentos – em genética de populações, é o oposto do endocruzamento, ou seja, cruzamento entre indivíduos geneticamente não aparentados ou distantemente aparentados.

F_{st} (ou análogos) – A estimativa de F_{st} é a proporção da variância genética entre populações dentro de uma região em relação à variância total (revisão em Holsinger & Weir 2009). Os índices de fixação F_{st} e seus análogos (G_{st} , R_{st}) variam de 0 (panmixia entre todas as subpopulações) a 1 (completo isolamento entre subpopulações). Nesse caso, valores de F_{st} iguais a zero indicam que não há diferenciação entre grupos, sugerindo que a classificação, *a priori*, de subpopulações é arbitrária e apenas representa uma amostra do conjunto genético total.

Genótipo – conjunto de alelos para um mesmo locus apresentado por um indivíduo.

Haplótipo – conjunto de um dos alelos revelados pela genotipagem para todos os marcadores moleculares microsatélites, considerados um único bloco, e que representam os alelos herdados de uma das linhagens parentais. Para marcadores cloroplastidiais, é o conjunto de alelos revelados por todos os marcadores avaliados.

Locus – referente a uma determinada posição ao longo do genoma.

Marcadores codominantes – marcadores moleculares são definidos como todo e qualquer fenótipo molecular oriundo de um gene expresso ou de um segmento específico de DNA (correspondente a regiões expressas ou não do genoma). Os marcadores codominantes conseguem distinguir o genótipo heterozigótico do homozigótico dominante.

Migração – em genética populacional, a migração, o movimento (permanente) de genes para dentro ou fora de uma população.

Mutações gênicas – quando o DNA parental é copiado para formar nova molécula, normalmente ele é copiado com exatidão. Mutação é qualquer mudança na nova molécula de DNA em relação à molécula parental. As mutações podem alterar uma única base ou nucleotídeos, ou curtos segmentos de bases.

Ploidia – a ploidia pode ser definida como número de pares de cromossomos homólogos (cromossomos que têm informação para os mesmos genes e têm o mesmo tamanho) que cada célula apresenta.

Seleção – sobrevivência e reprodução diferencial entre indivíduos dentro de populações de uma mesma espécie.

Síndrome de polinização – conjunto de características morfológicas, anatômicas e químicas que estão relacionadas com a forma e o comportamento do agente polinizador.

Tamanho efetivo da vizinhança reprodutiva – tamanho efetivo da vizinhança reprodutiva (N_b): representado pela área em que as plantas parentais de uma unidade pan-mítica dentro de uma população podem ser amostradas aleatoriamente. O centro da área é localizado em uma planta-mãe determinada. Também se pode estimar o número efetivo de parentais dentro da vizinhança reprodutiva (N_{ep}).



Foto: Márcia Maués

* Capítulo 21 *

Economia e polinização: custos, ameaças e alternativas

Márcia Motta Maués

Embrapa Amazônia Oriental, Laboratório de Entomologia – Trav. Dr. Enéas Pinheiro, s/n – CEP: 66095-105 – Belém-PA – Brasil.
e-mail: marcia.maués@embrapa.br

A polinização é um dos serviços ambientais essenciais para o bem-estar do homem, pois um terço dos principais produtos agrícolas que consumimos depende da ação dos polinizadores. Os requerimentos específicos de polinização e a proporção de autopolinização ou polinização cruzada variam de acordo com as espécies vegetais ou variedades cultivadas. Entre os agentes polinizadores, as abelhas se destacam por dominarem a polinização em áreas agrícolas, e muito se tem discutido sobre o possível declínio de suas populações naturais devido a uma série de fatores ambientais, fitossanitários e de manejo inadequado. A abordagem mais recente sobre a valoração dos serviços prestados pelos polinizadores estimou em €153 bilhões por ano, ou 9,5% de toda produção agrícola mundial, e, se for calculada a perda de excedente para os consumidores em termos de bem-estar da população, esses valores estariam entre €190 e €310 bilhões respectivamente. Estudos advertem que na ausência de polinizadores, haveria um impacto de 3% a 8% de decréscimo na produção agrícola mundial, afetando sua quantidade e diversidade. A pressão pela abertura de novas áreas agrícolas como forma de compensar o déficit de polinizadores aumentaria a fragmentação do *habitat*, causando inúmeros impactos negativos para esses animais. Para que haja uma população viável de agentes polinizadores nas áreas cultivadas, é importante haver fontes de povoamento desses agentes nas redondezas e condições favoráveis para que esses animais permaneçam nas proximidades dos plantios.

A importância da polinização

A polinização é um dos serviços ambientais fundamentais para o homem, uma vez que um terço dos principais produtos agrícolas que fazem parte direta ou indiretamente da alimentação humana depende da ação dos polinizadores (McGregor 1976; Klein *et al.* 2007). Espécies vegetais de importância econômica podem ser autoférteis (autocompatíveis), produzindo frutos e sementes com seu próprio pólen por meio de autofertilização, autoestéreis (autoincompatíveis), necessitando receber pólen de outras plantas da mesma espécie em um processo chamado de polinização cruzada, ou, ainda, não depender da fertilização para o desenvolvimento dos frutos, produzindo-os quase sempre sem sementes, de forma natural ou artificialmente induzida (partenocárpicas). Determinadas espécies autocompatíveis são polinizadas automaticamente com pólen de suas flores (autopolinização), mas muitas vezes a estrutura morfológica das flores apresenta barreiras, impedindo que o pólen seja naturalmente transferido das anteras ao estigma da mesma flor sem a intervenção de agentes externos, aqui representados pelos polinizadores, que podem ser abióticos (vento, água e gravidade) e/ou bióticos (animais). Além disso, as plantas autoférteis podem produzir frutos ou sementes em maior quantidade e com melhor qualidade quando recebem a polinização cruzada e não somente a autopolinização (Free 1993). No caso das plantas autoestéreis, elas dependem integralmente dos polinizadores para atuarem como mediadores do transporte de pólen necessário à fecundação e à formação de frutos e sementes viáveis, uma vez que, na condição de indivíduos sésseis, as plantas não podem, por si sós, buscar seus parceiros sexuais como fazem os animais.

As interações planta/polinizador podem ser consideradas as mais importantes do ponto de vista

econômico, entre todas as interações planta/animal (Kearns *et al.* 1998), já que promovem a diversidade genética vegetal, incrementando a resiliência dos ecossistemas terrestres, além de proverem benefícios na produção de alimentos, fibras e medicamentos (através dos princípios ativos encontrados nas plantas) (Millenium Ecosystem Assessment 2005). Das cerca de 352 mil espécies válidas de angiospermas no mundo, um total de 308.006 espécies, que representam 87,5% daquele conjunto, depende dos agentes de polinização para se reproduzir, e esse número irá variar entre 78% nas comunidades distribuídas em zonas temperadas e 94% nas comunidades tropicais (Ollerton *et al.* 2011). Considerando apenas as plantas cultivadas polinizadas por animais, Roubik (1995) aponta que 70% de um total de 1.330 cultivos nas regiões tropicais produzem frutos e sementes em maior quantidade e com melhor qualidade, enquanto na Europa 85% de duzentos e sessenta e quatro cultivos também são beneficiados pelos serviços prestados pelos polinizadores (Williams 1994). Esses números são confirmados pelo trabalho feito por Klein *et al.* (2007) sobre a importância dos polinizadores para os principais cultivos agrícolas listados pela Food and Agriculture Organization (FAO) até 2004 em duzentos países, representando até 99% da produção total de alimentos no mundo (cento e trinta e sete culturas), mostrando que oitenta e sete (63%) dos frutos, vegetais e sementes consumidos pelo homem são dependentes ou beneficiados pelos polinizadores, e outros vinte e oito (20%) dependem da polinização abiótica, restando apenas 17% de plantas que não dependem da polinização cruzada, aqui incluídas plantas partenocárpicas e autógamias.

Por outro lado, ao se comparar a produção global de alimentos em volume, observa-se que “tão somente” 35% (um terço) dependem da ação dos polinizadores (Klein *et al.* 2007). Há quase quarenta

anos, McGregor (1976) listou doze cultivos como responsáveis por 90% de todo o alimento consumido no mundo, incluindo cereais como arroz, trigo, milho, sorgo, milheto, centeio e cevada; tubérculos como batata, batata-doce, mandioca; e frutas como banana e coco. Uma vez que os grãos são polinizados pelo vento ou produzidos por autopolinização – o coqueiro é uma planta ambófila (polinizada pelo vento e por insetos) e as outras plantas são propagadas assexuadamente ou por paternocarpia –, aparentemente a polinização entomófila pouco contribuiria para suprir a demanda por alimento no mundo. Porém nem só de grãos, batata, mandioca, banana e coco vive o homem. Para uma vida saudável recomenda-se que tenhamos uma alimentação balanceada e, para atender ao bem-estar do homem, promover hábitos alimentares diversificados e garantir riqueza gastronômica regional, nossa dieta reúne grãos, frutas, vegetais, legumes, especiarias, oleaginosas, além da proteína animal, que indiretamente dependem de plantas beneficiadas pelos polinizadores. A diversidade de alimentos que colocamos na mesa corre riscos se houver um declínio nas populações de polinizadores (Steffen-Dewenter *et al.* 2005). A abordagem mais recente sobre a valoração dos serviços prestados por estes agentes está estimada em €153 bilhões por ano, ou 9,5% de toda a produção agrícola mundial (Gallai *et al.* 2009), e se for calculada a perda de excedente para os consumidores em termos de bem-estar da população, esses valores estariam entre €190 e €310 bilhões com base na elasticidade média dos preços de 1,5 a 0,8, respectivamente (ou seja, o quanto seria pago pelo homem para substituir os serviços que são prestados sem custo monetário pelos polinizadores). Os autores mencionam ainda que, para se produzir uma tonelada de alimento nas culturas que não dependem da polinização entomófila, o custo é de €151 bilhões, enquanto naquelas dependentes dos polinizadores o valor estimado

é de €761 bilhões em média, ou seja, cinco vezes mais. Numa situação hipotética de ausência total de polinizadores, haveria um impacto de 3% a 8% de decréscimo na produção agrícola mundial, afetando a quantidade e diversidade, de acordo com uma análise de quarenta e seis anos de dados sobre oitenta e sete plantas cultivadas (Aizen *et al.* 2009). Além disso, haveria uma pressão para ampliação de áreas agrícolas como forma de compensar o *deficit* de polinizadores, causando maiores impactos em nível de comunidades e fragmentação do *habitat*.

Os requerimentos específicos de polinização e a proporção de autopolinização ou polinização cruzada variam de acordo com as espécies vegetais ou variedades. Juntamente com a fitossanidade, a polinização adequada é condição *sine qua non* para garantir a boa produtividade e proporcionar maior ou menor recompensa ao produtor. Assim, qualquer declínio na abundância dos polinizadores pode comprometer a produção agrícola global e a integridade dos ecossistemas naturais, levando a prejuízos incomensuráveis (Kearns *et al.* 1998; Kremen & Ricketts 2000).

O papel dos polinizadores na agricultura

Segundo a FAO (2004), aproximadamente 73% das espécies vegetais cultivadas no mundo são polinizadas por alguma espécie de abelha, 19% por moscas, 6,5% por morcegos, 5% por vespas, 5% por besouros, 4% por pássaros e 4% por borboletas e mariposas.

Em escala global, a abelha-europeia ou abelha-melífera, *Apis mellifera* Linnaeus 1758, vinha sendo considerada a principal responsável pela polinização de plantas agrícolas (Free 1993; McGregor 1976; Corbett *et al.* 1991). Porém, mais recentemente, diversos autores vêm contestando essa afirmação, pois

novos estudos revelaram que a grande diversidade de abelhas silvestres sociais, como as mamangavas do gênero *Bombus* e as abelhas indígenas sem ferrão (Apidae: Meliponina), bem como as abelhas solitárias dos gêneros *Xylocopa*, *Osmia*, *Nomia*, *Megachile*, *Epicharis*, *Peponapis*, *Centris*, entre outros, são, de fato, os principais polinizadores de plantas cultivadas e naturais (Kremen 2005; Potts *et al.* 2010; Ollerton *et al.* 2012). A grande vantagem da *A. mellifera* em relação à maioria das outras abelhas é a sua criação racional, o que facilita o manejo e o uso na polinização, além do aproveitamento dos produtos da colmeia – mel, pólen, própolis (Free 1993). Entretanto seu papel na polinização pode estar sendo superestimado, como apontado por Ollerton *et al.* (2012), com base nos estudos realizados por Breeze *et al.* (2011) no Reino Unido. No Brasil, onde *A. mellifera* é uma espécie exótica conhecida pelo nome de abelha-africanizada, abelha-europa ou abelha melífera, apesar de sua enorme contribuição para a polinização de diversas culturas igualmente não nativas como a maçã (*Malus domestica* Linnaeus) (Fig. 21.1 E), a laranja (*Citrus sinensis* [Linnaeus] Osbeck), o melão (*Cucumis melo* Linnaeus) e a canola (*Brassica napus* Linnaeus e *Brassica rapa* Linnaeus) (De Jong *et al.* 2006; Gonçalves & De Jong 2007), seu papel na polinização de plantas nativas é controverso, pois, como esta abelha foi introduzida, não foram estabelecidas as legítimas interações planta-polinizador esperadas para indivíduos que evoluíram juntos.

As abelhas representam uma enorme diversidade de espécies (cerca de 20 mil), de comportamento e níveis de sociabilidade (Michener 2000). Além do uso em larga escala da abelha melífera (*A. mellifera*), o manejo de abelhas silvestres para fins de incremento de produção agrícola é uma atividade recente, que vem sendo incentivada desde a década de 1970, como relatado por Bohart (1972), que a descrevia como

um novo tipo de negócio da indústria entomológica, prevendo um giro de até U\$ 1.000.000,00 por ano entre gastos e benefícios.

Na região Neotropical as abelhas que têm sido criadas desde a época pré-colombiana são as abelhas indígenas sem ferrão, ou meliponíneos (Apidae, Meliponina) (Posey 1986). Seu papel na polinização das angiospermas é indiscutível, com grande participação na polinização de plantas agrícolas (Heard 1999), e sua eficiência está relacionada à interdependência entre essas abelhas e os recursos florais ofertados, como néctar, pólen, resina, óleo, auxiliada pelas adaptações morfológicas para exploração desses recursos, sua fisiologia e comportamento (Silveira *et al.* 2002). O uso das abelhas sem ferrão, apesar de incipiente, já demonstra grande potencial. A espécie *Scaptotrigona mexicana* (Guérin-Meneville, 1845) tem sido usada para a polinização do abacate (*Persea americana* Miller) no México, na Austrália e em Israel, para onde é exportada (Imperatriz-Fonseca 2005). No Brasil e Japão, a irai (*Nannotrigona testaceicornis* [Lepeletier, 1836]) e a jataí (*Tetragonisca angustula* [Latreille, 1811]) são utilizadas em cultivos protegidos de morango (*Fragaria X ananassa* Duch.) (Maeta *et al.* 1992; Malagodi-Braga & Kleinert 2004; Antunes *et al.* 2007). A jandaíra (*Melipona subnitida* Ducke, 1910) e a boca-de-sapo (*Partamona cupira* [Smith, 1863]) já foram também usadas com sucesso na polinização de pomares de goiaba (*Psidium guajava* Linnaeus) (Alves & Freitas 2006).

Iniciativas para a criação de mamangavas europeias do gênero *Bombus* na Nova Zelândia datam de 1880, com a introdução de colônias em cultivos de trevo (*Rhizobium trifolii* Dangeard) com ótimos resultados (Bohart 1972). Abelhas do gênero *Bombus* polinizam mais de vinte e cinco espécies de plantas cultivadas no mundo todo, incluindo mirtilo, oxico-co, morango, ameixa, melão, melancia, abobrinha,



Figura 21.1 Polinizadores de plantas cultivadas: (A) *Apis mellifera* L. visitando flor de cajueiro (*Anacardium occidentale*). (B) *Centris* sp. em aproximação à flor de aceroleira (*Malpighia emarginata*). (C) *Xylocopa frontalis* visitando a flor do maracujazeiro (*Passiflora edulis*). (D) *Apis mellifera* em flor de soja (*Glicine max*). (E) *Apis mellifera* em flor de macieira (*Malus domestica*). (F) *Melipona subnitida* em flor de urucuzeiro (*Bixa orellana*). A, B, C e F: crédito de Breno M. Freitas. D: crédito de Marcelo Milfont. E: crédito de Rodrigo Rocha.

pimentão, tomate, alfaça, trevo, algodão e girassol (Evans 2010). Como se adaptam muito bem em casas de vegetação, já existem empresas que comercializam colônias de *Bombus impatiens* Cresson, 1863, *B. terrestris* Linnaeus, 1758 e *B. occidentalis* Greene, 1858, para uso nessas condições, mas a falta de cuidados para evitar que essas abelhas escapem dos ambientes protegidos e passem a colonizar na natureza tem levado a situações que as tornaram espécies invasoras. O primeiro registro de *B. terrestris* na Argentina está relacionado à importação dessas abelhas pelo Chile em 1998. De alguma forma elas escaparam e colonizaram livremente, atravessando a cordilheira dos Andes e chegando até a Patagônia, em 2006 (Torretta *et al.* 2006), onde competem por recursos florais com as abelhas nativas, tendo a grande vantagem de se adaptarem a temperaturas que variam entre -10°C e 32°C e não dependerem da radiação solar para forragear, sendo capazes de coletar recursos florais até mesmo em dias nublados ou chuvosos (Winter *et al.* 2006). Saraiva *et al.* (2012) traçaram as rotas possíveis para migração dessa espécie na América do Sul, especialmente no Brasil, e o cenário mostra que os estados das regiões Sul e Sudeste podem ser perfeitamente colonizados por essa espécie. Ainda não há metodologias bem estabelecidas para o manejo de espécies nativas de *Bombus* no Brasil, onde existem seis espécies, todas pertencentes ao subgênero *Fervidobombus*: *atratus* Franklin, 1913, *bellicosus* Smith, 1879, *brasiliensis* Lepeletier, 1836, *brevivillus* Franklin, 1913, *morio* (Swederus, 1787) e *transversalis* (Olivier, 1789) (Moure & Sakagami 1962).

Entre as abelhas solitárias, os polinizadores de alfaça (*Medicago sativa*) são abelhas gregárias das espécies *Megachile rotundata* (Fabricius, 1793) e *Nomia melanderi* Cockerell, 1906 que constroem seus ninhos escavando o solo, sendo muito exigentes quanto

ao tipo e às condições de solo, aceitando nidificar apenas em solos aerados, ligeiramente úmidos, sem camada superficial de sal e em áreas com cobertura vegetal esparsa ou ausente. Sua distribuição geográfica abrange parte dos EUA e do México, não ocorrendo no Brasil (Free 1993). Algumas práticas vêm sendo adotadas por produtores de alfaça, entre as quais a preservação de locais de nidificação naturais próximos aos seus cultivos, o estabelecimento de plantios nas vizinhanças de agregações de ninhos naturais, a manutenção de áreas limpas no entorno das áreas cultivadas para incentivar a nidificação espontânea, ou mesmo a criação de locais artificiais de nidificação, escavando grandes segmentos de solo inadequados para a nidificação dessas abelhas ou substituindo-os por materiais favoráveis à nidificação (O'Toole & Raw 1991; Free 1993; Cane 2008).

No Japão e nos EUA, as abelhas cortadeiras do gênero *Osmia* são manejadas para a polinização de amêndoa (*Prunus amygdalus* Batsch), cereja (*Prunus avium* L.), ameixa (*Prunus domestica* L.), pera (*Pyrus communis* L.) e maçã (*Malus domestica* Borkh) (Torchio 1976; 1979; 1984; Bosch & Kemp 1999).

No Brasil, as abelhas solitárias, como as dos gêneros *Xylocopa*, *Epicharis*, *Eulaema* e *Centris*, são polinizadores muito importantes do cajueiro (*Anacardium occidentale* Linnaeus) (Fig. 21.1 A), muricizeiro (*Byrsonima crassifolia* [Linnaeus] Rich) e aceroleira (*Malpighia emarginata* DC) (Fig. 21.2 B) (Freitas & Pereira 2004; Vilhena & Augusto 2007), bem como do maracujazeiro (*Passiflora* spp.) (Fig. 21.1 C) (Freitas & Oliveira-Filho 2003) e da castanheira-do-brasil (*Bertholletia excelsa* Bonpland) (Figs. 21.3 A-C) (Maués 2002; Cavalcante *et al.* 2012). O manejo de *Centris* e *Xylocopa* para a polinização de muricizeiro e aceroleira, como proposto por Buchmann (2004), já foi comprovado com estudos experimentais (Magalhães & Freitas 2013) apenas

em plantios de aceroleira, mas não há registros de sua utilização por agricultores. As áreas cultivadas com castanheira-do-brasil ainda são escassas e restritas ao bioma Amazônia. O cumprimento da lei sobre a proteção da vegetação nativa (Lei nº 12.651/2012), com área de reserva legal de 80% na propriedade rural e não mais que 20% de área agricultável, além de cuidados como intercalar blocos de plantio com faixas de vegetação nativa, como observado na Fazenda Aruanã (Itacoatiara, AM), é suficiente para manter elevada riqueza de polinizadores, com até dezesseis espécies de polinizadores (Cavalcante *et al.* 2012).

Uma análise realizada por Freitas & Nunes-Silva (2012) nas bases de dados do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE) identificou que as principais plantas cultivadas no Brasil atualmente são o tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill), que vem sendo produzido em 90% dos estados brasileiros, seguido por mamão (*Carica papaya* Linnaeus), limão (*Citrus* spp.), laranja (*C. sinensis*), feijão (*Phaseolus* spp.), melancia (*Citrullus* spp.), maracujá (*Passiflora* spp.), goiaba (*Psidium* *gayana*), manga (*Mangifera indica* Linnaeus), soja (*Glycine max* Linnaeus), coco-da-bahia (*Cocos nucifera* Linnaeus), urucum (*Bixa orellana* Linnaeus) (Fig. 21.1 F), abacate (*Persea americana* Mill.), uva (*Vitis* spp.), café (*Coffea* spp.), algodão herbáceo (*Gossypium hirsutum* [L.] Merrill) e mamona (*Ricinus communis* Linnaeus), cujas safras variaram entre 35 milhões de toneladas (feijão) a 147 mil toneladas (abacate) nos anos de 2008 a 2009. Quase todas essas culturas dependem da polinização cruzada (exceto a soja e a mamona, que têm diferentes níveis de autofecundação) mediada principalmente por abelhas, portanto sua presença é imprescindível para garantir ou melhorar a safra agrícola (Free 1993; Nunes-Silva *et al.* 2010; Rizzardo *et al.* 2012, Milfont *et al.* 2013).

Na falta de condições e oportunidades para o manejo racional de colônias, práticas amigáveis à conservação dos polinizadores nativos, que incluam a manutenção de áreas de vegetação natural em Reservas Legais (RLs) e Áreas de Proteção Permanente (APPs), como preconizado na lei sobre a proteção da vegetação nativa (Imperatriz-Fonseca & Nunes-Silva 2010), são medidas que contribuem para o sucesso da polinização em agroecossistemas.

Apesar de a maioria das plantas cultivadas ser polinizada por abelhas, existem plantas de grande importância econômica mundial cujos polinizadores são outros insetos, como é o caso do cacau (*Theobroma cacao* Linnaeus) e do dendê ou óleo de palma (*Elaeis guineensis* Jacq.).

O cacaueiro tem flores diminutas e caulífloras (Fig. 21.4 A) e seus frutos (Fig. 21.4 B) são apreciados no mundo inteiro por serem usados para a fabricação do chocolate. Os principais polinizadores são pequenos insetos das famílias Forcypomidae (*Forcipomyia quasiingrami* Macfie, 1939 e *Lasiohela nana* Macfie, 1939) e Cecydomiidae, com a esporádica participação de outros insetos, como formigas (*Crematogaster* spp.), afídeos (*Aphis gossypii* Glover, 1877 e *Toxoptera* spp.), tripses (*Frankliniella parvula* Hood) e abelhas silvestres (McGregor 1976; Young 1994). Para Klein *et al.* (2007), o cacaueiro está entre as treze principais plantas cultivadas em escala mundial que podem sofrer perdas de até 90% na ausência dos polinizadores. A fragmentação do *habitat* é apontada por Kevan & Philips (2001) como uma das causas do *deficit* de polinização em plantios de cacau, ressaltando a importância da integridade da paisagem como fonte de povoamento dos polinizadores. Entretanto Frimpong *et al.* (2011) discordam baseados em um estudo que avaliou a dinâmica de polinizadores em plantios de cacau com base familiar situados em um cinturão de floresta semidecídua em Gana. De acordo com



Figura 21.2 Polinização do híbrido entre *Elaeis guineenses* e *Elaeis oleifera*: (A) Polinização assistida. (B) Planta adulta com inflorescência protegida. (C) Cacho com frutos em desenvolvimento. Créditos: Márcia M. Maués.



Figura 21.3 Principais polinizadores da castanheira-do-brasil (*Bertholletia excelsa*): (A) *Xylocopa frontalis*, (B) *Eulaema mocsaryi* e frutos (C). A e C: crédito de Márcia M. Maués. B: crédito de Marcelo. C: Cavalcante.

esses autores, não houve diferenças na população de polinizadores ou na formação de frutos entre plantios com maior ou menor proximidade de áreas de floresta, ao contrário do registrado nos plantios de cacau consorciados com banana, mostrando que a existência de locais adequados à criação de ceratopogonídeos dentro dos plantios é mais importante que no entorno.

E. guineensis é uma palmeira monoica, de origem africana, totalmente dependente da polinização cruzada (Adam *et al.* 2005). Na República dos Camarões, onde o dendê é nativo, a produção de cachos é satisfatória e os principais polinizadores são curculionídeos dos gêneros *Elaeidobius* (p.ex., *E. kamerunicus* Faust 1878; *E. subvittatus* Faust, 1898; *E. plagiatus* [Fähræus, 1844]; *E. singularis* [Faust,

1898]], nitidulídeos do gênero *Microporum* e um estafilínídeo do gênero *Atheta* spp. (Syied 1979). Na região neotropical, Mariau & Genty (1988) demonstraram que os principais polinizadores pertencem às famílias Nitidulidae (*Mystrops costaricensis* Gillogly 1972) e Curculionidae (*Elaeidobius subvittatus*), esta provavelmente introduzida neste continente no século XVI.

Quando o dendê foi introduzido no Brasil, foi constatado *deficit* de polinização pela ausência dos polinizadores legítimos. Em 1985, a Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa) Amazônia Oriental liderou um programa de introdução dos polinizadores de dendê nos estados do Pará, Amapá e Amazonas, com as espécies *Elaeidobius plagiatus*, *E. kamerunicus* e *E. singularis* que foram trazidas da África para complementar o trabalho da espécie *E. subvittatus* já existente aqui. Esta iniciativa foi replicada pela Comissão Executiva do Plano da Lavoura Cacaueira (CEPLAC) em 1994, no estado da Bahia

e, dez anos depois, foi feita uma avaliação da taxa de fecundação dos dendezeiros, determinando-se flutuação populacional, distribuição espacial, influência de fatores meteorológicos sobre *E. kamerunicus* e *E. subvittatus*, comportamento de visitas e fluxo de pólen mediado por estes curculionídeos polinizadores (Moura *et al.* 2008). Observou-se que, nas áreas onde prevalece *E. kamerunicus*, a taxa de polinização é 19% maior do que naquelas onde *E. subvittatus* predomina, comprovando o efeito benéfico da introdução desses curculionídeos nos plantios. Hoje em dia a introdução de espécies exóticas tem regulamentação específica para minimizar possíveis impactos ao meio ambiente (Decreto 4.339, de 22/08/2002, e artigo 31 da Lei 9.605/1998).

Há quase vinte anos, entretanto, as plantações de dendê foram acometidas por uma enfermidade chamada amarelecimento fatal (AF) que provoca o amarelecimento dos folíolos basais das folhas mais jovens, resultando na seca total da planta e sua morte

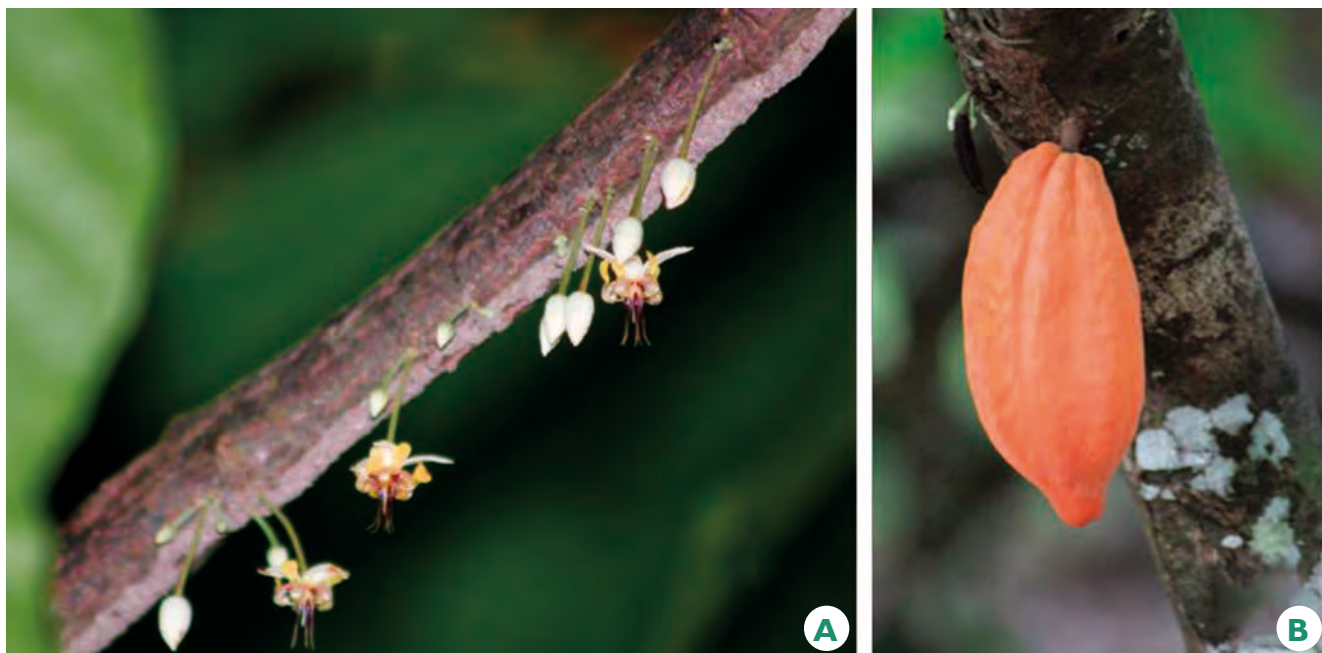


Figura 21.4 (A) Flores hermafroditas e caulifloras de cacau (*Theobroma cacao*). (B) Fruto maduro de cacau. Créditos: Márcia M. Maués.

(Souza *et al.* 2000), gerando grandes perdas. Somente no estado do Pará, mais de 5 mil hectares foram dizimados em função dessa doença (Venturieri *et al.* 2009). Por esse motivo foram desenvolvidos híbridos interespecíficos (HiEs) entre o *E. guineenses* e a espécie nativa da Amazônia, *Elaeis oleifera* H.B.K., o caiuaé, que são resistentes ao AF e pragas, mas em contrapartida apresentam baixa produtividade. Atualmente a polinização assistida é praticada em plantios comerciais para que a cultura torne-se rentável, mas os custos para realizar a polinização assistida dos HiEs (Figs. 21.2 A-C) são muito elevados. O desafio para não comprometer a produtividade dos híbridos interespecíficos é não mais depender da polinização assistida, buscando formas de atrair e manter polinizadores nos plantios.

A polinização como um serviço ambiental

Sistemas ecológicos e econômicos apresentam características comuns e ambos são redes complexas de componentes ligados por processos dinâmicos com elementos bióticos e abióticos que interagem entre si, abertos a intercâmbios além dos seus limites (Limburg *et al.* 2002). Do ponto de vista econômico, ecossistemas são considerados capital ativo, fornecedores de serviços e fontes de reserva (Myers 2003). Estoques de capital assumem formas identificáveis que incluem o capital natural (plantas, minerais, ecossistemas, atmosfera, entre outros) e formas intangíveis como a informação armazenada em computadores e no cérebro humano, bem como aquela contida nas espécies e ecossistemas (Costanza *et al.* 1997). As funções ecossistêmicas referem-se ao *habitat*, a propriedades biológicas ou sistêmicas ou a processos do ecossistema. Os bens e serviços do ecossistema representam benefícios que o homem obtém, direta

ou indiretamente, das funções do ecossistema. Assim, serviços ecossistêmicos ou ambientais são fluxos de matérias, energia e informação do capital natural, associados aos serviços capitais humanos e manufaturados, que promovem o bem-estar do homem (Costanza *et al.* 1997). Na década de 1990, ecólogos e economistas começaram a quantificar os impactos das alterações na biodiversidade e no fornecimento de serviços ambientais, atribuindo-lhes valor monetário (Chapin III *et al.* 2000). Nessa primeira avaliação, o valor estimado dos serviços ecossistêmicos para toda a biosfera variava de US\$ 16 a US\$ 54 trilhões, com uma média de US\$ 33 trilhões por ano (Costanza *et al.* 1997). Cerca de 63% desse valor correspondiam aos ecossistemas marinhos (US\$ 20,9 trilhões/ano) e 38% aos terrestres, principalmente florestas (US\$ 4,7 trilhões/ano) e áreas alagáveis (US\$ 4,9 trilhões/ano). A ciclagem de nutrientes seria o serviço com maior valor (US\$ 17 trilhões/ano) e os serviços prestados pelos polinizadores, cerca de US\$ 70 bilhões/ano. Outra abordagem mais conservadora aponta o valor de US\$ 54 bilhões/ano (Kenmore & Krell 1998) e, mais recentemente, os estudos feitos por Gallai *et al.* (2009) elevaram para estratosféricos €153 bilhões os serviços prestados pelos polinizadores. Uma avaliação dos serviços prestados pelos polinizadores de alfafa no Canadá estimou em US\$ 6 milhões canadenses por ano (Kevan & Phillips 2001). No Brasil ainda são escassos os estudos que abordam esse tema. Marco & Coelho (2004) mencionam que, quando o café é plantado em sistema de agrossilvicultura e próximo a remanescentes de mata nativa em Minas Gerais, a formação de frutos de melhor qualidade aumenta em 14,6%, em comparação com uma área de monocultivo em larga escala, o que equivale a um valor agregado de US\$ 1.860,00 ou R\$ 3.960,00/hectare ao ano. A produtividade dos pomares comerciais de maracujá no Brasil aumentou de 9 mil kg/ha, em 1998, para 13.500 kg/ha, em 2004; entretanto,

com o uso de técnicas adequadas de polinização e outros tratos culturais, é possível atingir entre 40 mil e 45 mil kg/ha (Imperatriz-Fonseca 2005). Essas estimativas representavam um valor mínimo, podendo aumentar com estudos adicionais sobre valoração de ecossistemas e com a incorporação de dinâmicas de ecossistemas e interdependência mais realistas (Costanza *et al.* 1997). O valor econômico da polinização de plantas cultivadas pode ser medido comparando-se a perda de produção na ausência desses agentes de polinização com a produtividade em condições normais de presença dos polinizadores, ou seja, avaliando-se quaisquer custos adicionais para manter a mesma produtividade sem a ajuda dos polinizadores (Southwick & Southwick 1992). Qualquer redução na oferta dos serviços de polinização afeta diretamente a produção das plantas que dependem de polinização cruzada (Hein 2009).

À medida que o capital natural e os serviços ecossistêmicos se tornassem mais explorados e escassos, esperar-se-ia um aumento no seu valor. Consequentemente, um fator crítico para a sustentabilidade seria a manutenção de estoques apropriados de recursos ambientais que garantissem o fluxo adequado de serviços ecossistêmicos (Batabyal *et al.* 2003).

Em função da importância da polinização para a agricultura, a Conferência das Partes da Convenção sobre Diversidade Biológica (CDB) aprovou a criação de uma Iniciativa Internacional para a Conservação e o Uso Sustentável dos Polinizadores (IPI) (Decisão V/5) no âmbito do Programa de Trabalho Temático sobre Diversidade Biológica Agrícola (instituído pela Decisão III/11), bem como um Plano de Ação para sua implementação (Decisão VI/5). Desde então a temática da conservação e do uso sustentável dos polinizadores faz parte da agenda de diversos países que apoiam projetos de pesquisa e transferência de tecnologia no âmbito da polinização em agroecossistemas.

O Brasil tem discutido a importância dos polinizadores por meio de debates científicos e consultas nacionais com a participação de diversos setores da sociedade. Nesse cenário, em 1998 foi produzido o documento *The São Paulo Declaration on Pollinators* (Dias *et al.* 1999) como resultado da reunião “Conservação e Uso Sustentável dos Polinizadores na Agricultura, com Ênfase nas Abelhas”, sendo um elemento chave para a CDB no programa temático de Diversidade Biológica na Agricultura. Em 2005, foi criado um Comitê de Assessoramento da Iniciativa Brasileira dos Polinizadores (IBP), estabelecido por portaria interministerial (Ministério do Meio Ambiente [MMA], Ministério da Ciência e Tecnologia [MCT] e Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento [MAPA]) com o objetivo de coordenar iniciativas no Brasil visando: a) monitorar o declínio de polinizadores, sua causa e seu impacto sobre os serviços de polinização; b) superar a falta de informações taxonômicas sobre polinizadores; c) avaliar o valor econômico da polinização e o impacto econômico do declínio dos serviços de polinização; d) promover a conservação, a restauração e o uso sustentável da diversidade de polinizadores na agricultura e em ecossistemas relacionados (Imperatriz-Fonseca *et al.* 2007).

Em junho de 2008 foi aprovado o projeto “Conservação e Manejo de Polinizadores para Agricultura Sustentável através de uma Abordagem Ecosistêmica”, uma iniciativa da FAO com a participação de sete países: África do Sul, Brasil, Gana, Índia, Nepal, Paquistão e Quênia, com apoio do Fundo para o Meio Ambiente Mundial (GEF), com o objetivo, em longo prazo, de promover a conservação, a restauração e o uso sustentável da diversidade de polinizadores em agroecossistemas, de forma a garantir a segurança alimentar e o sustento de agricultores. A curto prazo pretende-se aferir os benefícios dos

serviços de polinização prestados pela biodiversidade para a subsistência humana e agricultura sustentável através de uma abordagem ecossistêmica.

Ameaças à manutenção dos serviços de polinização

Até recentemente, a principal ameaça à integridade dos polinizadores era a fragmentação do *habitat*, seja para obras de infraestrutura, habitação ou agricultura. A conversão de formações vegetais para sistemas agrícolas, sem o devido cuidado com a preservação de fontes de povoamento dos polinizadores (ou seja, os remanescentes de vegetação nativa, corredores ecológicos e áreas que permitam a nidificação e sobrevivência desses animais fora das áreas cultivadas), aliada a práticas agrícolas como o desmatamento raso e grandes extensões de monocultivo, causa desequilíbrio ecológico ao meio ambiente e reduz drasticamente a biodiversidade, promovendo um declínio na população de polinizadores (McGregor 1976; Kearns *et al.* 1998; Imperatriz-Fonseca & Nunes-Silva 2010; Potts *et al.* 2010). A remoção da vegetação reduz a disponibilidade de alimentos e locais de nidificação das abelhas, além de dificultar a mobilidade desses insetos pela falta de conectividade entre os fragmentos (Biesmeijer *et al.* 2006; Kremen *et al.* 2007).

Além disso, o uso inadequado de agrotóxicos para o controle de pragas e doenças também atinge diretamente os agentes de polinização, pois alguns inseticidas de nova geração podem ter componentes com ação neurotóxica que potencializam seus efeitos (Freitas & Pinheiro 2012). A remoção da vegetação herbácea por meio da capina ou herbicidas também elimina fontes de forrageamento, refúgio e nidificação (Osborne *et al.* 1991). A aplicação de agrotóxicos para controle químico de pragas e patógenos, com alta

toxicidade aos polinizadores e sem observar o seu horário de visitas, pode levar à morte, atuar como repelente e ainda provocar efeitos tóxicos subletais (desorientação de voo, redução na produção de crias, entre outros) (Freitas & Pinheiro 2012).

As mudanças climáticas globais, seja por alterações bruscas na temperatura do ar, precipitação, nebulosidade e outros fenômenos meteorológicos, podem promover alterações na distribuição geográfica das espécies de abelhas e plantas. Além disso, podem mudar seus ciclos reprodutivos, e, nos casos mais drásticos, levar à ruptura das interações abelha-planta (Hegland *et al.* 2009).

A polinização adequada melhora a produtividade dos pomares e garante a produção de frutos e sementes de boa qualidade, com melhores chances de competitividade no mercado consumidor (McGregor 1976; Free 1993). Além disso, aumenta a produção de óleo em sementes de girassol (*Helianthus annuus* Linnaeus) e cártamo ou açafrão-bastardo (*Carthamus tinctorius* Linnaeus), de óleo de lavanda na *Lavandula angustifolia* Mill. (Free 1993) e mamona (*R. communis*) (Rizzardo *et al.* 2012).

Desde 2006, a imprensa internacional começou a relatar casos chamados de desaparecimento de abelhas europeias (*A. mellifera*) entre os apicultores dos Estados Unidos da América. O mesmo fenômeno foi reportado também na Europa, Ásia, África, Austrália, no Oriente Médio (Neumann & Carreck 2010) e no Brasil (Gonçalves 2012), chamando a atenção da opinião pública. Os casos relatavam que as abelhas saíam da colônia para forragear e não mais regressavam, restando poucas operárias adultas para cuidar das tarefas internas e coletar alimento, com o que, então, a colônia perecia. O fenômeno recebeu o nome de colony collapse disorder (CCD) ou síndrome do desaparecimento das abelhas e, desde então, cientistas

em diversos países vêm se dedicando a entender as causas e buscar alternativas para seu controle (Pettis & Delaplane 2010). Vários motivos vêm sendo apontados como os responsáveis pela CCD, como: surgimento de novos vírus que contaminam as abelhas, um novo tipo de Nosemose (uma parasitose provocada pelos microsporídeos *Nosema apis* ou *N. ceranae*, que se alojam no intestino da abelha provocando graves distúrbios digestivos, principalmente diarreia); baixa variabilidade genética e seleção das abelhas; manejo inadequado de colônias usadas na apicultura migratória, incluindo alimentação deficiente; abuso no uso de fungicidas que afetam a alimentação suplementar fornecida às colônias; falta de higiene e estresse no transporte; envenenamento por agrotóxicos e até alterações no ácaro *Varroa destructor* Anderson & Trueman, 2000, que teria se tornado mais agressivo na colonização. Enfim, fala-se até em imunossupressão nas abelhas (Ratnieks & Carreck 2010). Entre esses motivos destaca-se o uso de inseticidas do grupo dos neonicotinoides (*Clotianidina*, *Imidacloprido* e *Tiametoxam*), apontados com grande destaque na mídia científica e popular em 2010.

Na Europa, a Comissão Europeia (CE), através da agência European Food Safety Authority's (EFSA) restringiu o uso dos produtos à base de neonicotinoides por dois anos, a partir de maio de 2013, para tratamento de sementes, aplicação no solo (grão) e tratamento foliar em plantas atrativas às abelhas. O uso desses produtos para outras finalidade seria permitido apenas para aplicação por profissionais autorizados, com limitação para aplicação em casas de vegetação ou após o período de floração (Maxim & Arnold 2014). Houve intenso debate no meio acadêmico, setor produtivo e sociedade em geral, mostrando como é difícil aplicar medidas para evitar danos causados por inseticidas às abelhas nativas quando o agronegócio exerce pressão nos tomadores de decisão.

Por outro lado, Oldroyd (2007) mostrou que perdas excessivas de colônias não são incomuns ao longo de séculos nos EUA, Irlanda e Inglaterra, mas que a preocupação sobre as perdas de colônias nos EUA chamou a atenção pelo papel vital dessas abelhas na agricultura, especialmente na polinização da indústria de amêndoas na Califórnia, avaliada em U\$ 3 bilhões por ano, que, para mediar a troca de pólen necessária à polinização cruzada, utiliza até 1 milhão de abelhas, que são transportadas de costa a costa em veículos pesados (apicultura migratória). Para Rucker *et al.* (2012), a crescente importância da abelha melífera na agricultura dos EUA tem dois motivos principais: o declínio das populações ferais dessas abelhas que habitavam áreas periféricas, em função do aumento das áreas de monocultivos, e a infestação pelo ácaro *Varroa*, que dizimou inúmeras colônias a partir da década de 1980. A chamada crise da polinização dividiu a opinião dos cientistas, com correntes que a sustentam (Steffan-Dewenter 2005; Neumann & Carreck 2010) com base no declínio das abelhas melíferas, e outras que a contestam (Ghazoul 2005; Potts *et al.* 2010), respaldadas pela maior relevância das abelhas nativas para a polinização.

Com base em todos os fatos ocorridos nos EUA e na Comunidade Europeia, o Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Renováveis (IBAMA) formou um grupo para estudar os neonicotinoides e, visando à proteção dos polinizadores, publicou um comunicado no Diário Oficial da União (DOU 2012a) desautorizando, em caráter cautelar, a modalidade de aplicação por pulverização aérea, em todo o território nacional, dos agrotóxicos contendo os ingredientes ativos imidacloprido, tiametoxan, clotianidina ou fipronil. Essa medida afetou especialmente os cultivos de citrus, cana-de-açúcar, soja, milho, algodão, arroz e trigo. Uma parte dos agricultores e empresas que produzem agrotóxicos contendo essas substâncias apelou

ao Ministério da Agricultura, Pesca e Abastecimento e conseguiu flexibilizar essa medida por meio do Ato Conjunto nº 1, de 02 de outubro de 2012 (DOU 2012b) e da Instrução Normativa Conjunta nº 1, de 28 de dezembro de 2012 (DOU 2013 – esta instrução revogou o ato anterior, de 02/10/12), gerando uma grande polêmica na comunidade científica. O IBAMA, respaldado pela Lei nº 7.802/89, regulamentada pelo Decreto nº 4.074/2002, estabeleceu o processo de reavaliação ambiental dos ingredientes ativos: imidacloprido (DOU 2012a), tiametoxan e clotianidina (DOU 2014). Assim que for possível, será estabelecida a reavaliação do fipronil. Os técnicos vêm se dedicando a buscar uma solução que atenda aos diferentes setores, sendo assim imprescindível encontrar uma resposta conjunta para o problema, a fim de evitar medidas extremas, que, em curto prazo, podem ter consequências negativas para a agricultura brasileira.

A agricultura em larga escala, com monoculturas, cultivo intensivo do solo, uso de maquinário agrícola, irrigação, variedades vegetais geneticamente melhoradas, aplicação de fertilizantes inorgânicos e agrotóxicos para controle químico de pragas e patógenos, foi alavancada na década de 1970 com a revolução verde que modernizou e transformou a agricultura em atividade industrial. Entretanto, apesar de sua indiscutível importância para a segurança alimentar da população mundial, essas práticas podem afetar negativamente as populações naturais de polinizadores, pois, com o avanço tecnológico, o tamanho das áreas agrícolas aumentou significativamente e as áreas de vegetação nativa remanescente, que são fontes de recursos alimentares nos períodos que a cultura não estiver florescendo e também de ambiente para nidificação, não são mais suficientes para suprir essa demanda, levando à necessidade de se implementar práticas amigáveis à manutenção dos polinizadores nos sistemas agrícolas e adjacências e/ou partir

para o manejo direto dos polinizadores nos cultivos (Mader *et al.* 2010). A busca do equilíbrio entre o desenvolvimento e a conservação da natureza, ou da sustentabilidade, também deve incluir a proteção aos polinizadores.

Para que haja uma população viável de agentes polinizadores nas áreas cultivadas é importante haver fontes de povoamento desses agentes nas redondezas e condições favoráveis para que esses animais permaneçam nas proximidades dos plantios. Um dos primeiros estudos a documentar a importância de abelhas nativas para a polinização de plantas cultivadas foi realizado por Kremen *et al.* (2002) em propriedades rurais que variavam em tamanho, tratos culturais (cultivos orgânicos e convencionais) e distância das áreas de *habitat* natural. Os autores verificaram que, nas fazendas com cultivo orgânico, as comunidades de abelhas solitárias supriam completamente os serviços de polinização, mesmo naquelas que demandavam maiores requerimentos de polinização, como no caso dos cultivos de melancia (*Citrullus lanatus* [L.] Kuntze). Em contrapartida, as fazendas com cultivo convencional apresentavam baixas significativas na diversidade e abundância de abelhas nativas, refletindo em *deficits* na polinização. Infelizmente o uso de abelhas solitárias para polinização de plantas cultivadas ainda é restrito a poucas espécies, como *Nomia melanderi*, *Megachile rotundata*, *Osmia* spp. e algumas espécies de *Xylocopa* (Freitas & Oliveira-Filho 2003; Sadeh *et al.* 2007; Sampson *et al.* 2009; Keasar 2010).

As causas para o declínio dos polinizadores são complexas e multifacetadas. A perda ou alteração do *habitat*, assim como a expansão da fronteira agrícola combinada ao uso de agroquímicos e infestação por patógenos e pragas, têm levado à redução na diversidade e abundância dos polinizadores nativos (Kremen *et al.* 2002; Freitas *et al.* 2009).

Alternativas para incrementar os serviços de polinização e práticas amigáveis aos polinizadores

Práticas amigáveis à sustentabilidade da diversidade dos polinizadores nos agroecossistemas são um conjunto de ações que protegem os polinizadores e/ou favorecem a atração e permanência de polinizadores em áreas cultivadas, vegetação nativa e no seu entorno, o que é fundamental para manter o sucesso reprodutivo das plantas cultivadas. Entre as práticas amigáveis aos polinizadores podemos destacar as seguintes (Imperatriz-Fonseca & Nunes-Silva 2010; Mader *et al.* 2010):

- Conhecer os polinizadores presentes na propriedade rural e os locais onde eles nidificam;
- Evitar o uso de agrotóxicos, especialmente os inseticidas com maior toxicidade às abelhas, dando preferência ao manejo integrado e controle biológico para controle de pragas e doenças;
- Evitar o uso do fogo/queimadas na limpeza de áreas;
- Manter áreas de floresta e vegetação secundária (APPs e reserva legal), bem como plantas complementares, usadas na alimentação e nidificação das abelhas;
- Oferecer locais para nidificação das abelhas (troncos de árvores, blocos de madeira, entrenós de bambu, moirões de cerca, barrancos e árvores de grande porte);
- Manter a conectividade das áreas remanescentes de vegetação nativa – para facilitar o fluxo de polinizadores: corredores ecológicos.

De forma resumida, é essencial conhecer os polinizadores das culturas agrícolas, avaliar sua disponibilidade na área, sua biologia, espécies alternativas usadas para coleta de recursos florais no período em que a cultura não estiver florescendo, seus hábitos de nidificação e buscar meios de fixar esses polinizadores nos sistemas agrícolas. No caso de espécies que permitam sua criação racional, como a abelha melífera e meliponíneos, seu manejo para a polinização é facilitado, mas, no caso de abelhas solitárias, ou daquelas para as quais as técnicas de criação ainda não estão bem desenvolvidas, é importante tornar o ambiente atrativo à sua conservação.

A criação de abelhas que produzem mel é uma ótima alternativa para diversificar a renda do produtor, seja pela venda dos produtos da colônia (mel, pólen, própolis) ou pela própria comercialização de colônias (venda ou aluguel). No Brasil já existem alternativas para uso de *A. mellifera* na polinização de macieiras (Wiese 1981; Paranhos *et al.* 1998) e melões (Sousa 2003; Trindade *et al.* 2004) nas regiões Sudeste e Nordeste. O uso de abelhas para polinização de pomares de maçã nos estados de Santa Catarina e Rio Grande do Sul tem movimentado centenas de colmeias. Não há um consenso sobre o número de colmeias necessário para assegurar uma polinização eficaz. Há estudos que sugerem de dois a doze por hectare, mas o mais adotado são cinco colmeias/hectare (Wiese 1981; Mayer 1983, Paranhos *et al.* 1998), a um custo de R\$ 40,00 a R\$ 50,00 cada (números da década de 1980).

Nos estados do Ceará e Rio Grande do Norte também já se faz uso do aluguel de colônias de *A. mellifera* para a polinização do melão. A maioria dessas ações consiste na introdução de colônias de *A. mellifera* nas áreas de cultivo sem haver um manejo específico dos polinizadores para o serviço de polinização, nem a preocupação com o papel dos polinizadores

nativos. Em 2004 cerca de 10 mil colônias da abelha melífera foram alugadas ao custo médio de R\$ 30,00/unidade para a polinização de meloeiros no Nordeste do Brasil (Freitas & Imperatriz-Fonseca 2005). Em Santa Catarina, 45 mil colônias foram alugadas ao custo de R\$ 40,00/unidade, o que representa um custo total de R\$ 1.800.000,00 em 2004 (Freitas & Imperatriz-Fonseca 2005). Em valores atuais, o aluguel de colmeias em Santa Catarina está por volta dos R\$ 60,00 reais (FAEP 2014).

Algumas plantações de café (*Coffea arabica* Linnaeus), laranja (*Citrus sinensis*) e caju (*Anacardium occidentale*) no Brasil vêm recebendo colônias de *A. mellifera*, porém o interesse do produtor é a produção de mel e o ganho com a polinização é indireto, pois essas culturas acabam se beneficiando com os serviços de polinização prestados pelas abelhas (Freitas & Imperatriz-Fonseca 2005). Além dessas culturas, a soja (*Glycine max*) pode aumentar sua produtividade quando recebe colônias de *A. mellifera* (Fig. 21.1 D). Por ser uma planta autofértil, teoricamente não faria diferença na produtividade a ocorrência ou não de visitantes florais e polinizadores nas flores da soja, entretanto Milfont *et al.* (2013) registraram um aumento de 6,34% na colheita da soja em áreas com livre acesso de polinizadores e 18,09% quando houve a introdução de colônias da abelha melífera, comprovando que a cultura se beneficia dos polinizadores.

De um modo geral, ainda há muito que se conhecer sobre as interações planta-polinizador em plantas cultivadas em escala global, logicamente havendo estudos mais consolidados na Europa e nos EUA, e, ainda, um vasto campo a ser descoberto nas Américas do Sul e Central, África, Ásia e Oceania. O que existe em termos de informações sobre a polinização de plantas cultivadas e silvestres já nos permite fazer algumas inferências sobre o valor econômico

dos serviços de polinização, mas essas aproximações ainda devem estar subestimadas. O que se sabe é que os polinizadores são fundamentais para garantir a segurança alimentar e a diversidade de alimentos consumidos pelo homem, e práticas não amigáveis à manutenção desses agentes nos agroecossistemas podem levar a prejuízos na balança comercial do agronegócio.

Referências bibliográficas

- Adam, H.; Jouannic, S.; Escoute, J.; Duval, Y.; Verdeil, J.L. & Tregear J.W. 2005. Reproductive developmental complexity in the African oil palm (*Elaeis guineensis*, Arecaceae). **American Journal of Botany**, 92, 1836-1852.
- Alves, J.E. & Freitas, B.M. 2006. Comportamento de pastejo e eficiência de polinização de cinco espécies de abelhas em flores de goiabeira (*Psidium guajava* L.). **Ciência Agrônômica**, 37(2), 216-220.
- Antunes, O.T.; Calvete, E.O.; Rocha, H.C.; Nienow, A.A.; Cecchetti, D.; Riva, E. & Maran, R.E. 2007. Produção de cultivares de morangueiro polinizadas pela abelha jataí em ambiente protegido. **Horticultura Brasileira**, 25(1), 94-99.
- Aizen, M.A.; Garibaldi, L.A.; Cunningham, S.A. & Klein, A.M. 2009. How much does agriculture depend on pollinators? Lessons from long-term trends in crop production. **Annals of Botany**, 103(9), 1579-1588.
- Batabyal, A.A.; Kahn, J.R. & O'Neil, R.V. 2003. On the scarcity value of ecosystem services. **Journal of Environmental Economics and Management**, 46, 334-352.
- Biesmeijer, J.C.; Roberts, S.P.M.; Reemer, M.; Ohlemüller, R.; Edwards, M.; Peeters, T.; Schaffers, A.P.; Potts, S.G.; Kleukers, R.; Thomas, C.D.; Settele, J. & Kunin, W.E. 2006. Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. **Science**, 313, 351-354.
- Bohart, G.E. 1972. Management of wild bees for the pollination of crops. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 17, 287-312. Disponível em: <www.annualreviews.org> Acessado em 03 de março de 2013.
- Bosch, J. & Kemp, W.P. 1999. Exceptional cherry production in an orchard pollinated with blue orchard bees. **Bee World**, 80, 163-173.
- Breeze T.D.; Bailey A.P.; Balcombe K.G. & Potts S.G. 2011. Pollination Services in the UK: How Important are honeybees? **Agriculture Ecosystems and Environment**, 142, 137-143.

- Buchmann, S.L. 2004. Aspects of Centridine biology (*Centris* spp.): Importance for pollination, and use of *Xylocopa* spp. as greenhouse pollinators of tomatoes and other crops. Pp. 203-211. In: P. Kevan, V.L. Imperatriz-Fonseca (Eds.) **Pollinating Bees – The conservation link between agriculture and nature**. Brasília, Ministério do Meio Ambiente, 313pp.
- Cane, J.H. 2008. A native ground-nesting bee (*Nomia melanderi*) sustainably managed to pollinate alfalfa across an intensively agricultural landscape. **Apidologie**, 39, 315-323.
- Cavalcante, M.C.; Oliveira, F.; Maués, M.M. & Freitas, B.M. 2012. Pollination requirements and the foraging behavior of potential pollinators of cultivated Brazil nut (*Bertholletia excelsa* Bonpl.) trees in Central Amazon Rainforest. **Psyche: A Journal of Entomology**, Article ID 978019, 9 p.
- Chapin III, F.S.; Zavaleta, E.S.; Eviner, V.T.; Naylor, R.L.; Vitousek, P.M.; Reynolds, H.L.; Hooper, D.U.; Lavorel, S.; Sala, O.E.; Hobbie, S.E.; Mack, M.C. & Diaz, S. 2000. Consequences of changing biodiversity. **Nature**, 405, 234-242.
- Corbet, S.A.; Williams, I.H. & Osborne, J.L. 1991. Bees and the pollination of crops and wild flowers in the European community. **Bee World**, 72, 47-59.
- Costanza, R.; d'Arge, R.; Groot, R.; Farber, S.; Grasso, M.; Hannon, B.; Limburg, K.; Naeem, S.; O'Neil, R.V.; Paruelo, J.; Raskin, R.G.; Sutton, P. & van den Belt, M. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. **Nature**, 387, 253-260.
- De Jong, D.; Golçalves, L.S.; Ahmad, F.; Gramacho, K.P.; Camargo, R.C.R.; Partap, U. & Belchior Filho, V. 2006. Honey Bee. Pp.63-73. In: V.L. Imperatriz-Fonseca; A.M. Saraiva & D. De Jong (Eds.) **Bees as pollinators in Brazil: assessing the status and suggesting best practices**. Ribeirão Preto, Holos, 112pp.
- Dias, B.F.S.; Raw, A. & Imperatriz-Fonseca, V.L. 1999. **The São Paulo Declaration on Pollinators**. Disponível em: <<http://www.biodiv.org/doc/ref/agr-pollinator-rpt-pdf>>. Acessado em 7 de fevereiro de 2013.
- DOU, 2012a. **Comunicado**. Seção 3, Nº 139, quinta-feira, 19 de julho de 2012. Disponível em: <<http://pesquisa.in.gov.br/imprensa/jsp/visualiza/index.jsp?jornal=3&pagina=112&data=19/07/2012>>. Acessado em 24 de junho de 2014.
- DOU, 2012b. **Ato Nº 1, de 2 de outubro de 2012**. Seção 1, Nº 192, quarta-feira, 3 de outubro de 2012. Disponível em: <<http://pesquisa.in.gov.br/imprensa/jsp/visualiza/index.jsp?jornal=1&pagina=3&data=03/10/2012>>. Acessado em 24 de junho de 2014.
- DOU, 2013. **Instrução Normativa Conjunta Nº 1, de 28 de dezembro de 2012**. Seção 1, Nº 3, sexta-feira, 4 de janeiro de 2013. Disponível em: <<http://pesquisa.in.gov.br/imprensa/jsp/visualiza/index.jsp?jornal=1&pagina=10&data=04/01/2013>>. Acessado em 24 de junho de 2014.
- DOU, 2014. **Comunicado**. Seção 3, Nº 69, quinta-feira, 10 de abril de 2014. Disponível em: <<http://pesquisa.in.gov.br/imprensa/jsp/visualiza/index.jsp?jornal=3&pagina=129&data=10/04/2014>>. Acessado em 24 de junho de 2014.
- Evans, E. 2010. Bumblebees. Pp. 43-53. In: E. Mader; M. Spivak & E. Evans (Eds.) **Managing Alternative Pollinators: A Handbook for Beekeepers, Growers, and Conservationists**. NRAES, 186. New York, Ithaca, 170pp.
- FAEP, 2014. Aluguel de abelhas ajuda a produzir mais maçãs, abacates e melões Disponível em: <<http://www.sistemafeap.org.br/aluguel-de-abelhas-ajuda-produzir-mais-macas-abacates-e-meloos.html>>. Acessado em 16 de janeiro de 2014.
- FAO. 2004. Conservation and management of pollinators for sustainable agriculture - the international response. p. 19-2. In: B.M. Freitas; J.O.P. Pereira (Eds.) **Solitary bees: conservation, rearing and management for pollination**. Fortaleza, Imprensa Universitária UFC, 285pp.
- Free, J.B. 1993. **Insect pollination of crops**. Second Edition. London: Academic Press, Harcourt Brace Jovanovich, Publishers. xii + 684 pp.
- Freitas, B.M. & Oliveira-Filho, J.H. 2003. Eficiência do uso de um modelo de ninhos racionais para mamangavas (*Xylocopa frontalis*) na polinização do maracujá-amarelo (*Passiflora edulis*). **Ciência Rural**, 33(4), 1135-1139.
- Freitas, B.M. & Pereira, J.O.P. 2004. Crop consortium to improve pollination: can West Indian Cherry (*Malpighia emarginata*) attract *Centris* bees to pollinate Cashew (*Anacardium occidentale*)? Pp: 193-201. In: B.M. Freitas & J.O.P. Pereira (Eds.). **Solitary bees: conservation, rearing and management for pollination**. Fortaleza, Imprensa Universitária UFC, 285pp.
- Freitas, B.M. & Imperatriz-Fonseca, V.L. 2005. A importância econômica da polinização. **Mensagem Doce**, 80. Disponível em <<http://www.apacame.org.br/mensagemdoce/80/polinizacao3.htm>>. Acessado em 13 de fevereiro de 2013.
- Freitas, B.M.; Imperatriz-Fonseca, V.L.; Medina, L.M.; Kleinert, A.M.P.; Galetto, L.; Nates-Parra, G. & Quezada-Euán, J.J.G. 2009. Diversity, threats and conservation of native bees in the Neotropics. **Apidologie (Celle)**, 0816.
- Freitas, B.M. & Nunes-Silva, P. 2012. Polinização agrícola e sua importância no Brasil. Pp. 103-118. In: V.L. Imperatriz-Fonseca; D.A.L. Canhos; D.A. Alves & A.M. Saraiva (Eds.) **Polinizadores no Brasil: Contribuição e Perspectivas para a Biodiversidade, Uso Sustentável, Conservação e Serviços Ambientais**. São Paulo, EDUSP, 488pp.

- Freitas, B.M. & Pinheiro, J.N. 2012. **Polinizadores e Pesticidas: princípios de manejo para os ecossistemas brasileiros**. Brasília, Ministério do Meio Ambiente, 112p.
- Frimpong, E.A.; Gemmill-Herren, B.; Gordon, I. & Kwapong, P.K. 2011. Dynamics of insect pollinators as influenced by cocoa production systems in Ghana. **Journal of Pollination Ecology**, 5, 74-80.
- Gallai, N.; Salles, J.; Settele, J. & Vaissière, B.E. 2009. Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. **Ecological Economics**, 68, 810-21.
- Ghazoul, J. 2005. Buzziness as usual? Questioning the global pollination crisis. **Trends in Ecology and Evolution**, 20, 367-373.
- Gonçalves, L.S. 2012. Consequências do desaparecimento (CCD) das abelhas no agronegócio apícola internacional e em especial no Brasil. p. 24-25. In: **Anais do X Encontro sobre Abelhas de Ribeirão Preto**. CD-Rom.
- Gonçalves, L.S. & De Jong, D. 2007. Desenvolvimento da apicultura com abelhas africanizadas no Brasil e sua expansão no nordeste. In: Reunião anual da SBPC, 58., Florianópolis. **Anais eletrônicos...** São Paulo: SBPC/UFSC, 2006. Disponível em: <http://www.sbpcnet.org.br/livro/57ra/programas/CONF_SIMP/textos/davidjong.htm>. Acessado em 20 de fevereiro de 2013.
- Heard, T.A. 1999. The role of stingless bees in crop pollination. **Annual Review of Entomology**, 44, 183-206.
- Hein, L. 2009. The economic value of the pollination service, a review across scales. **The Open Ecology Journal**, 2, 74-82.
- Hegland, S.J.; Nielsen, A.; Lázaro, A.; Bjercknes, A.L. & Totland, Ø. 2009. How does climate warming affect plant-pollinator interactions? **Ecology Letters**, 12, 184-195.
- Imperatriz-Fonseca, V.L. 2005. **Serviços aos ecossistemas, com ênfase nos polinizadores e polinização**. Disponível em: <http://www.ib.usp.br/vinces/logo/servicos%20aos%20ecossistemas_polinizadores_vera.pdf>. Acessado em 21 de fevereiro de 2013.
- Imperatriz-Fonseca, V.L.; Saraiva, A.M. & Gonçalves, L.S. 2007. A iniciativa brasileira de polinizadores e os avanços para a compreensão do papel dos polinizadores como produtores de serviços ambientais. **Bioscience Journal**, 23(1), 100-106.
- Imperatriz-Fonseca, V.L. & Nunes-Silva, P. 2010. As abelhas, os serviços ecossistêmicos e o Código Florestal Brasileiro. **Biota Neotropica**, 10(4), 59-62.
- Kearns, C.A.; Inouye, D.W. & Waser, N. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant - pollinator interactions. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 29, 83-112.
- Keasar, T. 2010. Large Carpenter Bees as Agricultural Pollinators. **Psyche: A Journal of Entomology**, 2010, Article ID 927463, 7 p.
- Kenmore, P. & Krell, R. 1998. Global perspectives on pollination in agriculture and agroecosystem management. In: **International Workshop on Conservation and Sustainable Use of Pollinators in Agriculture, with Emphasis on Bees**. 7-9 de Outubro de 1998, São Paulo, Brasil.
- Kevan, P.G. & Phillips, T.P. 2001. The economic impacts of pollinator declines: an approach to assessing the consequences. **Conservation Ecology**, 5(1), 8. Disponível em: <http://www.consecol.org/vol5/iss1/art8/>. abelha-melífera Acessado em 12 de março de 2013.
- Klein, A.M.; Vaissière, B.; Cane, J.H.; Steffan-Dewenter, I.; Cunningham, S.A.; Kremen, C. & Tscharntke, T. 2007. Importance of crop pollinators in changing landscapes for world crops. **Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Science**, 274, 303-313.
- Kremen, C. 2005. Managing ecosystem services: What do we need to know about their ecology? **Ecology Letters**, 8, 468-479.
- Kremen, C. & Ricketts, T. 2000. Global Perspectives on Pollination Disruptions. **Conservation Biology**, 14(5), 1226-1228.
- Kremen, C.; Williams, N.M. & Thorp, R.W. 2002. Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. **Proceedings of the National Academy of Science of the U.S.A.**, 99, 16812-16816.
- Kremen, C.; Williams, N.M.; Aizen, M.A.; Gemmill-Herren, B.; Leubhn, G. & Minckley, R. 2007. Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. **Ecological Letters**, 10, 299-314.
- Limburg, K.E.; O'Neil, R.V.; Costanza, R. & Farber, S. 2002. Complex systems and valuation. **Ecological Economics**, 41, 409-420.
- Mader, E.; Spivak, M. & Evans, E. 2010. **Managing Alternative Pollinators: A Handbook for Beekeepers, Growers, and Conservationists**. NRAES, 186. New York, Ithaca, 170pp.
- Maeta, Y.; Tezuca, T.; Nadano, H. & Suzuki, K. 1992. Utilization of the Brazilian stingless bee, *Nannotrigona testaceicornis*, as a pollinator of strawberries. **Honeybee Science**, 13, 71-78.
- Magalhães, C.B. & Freitas, B.M. 2013. Introducing nests of the oil-collecting bee *Centris analis* (Hymenoptera: Apidae: Centridini) for pollination of acerola (*Malpighia emarginata*) increases yield. **Apidologie (Celle)**, 44, 234-239.
- Malagodi-Braga, K.S. & Kleinert, A.M.P. 2004. Could *Tetragonisca angustula* Latreille (Apinae, Meliponini) be effective as strawberry pollinator in greenhouses? **Australian Journal of Agricultural Research**, 55, 771-773.

- Marco, Jr.P. & Coelho, F.M. 2004. Services performed by the ecosystem: forest remnants influence agricultural cultures' pollination and production. **Biodiversity and Conservation**, 13, 1245-1255.
- Mariau, D. & Genty, P. 1988. IRHO contribution to the study of oil palm insect pollinators in Africa, South America and Indonesia. **Oleagineux**, 43(6), 233-240.
- Maués, M.M. 2002. Reproductive phenology and pollination of the brazil nut tree (*Bertholletia excelsa* Humb.& Bonpl.) in eastern Amazônia. p. 245-254. In: P. Kevan, V.L. Imperatriz-Fonseca (Eds.) **Pollinating Bees – The conservation link between agriculture and nature**. Brasília, Ministério do Meio Ambiente, 313pp.
- Mayer, D.F. 1983. Apple pollination. **American Bee Journal**, 123(4), 272-273.
- Maxim, L. & Arnold, G. 2014. Pesticides and bees. **EMBO Reports** 15: 4.
- McGregor, S.E. 1976. **Insect pollination of cultivated crop plants**. USDA, Agriculture Handbook n. 494, 411p.
- Michener, C.D. 2000. **The bees of the world**. Baltimore, The Johns Hopkins University Press, 913p.
- Milfont, M.O.; Rocha, E.E.M.; Lima, A.O.N. & Freitas, B.M. 2013. Higher soybean production using honeybee and wild pollinators, a sustainable alternative to pesticides and autopolination. **Environmental Chemistry Letters**, 11, 335-341.
- Millennium Ecosystem Assessment, 2005. **Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis**. Washington, DC, World Resources Institute, 100p.
- Moura, J.I.L.; Cividanes, F.J.; Santos, F.L.P. & Valle, R.R. 2008. Polinização do dendezeiro por besouros no sul da Bahia. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, 43(3), 289-294.
- Moure, J.S. & Sakagami, S.F. 1962. As abelhas sociais do Brasil (*Bombus* Latr.) (Hymenoptera, Apoidea). **Studia Entomologica**, 5, 65-194.
- Myers, N. 2003. The nature of nature's economy. **Nature**, 416, 788-789.
- Neumann, P. & Carreck, N.L. 2010. Honey bee colony losses. **Journal of Apiculture Research**, 49, 1-6.
- Nunes-Silva, P.; Hrnir, M. & Imperatriz-Fonseca, V.L. 2010. A polinização por vibração. **Oecologia Australis**, 14(1), 140-151.
- Ollerton, J.; Winfree, R. & Tarrant, S. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? **Oikos**, 120, 321-326.
- Ollerton, J.; Price, V.; Armbruster, S.W.; Memmott, J.; Watts, S.; Waser, N.M.; Totland, Ø.; Goulson, D.; Alarco, R.; Stout, J.C. & Tarrant, S. 2012. Overplaying the role of honey bees as pollinators: A comment on Aebi and Neumann (2011). **Trends in Ecology and Evolution**, 27(3), 141-142.
- Oldroyd, B.P. 2007. What's killing american honey bees? **PLoS Biol**, 5(6), e168.
- Osborne, J.L.; Williams, I.H. & Corbet, S.A. 1991. Bees, pollination and habitat change in the European Community. **Bee World**, 72, 99-116.
- O'Toole, C. & A. Raw. 1991. **Bees of the world**. London, Blandford, 192p.
- Paranhos, B.A.J.; Walder, J.M.M. & Marchini, L.C. 1998. Densidade de colmeias de abelhas africanizadas, *Apis mellifera* L. 1758 (Hymenoptera: Apidae), para polinizar maçã cv. Anna. **Scientia Agricola**, 55(3), 55-359. Disponível em: <http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0103-90161998000300002&lng=en&nrm=iso>. Acessado em 11 de fevereiro de 2013.
- Pettis, J.S. & Delaplane, K.S. 2010. Coordinated responses to honey bee decline in the USA. **Apidologie**, 41, 256-263.
- Posey, D.A. 1986. Etnoentomologia de Tribos Indígenas da Amazônia. In: Ribeiro, D. (Ed.), Ribeiro B.G. (Coord.), **Suma Etnológica Brasileira**, 1, 14: 251-271.
- Potts, S.G.; Biesmeijer, J.C.; Kremen, C.; Neumann, P.; Schweiger, O. & Kunin, W.E. 2010. Global pollinator declines: Trends, impacts and drivers. **Trends in Ecology & Evolution**, 25, 345-353.
- Ratnieks, F.L.W. & Carreck, N.L. 2010. Clarity on Honey Bee Collapse? **Science**, 327(5962), 152-153.
- Rizzardo, R.A.G.; Milfont, M.O.; Silva, E.M.S. & Freitas, B.M. 2012. *Apis mellifera* pollination improves agronomic productivity of anemophilous castor bean (*Ricinus communis*). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 84, 605-608.
- Roubik, D.W. 1995. **Pollination of Cultivated Plants in the Tropics**. Rome, Italy, Food and Agriculture Organization of the United Nations, 198p.
- Rucker, R.R.; Thurman, W.N. & Burgett, M. 2012. Honeybee pollination markets and the internalization of reciprocal benefits. **American Journal of Agronomic Economy**, 94(4), 956-977.
- Sadeh, A.; Shmida, A. & Keasar, T. 2007. The carpenter bee *Xylocopa pubescens* as an agricultural pollinator in greenhouses. **Apidologie**, 38(6), 508-517.
- Sampson, B.J.; Cane, J.H.; Kirker, G.T.; Stringer, S.J. & Spiers, J.M. 2009. Biology and management potential for three orchard bee species (Hymenoptera: Megachilidae): *Osmia ribifloris* Cockerell, *O. lignaria* (Say) and *O. chalybea* Smith, with emphasis on the former. **Acta Horticulturae**, 810, 549-556.
- Saraiva, A.M.; Acosta, A.L.; Giannini, T.C.; Imperatriz-Fonseca, V.L. & De Marco Jr., P. 2012. *Bombus terrestris* na América do Sul: Possíveis rotas de invasão deste polinizador exótico até o Brasil. p. 315-334. In: Imperatriz-Fonseca, V.L.; Canhos, D.A.L.; Alves, D.A. & Saraiva,

- A.M. (Org.). **Polinizadores no Brasil: Contribuição e Perspectivas para a Biodiversidade, Uso Sustentável, Conservação e Serviços Ambientais**. 1ª ed. São Paulo, EDUSP, 488pp.
- Silveira, F.A.; Melo, G.A.R. & Almeida, E.A.B. 2002. **Abelhas brasileiras: sistemática e identificação**. Belo Horizonte, 253p.
- Steffan-Dewenter, I.; Potts, S.G. & Packer, L. 2005. Pollinator diversity and crop pollination services are at risk. **Trends in Ecology and Evolution**, 20(12), 651-652
- Sousa, R.M. 2003. **Polinização do meloeiro (*Cucumis melo* L.) por abelhas melíferas (*Apis mellifera* L.): requerimentos da cultura e manejo das colônias**. Tese de Doutorado – Universidade Federal do Ceará, Fortaleza. 119 p.
- Souza, R.L.R.; Veiga, A.S. & Ramos, E.J.A. 2000. **Amarelecimento fatal do dendezeiro: identificação prática**. Belém, Denpasa, 27p.
- Southwick, E.E. & Southwick, Jr.L. 1992 Estimating the economic value of honey bees (Hymenoptera: Apidae) as agricultural pollinators in the United States. **Journal of Economic Entomology**, 85, 621-633.
- Syed, R.A. 1979. Studies on oil palm pollination by insects. **Bulletin of Entomological Research**, 69, 213-224.
- Torchio, P.F. 1976. Use of *Osmia lignaria* Say (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae) as a pollinator in an apple and prune orchard. **Journal of Kansas Entomological Society**, 49, 475-482.
- Torchio, P.F. 1979. Use of *Osmia lignaria* Say as a pollinator of caged almond in California. **Bulletin of the Maryland Agricultural Experiment Station, Miscellaneous Publications**, 1, 285-293.
- Torchio, P.F. 1984. Field experiments with the pollinator species, *Osmia lignaria propinqua* Cresson (Hymenoptera: Megachilidae) in apple orchards: III, 1977 studies. **Journal of Kansas Entomological Society**, 57, 517-521.
- Torretta, J.P.; Medan, D. & Abrahamovich, A.H. 2006. First record of the invasive bumblebee *Bombus terrestris* (L.) (Hymenoptera, Apidae) in Argentina. **Transactions of the American Entomological Society**, 132(3&4), 285-289.
- Trindade, M.S.A.; Sousa, A.H; Vasconcelos, W.E.; Freitas, R.S.; Silva A.M.A; Pereira D.S.; Maracajá, P.B.2004. Avaliação da polinização e estudo comportamental de *Apis mellifera* L. na cultura do meloeiro em Mossoró, RN. **Revista de Biologia e Ciências da Terra**, (1), 10p.
- Venturieri, A.; Fernandes, W.R.; Boari, A.J. & Vasconcelos, M.A. 2009. Relação entre ocorrência do amarelecimento fatal do dendezeiro (*Elaeis guineensis* Jacq.) e variáveis ambientais no Estado do Pará. In: XIV Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto, 2009, Natal. **Anais**. INPE, 523-53.
- Vilhena, A.M.G.F. & Augusto, S.C. 2007. Polinizadores da aceroleira *Malpighia emarginata* DC (Malpighiaceae) em área de Cerrado no Triângulo Mineiro. **Bioscience Journal**, 23(1), 14-23.
- Wiese, H.O. 1981. O trabalho das abelhas em macieiras. **Apicultura no Brasil**, 1(2), 7-9.
- Williams, I.H. 1994 The dependences of crop production within the European Union on pollination by honey bees. **Agriculture Zoology Reviews**, 6, 229-257.
- Winter, K.; Adams, L.; Thorp, R.; Inouye, D.; Day, L. & Ascher, J. 2006. Importatio of non-native bumble bees into North America: potential consequences of using *Bombus terrestris* and other non-native bumble bees for greenhouse crop pollination in Canada, Mexico and United States. **White Paper of the North American Pollinator Campaign (NAPPC)** p 1-31. Disponível em <http://www.pollinator.org/Resources.BEEIMPORTATION_AUG2006.pdf>. Acessado em 07 de março de 2013.
- Young, A.M. 1994. **The chocolate tree: a natural history of cacao**. Washington, DC, Smithsonian Institution Press, 200pp.



Foto: Günter Gerlach

* Capítulo 22 *

Polinização e demografia de espécies vegetais

Silvana Buzato

Departamento de Ecologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo – Rua do Matão, travessa 14, 321 – CEP: 05508-090 – São Paulo-SP. e-mail: sbuzato@usp.br

Interações planta-animal são elementos comuns às populações vegetais e podem influenciar os componentes associados ao desempenho da planta. Por exemplo, para a formação de sementes, a maioria das angiospermas depende de polinização. No entanto, a produção de sementes representa um dos componentes de desempenho do indivíduo, visto que correlações entre parâmetros da história de vida determinam o desempenho final. Neste sentido, a análise conjunta da fecundidade, crescimento e sobrevivência dos indivíduos seria muito mais adequada para representar o desempenho das plantas. Resultados indicam que, na presença de conflitos na alocação de recursos entre crescimento e reprodução ou quando a população se encontra muito acima da capacidade de suporte, o aumento na polinização e produção de sementes compromete o crescimento e a reprodução futura, reduzindo a taxa de crescimento populacional (λ). Adicionalmente, sob condições de escassez de sítios para germinação de sementes e recrutamento das plântulas, o aumento na polinização e produção de sementes não aumentaria o λ . No Brasil, informações sobre história natural e polinização devem auxiliar a seleção de sistemas de estudo para abordar temas de grande interesse da ecologia, integrando observações sobre polinização e fecundidade aos demais componentes do ciclo de vida da planta, a fim de estimar os efeitos dessas variações sobre o λ . Tal abordagem iniciará uma nova fase nos estudos entre planta e polinizadores na qual os efeitos da polinização não serão restritos à produção de sementes/flores, mas estendidos às populações vegetais.

Introdução

Em sua maioria, plantas são organismos estáticos, uma vez que vivem fixas ao substrato, sendo suas abundâncias reguladas pelas condições locais do ambiente (Bradshaw 1972; Harper 1977). Interações entre plantas e animais são comuns às populações vegetais, sendo vários componentes associados ao ciclo de vida das plantas determinados por interações biológicas (Schemske & Horvitz 1988; Doak 1992; Passos & Oliveira 2002). Para as angiospermas podemos mencionar dois momentos críticos no ciclo de vida da planta nos quais animais influenciam o desempenho do indivíduo ao deslocar, no espaço, estruturas reprodutivas – a polinização e a dispersão de sementes (Herrera 2002; Pellmyr 2002). Distinta da dispersão de sementes, a polinização é caracterizada pela transferência de grãos de pólen (micrósporo) a sítios altamente específicos (superfície do estigma), sendo esta uma etapa preliminar à ocorrência da fertilização do saco embrionário e ao desenvolvimento do óvulo em semente (Proctor *et al.* 1996). As discussões sobre os mecanismos de polinização e o papel dos dispersores de pólen na evolução dos sistemas reprodutivos e na diversidade das angiospermas têm sido muito fomentadas pela necessidade de precisão na transferência de pólen para a produção de sementes (Wilson & Thomson 1996; Alcantara & Lohmann 2010; Christianini *et al.* 2013; Van der Niet *et al.* 2014).

Apesar de estimativas indicarem que aproximadamente 90% das espécies de angiospermas dependem de animais para polinização (Buchmann & Nabhan 1996; Ollerton *et al.* 2011), esta é um processo cheio de incertezas, sendo que somente uma pequena quantidade de pólen removido das flores pelos visitantes florais alcança os estigmas de flores coespecíficas (Harder & Johnson 2008;

Richards *et al.* 2009). Quantidade e/ou qualidade inadequadas de pólen transferido ao estigma podem reduzir o sucesso reprodutivo das plantas via redução na quantidade e/ou qualidade de sementes – fenômeno conhecido como limitação polínica (Bierzychudek 1981; Horvitz & Schemske 1988; Burd 1994; Ashman *et al.* 2004). Entre as possíveis causas para a ocorrência de limitação polínica estão a carência e/ou ineficiência dos visitantes florais, a coleta e o uso de pólen para alimentação da prole por várias espécies de visitantes florais, a deposição de pólen em estruturas florais distintas do estigma e a baixa sobrevivência do pólen ou tubos polínicos depositados no estigma (Murcia & Feinsinger 1996; Wilcock & Neiland 2002; Lopes & Buzato 2007; Harder & Aizen 2010).

A comparação da frutificação e/ou produção de sementes entre flores com adição de pólen sobre o estigma e as mantidas sob condições naturais de polinização indica que aproximadamente 60% das espécies estudadas estão sob efeitos de limitação polínica (Burd 1994; Larson & Barrett 2000; Ashman *et al.* 2004). A variação na produção de sementes oriunda de limitação polínica, por ser mediada pela interação com os polinizadores, oferece condições únicas para que ocorra seleção de características florais e de sistemas reprodutivos (Capítulos 2 e 3) (Jain 1976; Morgan *et al.* 2005; Harder & Johnson 2008; Muchhala *et al.* 2010), determinando o grau de dependência entre as plantas e seus polinizadores (Feinsinger 1983; Vanhoenacker *et al.* 2013).

Os efeitos da polinização na produção de sementes podem ser quantificados em diversos níveis – flor, indivíduo, população e comunidade (Kotliar & Wiens 1990; Burd 1994) –, no entanto são ainda raros os estudos que envolvem grandes escalas espaciais e/ou temporais (Burd 1994; Ashman *et al.*

2004; Wolowski *et al.* 2013). Este fato tem contribuído para manter lacunas de conhecimento sobre a importância da polinização na dinâmica e persistência das populações vegetais ou estruturação de comunidades (Calvo 1993; Bond 1994; Aizen & Rovere 2010), havendo fortes recomendações para aumentar o número de estudos sobre polinização e demografia de espécies vegetais (Ashman *et al.* 2004; Knight *et al.* 2005). Estas recomendações se sustentam no fato de que a produção de sementes é somente um dos componentes determinantes do *fitness* do indivíduo. Correlações positivas ou negativas entre diferentes parâmetros da história de vida poderiam afetar o equilíbrio entre reprodução atual e futura dos indivíduos e/ou reprodução atual e crescimento e sobrevivência dos indivíduos. Este fato tem suporte no pressuposto central da teoria de história de vida dos organismos, que considera existir limitação na quantidade de recursos disponíveis às diferentes funções (crescimento, reprodução e sobrevivência). Como consequência, conflitos na alocação de recursos entre funções são previstos (Stearns 1992). Portanto, para que o efeito da polinização seja conhecido nos níveis de indivíduo e população, deveríamos considerar as possíveis correlações positivas ou negativas entre os diferentes componentes que caracterizam a história de vida das plantas e que determinam o *fitness* total (Metcalf & Pavard 2006).

O elo de ligação entre o indivíduo e a população estabelecido pelo ciclo de vida

A fim de incorporar os efeitos da polinização que ocorre nas flores de um indivíduo sobre a dinâmica das populações, todo o ciclo de vida da planta deve ser considerado (Ashman *et al.* 2004). Como descrito por Caswell (2001), o ciclo de vida é a unidade

fundamental para descrição de um organismo e pode ser representado graficamente e transposto a uma das ferramentas mais usadas em estudos populacionais – a matriz de projeção populacional (Fig. 22.1). Para construir a caracterização gráfica do ciclo de vida é necessário: 1) definir os estádios morfológicos ou de tamanho que descrevem o ciclo de vida do organismo (i.e., *i*-estádios); 2) definir o intervalo de projeção (i.e., a unidade de tempo em que serão repetidas as amostragens para avaliar as mudanças demográficas (t , $t+1$)); 3) delimitar cada estágio em um compartimento (N), numerando-os de 1 a n , sendo que, frequentemente, o primeiro compartimento é atribuído às sementes ou plântulas; 4) inserir entre os compartimentos uma seta se um indivíduo no estágio i no tempo t contribuir com indivíduos (por crescimento ou reprodução) para o estágio j no tempo $t+1$; e um arco se um indivíduo no estágio i no tempo t contribuir com indivíduos para o estágio i no tempo $t+1$; 5) denominar cada arco ou seta por um coeficiente – o coeficiente a_{ij} de N_j para N_i indica o número de indivíduos no estágio i no momento $t+1$ por indivíduos no estágio j no tempo t . Estes coeficientes são as probabilidades de transição ou os resultados da reprodução (fecundidade).

O diagrama de descrição do ciclo de vida pode ser representado na matriz de projeção populacional $\mathbf{A}$, na equação $\mathbf{n}(t+1) = \mathbf{A}\mathbf{n}(t)$, onde: $\mathbf{n}(t)$ é o vetor de todos os indivíduos na população no momento t , classificados por estádios; $\mathbf{n}(t+1)$ é o vetor de todos os indivíduos no próximo intervalo de tempo. $\mathbf{A}$ é a matriz que mostra como os indivíduos em um dado estágio e, em um dado momento, contribuem com indivíduos para cada compartimento em uma unidade de tempo posterior. As colunas da matriz mostram os estádios no tempo t e as linhas, os estádios no tempo $t+1$ (Fig. 22.1). Como exemplo, para a leitura da matriz, menciono

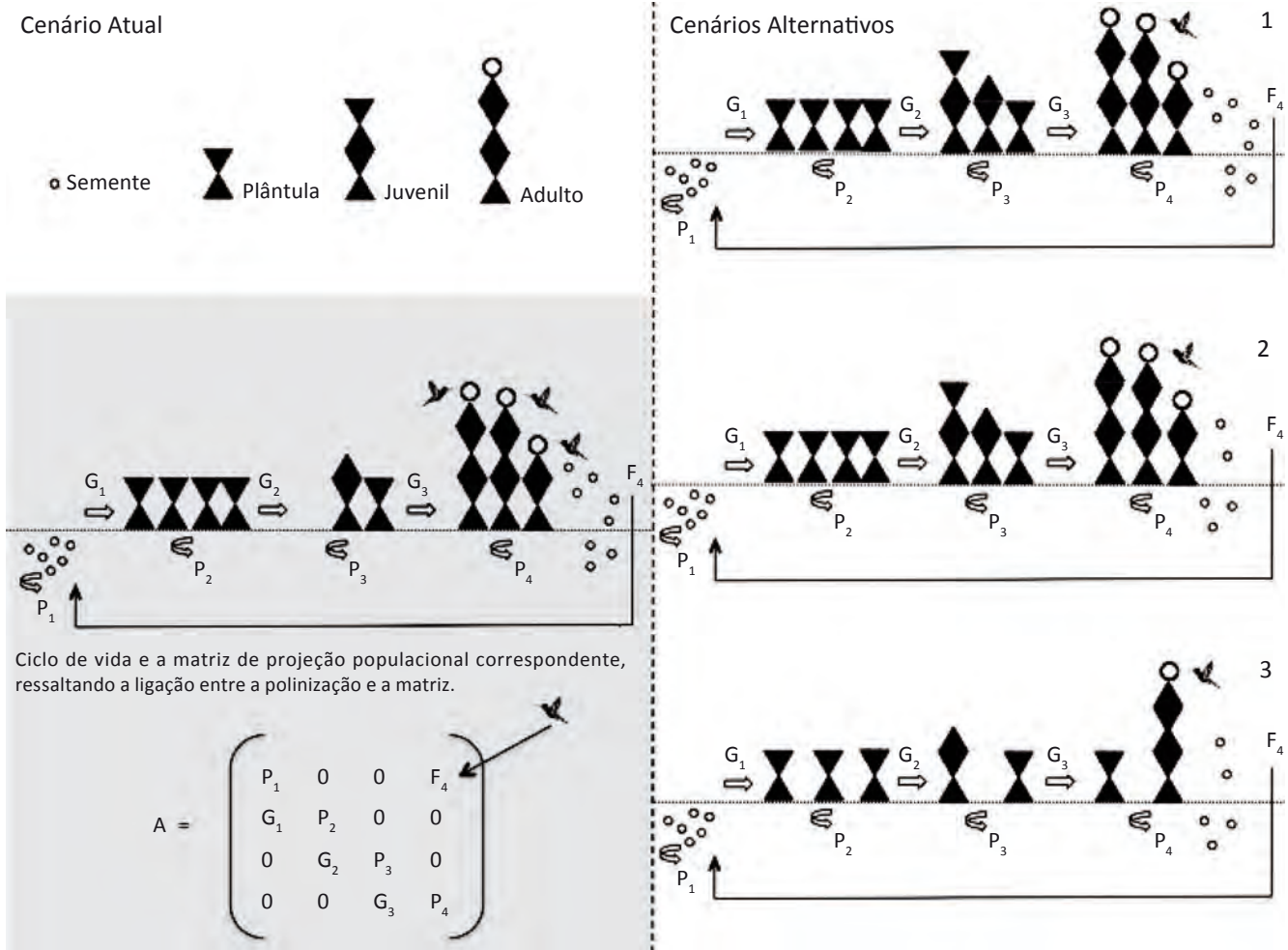


Figura 22.1 Lado esquerdo em cinza: diagrama de um ciclo de vida de uma planta hipotética, ilustrando os estádios envolvidos na dinâmica de populações: sementes, plântulas, indivíduos jovens e adultos em um cenário atual. As setas representam as probabilidades de transição de um estádio para outro ou de manutenção em um mesmo estádio. A matriz de projeção correspondente está representada abaixo do ciclo de vida. Lado direito: diagrama de um ciclo de vida de uma planta hipotética, ilustrando três cenários alternativos devido: (1) redução na abundância de polinizadores, mas sem alteração na produção de sementes e nos demais elementos do ciclo de vida da planta. Sob tais condições, $\lambda_{\text{cenário atual}}$ poderia ser igual ao $\lambda_{\text{cenário alternativo}}$; (2) redução na abundância de polinizadores e na produção de sementes, mas demais elementos do ciclo de vida da planta se mantêm inalterados. Sob tais condições, $\lambda_{\text{cenário atual}}$ poderia ser igual ao $\lambda_{\text{cenário alternativo}}$; (3) redução na abundância de polinizadores, na produção de sementes e nos demais elementos do ciclo de vida da planta. Sob tais condições, $\lambda_{\text{cenário atual}}$ poderia ser maior que o $\lambda_{\text{cenário alternativo}}$.

a segunda linha, primeira coluna (célula G_1), que apresenta a transição de sementes para plântulas e que envolve os eventos de dispersão, sobrevivência das sementes no solo e germinação. A matriz de transição é uma forma de resumir as condições demográficas para um dado ambiente, visto que os parâmetros de análise da matriz (autovetores e autovalores) podem

ser interpretados biologicamente. A matriz resume como o ambiente atua na população, ao longo do tempo, mudando o número e a distribuição relativa de indivíduos nos diferentes estádios. Por exemplo, o autovalor dominante corresponde à taxa de crescimento populacional (λ), uma medida de desempenho médio dos indivíduos e do sucesso demográfico da

espécie em um dado ambiente. Valores de $\lambda > 1$, < 1 e $= 1$ indicam, respectivamente, o aumento, o decréscimo e a estabilidade no tamanho da população. Adicionalmente, os valores de sensibilidade e estabilidade medem como mudanças absolutas ou proporcionais em elementos da matriz afetam a taxa de crescimento populacional. Para descrições adicionais sobre análise e interpretação biológica dos modelos matriciais, consultar Horvitz & Schemske (1995), Caswell (2001) e Crone *et al.* (2011).

A coleta de dados para avaliar os efeitos demográficos da polinização

Em estudos demográficos, é comum a delimitação de parcelas em locais que apresentam variações ambientais associadas a fatores bióticos e abióticos. Dentro de cada parcela, todos os indivíduos são marcados e numerados, sendo posteriormente mapeados usando-se um sistema de coordenadas geográficas. Estas parcelas são acompanhadas por pelo menos três intervalos de projeção, podendo estes ser de meses ou anos, dependendo das características do ciclo de vida da planta. Em cada censo as plântulas são contadas e mapeadas, bem como são realizadas medidas de tamanho e reprodução de todos os indivíduos na parcela. Tais informações são usadas para gerar as estimativas de sobrevivência, crescimento e reprodução na população. A classificação dos estádios para caracterizar a estrutura da população é feita a partir das mudanças de tamanho dos indivíduos entre censos, bem como da relação entre o tamanho do indivíduo e a reprodução. A definição do número de estádios varia de espécie para espécie, porém é comum encontrarmos pelo menos quatro estádios: sementes, plântulas, indivíduos vegetativos não reprodutivos e indivíduos reprodutivos (Fig. 22.1).

Dentro de tais parcelas, o elo entre a polinização e a demografia é estabelecido através da produção de sementes (fecundidade). Mudanças na abundância de polinizadores e polinização poderiam experimentalmente ser produzidas pelo ensacamento das flores, sendo suas consequências quantificadas na produção de sementes dos indivíduos. Essas variações na produção de sementes poderiam afetar o número de plântulas, bem como o crescimento e a reprodução dos indivíduos em censos posteriores, afetando os demais componentes do ciclo de vida da planta e os valores de λ (Fig. 22.1, cenários alternativos). Para exemplos detalhados de estudos semelhantes, consultar Lopes (2007) e Price *et al.* (2008).

Os efeitos conhecidos da polinização sobre a demografia

Ainda são raros os estudos sobre os efeitos da polinização na demografia das plantas (Tab. 22.1). Segundo a descrição dos sistemas de estudos, a maioria das espécies estudadas é herbácea, ocorre em regiões temperadas e apresenta sistema reprodutivo autoincompatível e dependência de polinizadores (abelhas) para a produção de sementes. Adicionalmente, a importância do estágio de sementes para a demografia é reforçada pela ausência de propagação clonal. A produção de sementes é também limitada pela polinização, sendo esperado que um aumento na polinização aumente a produção de sementes e tenha consequências positivas para o crescimento populacional.

Considerando os resultados destes estudos, temos a indicação de que conflitos na alocação de recursos entre os componentes da história de vida do organismo, escassez de sítios para germinação

Tabela 22.1 Ocorrência, características biológicas e efeitos demográficos da polinização para oito espécies vegetais

Espécie	Família	Distribuição	Ambiente	Forma de vida	Propagação clonal	Sistema reprodutivo	Polinizadores	Polinização e demografia λ_{AP} vs. λ_{NP}
<i>Arisaema tri-phyllum</i> (L.) Schott ¹	Araceae	TE	floresta	erva	presente	autoincompatível	moscas	$\lambda_{AP} > \lambda_{NP}$
<i>Cytisus scoparius</i> (L.) Link ²	Fabaceae	Intro. USA	campo	arbusto	ausente	autocompatível	abelhas	$\lambda_{AP} > \lambda_{NP}$
<i>Cytisus scoparius</i> (L.) Link ³	Fabaceae	Intro. USA	urbano	arbusto	ausente	autocompatível	abelhas	$\lambda_{AP} > \lambda_{NP}$
<i>Lathyrus vernus</i> L. Bernh. ⁴	Fabaceae	TE	floresta	erva	ausente	autocompatível	abelhas	$\lambda_{AP} < \lambda_{NP}$
<i>Primula veris</i> L. ⁵	Primulaceae	TE	campo	erva	ausente	autoincompatível	abelhas	$\lambda_{AP} = \lambda_{NP}$
<i>Tolunnia variegata</i> (Sw.) Braem ⁶	Orchidaceae	TR	floresta	erva	presente	autoincompatível	abelhas	$\lambda_{AP} > \lambda_{NP}$
<i>Trifolium dasyphyllum</i> Torr. & A. Gray ⁷	Fabaceae	TE	campo	erva	ausente	autoincompatível	abelhas	$\lambda_{AP} = \lambda_{NP}$
<i>Trifolium parryi</i> A. Gray ⁸	Fabaceae	TE	campo	erva	ausente	autoincompatível	abelhas	$\lambda_{AP} \approx \lambda_{NP}$
<i>Trillium grandiflorum</i> (Michx.) Salisb. ⁹	Melanthiaceae	TE	floresta	erva	ausente	autoincompatível	abelhas	$\lambda_{AP} = \lambda_{NP}$

Referências: ¹ Bierzychudek 1982; ²⁻³ Parker 1997; ⁴ Ehrlén & Eriksson 1995; ⁵ Garcia & Ehrlén 2002; ⁶ Calvo 1993; ⁷⁻⁸ Geib & Galen 2012; ⁹ Knight 2004. Intro: introduzida; TE: temperada; TR: tropical. Polinização: λ_{AP} : adição de pólen ou polinizadores, λ_{NP} : condições naturais de polinização.

de sementes e recrutamento das plântulas podem reduzir as chances de encontrar efeitos positivos da polinização sobre a demografia (Calvo 1993; Ehrlén & Eriksson 1995; Price *et al.* 2008). Por outro lado, em populações com número de indivíduos abaixo de seus valores de capacidade de suporte, o aumento na polinização poderia ter consequências positivas para o λ (Parker 1997). Considerando a complexidade de respostas oriundas das relações entre polinizadores, polinização e produção de sementes (Waites & Agren 2004; Price *et al.* 2005; Harder & Routley 2006; Richards *et al.* 2009), bem como entre a produção de sementes e demografia (Horvitz & Schemske 1995; Price *et al.* 2008; Horvitz *et al.* 2010), podem ser raros os momentos no espaço e no tempo em que concomitantemente polinizadores afetam positivamente a produção de sementes e a produção de sementes afeta positivamente as taxas de crescimento populacional. O desenvolvimento teórico e analítico dos modelos demográficos tem aumentado o poder de revelar tais momentos (veja Horvitz *et al.* 2010).

Conclusão

Sabemos que a compreensão dos sistemas biológicos depende muito de nossa habilidade em determinar o quanto interações biológicas impõem limites à ocorrência e à distribuição dos organismos (Janzen 1970; Leigh *et al.* 2004). Tal assunto se torna ainda mais relevante em regiões tropicais, uma vez que a origem e a manutenção da biodiversidade podem ser fortemente mediadas por interações biológicas (Janzen 1970; Schemske *et al.* 2009).

A compreensão dos efeitos da polinização sobre a demografia de plantas está apenas em seu início. Até este momento, as semelhanças nas características biológicas das espécies estudadas inviabilizam

análises comparativas ou inferências sobre a importância relativa dos diferentes sistemas sexuais ou polinizadores sobre a taxa de crescimento populacional (λ). Para alterar esse contexto precisamos ampliar as escalas espaciais e temporais dos estudos sobre polinização.

No Brasil, temos excelentes estudos sobre biologia reprodutiva e polinização de espécies que favorecem a escolha de sistemas de estudo adequados para investigar os efeitos demográficos da polinização. Tal investigação poderia ser usada para testar hipóteses e aprofundar o conhecimento sobre questões clássicas na área. Por exemplo, utilizando sistemas de polinização compostos por várias espécies de polinizadores poderíamos verificar se diferenças nas eficiências de polinização entre os vetores seriam traduzidas na demografia. Há indícios de que mesmo pequenas diferenças no regime de polinização (composição e abundância) tenham o potencial de produzir efeitos demográficos mensuráveis (Herrera 2000). Tais efeitos certamente influenciariam o perfil dos sistemas de polinização quanto ao grau de dependência entre as plantas e seus polinizadores (Feinsinger 1983; Vanhoenacker *et al.* 2013).

Agradecimentos

À Patrícia Gabryela Moreira e Joice Iamara Nogueira, pela leitura prévia deste manuscrito. Aos editores, André Rech, Isabel Cristina Machado, Kayna Agostini e Paulo Eugênio Oliveira, por terem organizado este livro e me fornecido a oportunidade de participar. A Marlies e Ivan Sazima, por terem fornecido condições adequadas de trabalho que valorizam a importância do conhecimento sobre História Natural, favorecendo os questionamentos e a produção de conhecimento sobre a interação planta-polinizador.

Referências bibliográficas

- Aizen, M.A. & Rovere, A.E. 2010. Reproductive interactions mediated by flowering overlap in a temperate hummingbird-plant assemblage. **Oikos**, 119, 696-706.
- Alcantara, S. & Lohmann L.G. 2010. Evolution of floral morphology and pollination system in Bignoniaceae (Bignoniaceae). **American Journal of Botany**, 97, 782-796.
- Ashman, T.L.; Knight, T.M.; Steets, J.A.; Amarasekare, P.; Burd, M.; Campbell, D.R.; Dudash, M.R.; Johnston, M.O.; Mazer, S.J.; Mitchell, R. J.; Morgan, M.T. & Wilson, W.G. 2004. Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. **Ecology**, 85, 2408-2421.
- Bierzychudek, P. 1981. Pollinator limitation of plant reproductive effort. **American Naturalist**, 117, 838-840.
- Bond, W.J. 1994. Do mutualisms matter? Assessing the impact of pollinator and disperser disruption on plant extinction. **Philosophical Transactions of the Royal Society Biological Sciences**, 344, 83-90.
- Buchmann, S.L. & Nabhan, G.P. 1996. **The forgotten pollinators**. Washington, Island Press, 292pp.
- Burd, M. 1994. Bateman's principle and plant reproduction: the role of pollen limitation in fruit and seed set. **Botanical Review**, 60, 83-139.
- Bradshaw, A.D. 1972. Some evolutionary consequences of being a plant. **Evolutionary Biology**, 5, 25-47.
- Calvo, R.N. 1993. Evolutionary demography of orchids: intensity and frequency of pollination and the cost of fruiting. **Ecology**, 74, 1033-1042.
- Caswell, H. 2001. **Matrix population models: construction, analysis and interpretation**. Massachusetts, Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, 722 pp.
- Christianini, A.V.; Forzza, R.C. & Buzato, S. 2013. Divergence on floral traits and vertebrate pollinators of two endemic *Encholirium* bromeliads. **Plant Biology**, 15, 360-268.
- Crone, E.E.; Menges, E.S.; Ellis, M.M.; Bell, T.; Bierzychudek, P.; Ehrlén, J.; Kaye, T.N.; Knight, T.M.; Lesica, P.; Morris, W.F.; Oostermeijer, G.; Quintana-Ascencio, P.F.; Stanley, A.; Ticktin, T.; Valverde, T. & Williams, J.L. 2011. How do plant ecologists use matrix population models? **Ecology Letters**, 14, 1-8.
- Doak, D.F. 1992. Lifetime impacts of herbivory for a perennial plant. **Ecology**, 73, 2086-2099.
- Ehrlén, J. & Eriksson, O. 1995. Pollen limitation and population growth in a herbaceous perennial legume. **Ecology**, 76, 652-656.
- Feinsinger, P. 1983. Coevolution and pollination. Pp. 282-310. In: Futuyma, D. J. & Slatkin, M. (eds.). **Coevolution**. Massachusetts, Sinauer, Sunderland, 555pp.
- Garcia, M.B. & Ehrlén, J. 2002. Reproductive effort and herbivory timing in a perennial herb: fitness components at the individual and population level. **American Journal of Botany**, 89, 1295-1302.
- Geib, J.C. & Galen, C. 2012. Tracing impacts of partner abundance in facultative pollination mutualisms: from individuals to population. **Ecology**, 93, 1581-1592.
- Harder, L.D. & Routley, M.B. 2006. Pollen and ovule fates and reproductive performance by flowering plants. Pp. 61-80. In: Harder, L.D. & Barrett, S.C.H. (eds.). **Ecology and evolution of flowers**. Oxford, Oxford University Press, 370pp.
- Harder, L.D. & Johnson, S.D. 2008. Function and evolution of aggregated pollen in angiosperms. **International Journal of Plant Sciences**, 169, 59-78.
- Harder, L.D. & Aizen, M.A. 2010. Floral adaptation and diversification under pollen limitation. **Philosophical Transactions of The Royal Society, Biological Sciences**, 365, 529-543.
- Harper, J.L. 1977. **Population Biology of Plants**. London, Academic Press, 892 pp.
- Herrera, C.M. 2000. Flower to seedling consequences of different pollination regimes in an insect-pollinated shrub. **Ecology**, 81, 15-29.
- Herrera, C.M. 2002. Seed dispersal by vertebrates. Pp. 185-208. In: Herrera, C.M. & Pellmyr, O. (eds.). **Plant-animal interactions - an evolutionary approach**. Oxford, Blackwell Science Publishing, 313pp.
- Horvitz, C.C. & Schemske, D.W. 1988. A test of the pollinator limitation hypothesis for a neotropical herb. **Ecology**, 69, 200-206.
- Horvitz, C.C. & Schemske, D.W. 1995. Spatiotemporal variation in demographic transitions of tropical understory herb: projection matrix analysis. **Ecological Monographs**, 65, 155-192.
- Horvitz, C.C.; Ehrlén, J. & Matlaga, D. 2010. Context-dependent pollinator limitation in stochastic environments: can increased seed set overpower the cost of reproduction in an understory herb? **Journal of Ecology**, 98, 268-278.
- Jain, S.K. 1976. The evolution of inbreeding in plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 7, 469-495.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and number of tree species in tropical forests. **American Naturalist**, 104, 501-528.
- Knight, T.M. 2004. The effects of herbivory and pollen limitation on a declining population of *Trillium grandiflorum*. **Ecological Applications**, 14, 915-928.
- Knight, T.M.; Steets, J.A.; Vamosi, J.C.; Mazer, S.J.; Burd, M.; Campbell, D.R.; Dudash, M.R.; Johnston, M.O.; Mitchell, R.J. & Ashman T.L. 2005. Pollen limitation of plant reproduction: pattern and process. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, 36, 467-497.

- Kotliar, N.B. & Wiens, J.A. 1990. Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. **Oikos**, 59, 253-250.
- Larson, B.M.H. & Barrett, S.C.H. 2000. A comparison of pollen limitation in flowering plants. **Biological Journal of the Linnean Society**, 69, 503-520.
- Leigh, E.G.; Davidar, P.; Dick, C.W.; Puyravaud, J.P.; Terborgh, J.; Sttege H. & Wright, S.J. 2004. Why do some tropical forests have so many species of trees? **Biotropica**, 36, 447-473.
- Lopes, L.E. & Buzato, S. 2007. Variation in pollinator assemblages in fragmented landscape, and its effects on reproductive stages of a self-incompatible treelet, *Psychotria suterella* (Rubiaceae). **Oecologia**, 154, 305-314.
- Lopes, L.E. 2007. Densidade de recursos florais em múltiplas escalas espaciais: consequências para a interação planta-polinizador e demografia de *Abutilon rufinerve* (Malvaceae). **Tese de Doutorado**. Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo. 106pp.
- Metcalf, C.J.E. & Pavard, P. 2006. Why evolutionary biologists should be demographers. **Trends in Ecology and Evolution**, 22, 205-212.
- Morgan, M.T.; Wilson, W.G. & Knight, T.M. 2005. Plant population dynamics, pollinator foraging, and the selection of self-fertilization. **American Naturalist**, 166, 169-183.
- Muchhala, N.; Brown, Z.; Armbruster, W.S. & Potts, M.D. 2010. Competition drives specialization in pollination systems through costs to male fitness. **American Naturalist**, 176, 732-743.
- Murcia, C. & Feinsinger, P. 1996. Interspecific pollen loss by hummingbirds visiting flower mixtures: effects of floral architecture. **Ecology**, 77, 550-560.
- Ollerton, J.; Winfree, R. & Tarrant, S. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? **Oikos**, 120, 321-326.
- Parker, I.M. 1997. Pollinator limitation of *Cytisus scoparius* (Scotch Broom), an invasive exotic shrub. **Ecology**, 78, 1457-1470.
- Passos, L. & Oliveira, P.S. 2002. Ants affect the distribution and performance of seedlings of *Clusia criuva*, a primarily bird-dispersed rain forest tree. **Journal of Ecology**, 90, 517-528.
- Pellmyr, O. 2002. Pollination by animals. Pp. 157-184. In: Herrera, C. M. & Pellmyr, O. (eds.). **Plant-animal interactions – an evolutionary approach**. Oxford, Blackwell Science Publishing, 313pp.
- Price, M.V.; Waser, N.M.; Irwin, R.E.; Campbell, D.R. & Brody, A.K. 2005. Temporal and spatial variation in pollination of a montane herb: a seven-year study. **Ecology**, 86, 2106-2116.
- Price, M.V.; Campbell, D.R.; Waser, N.M. & Brody, A.K. 2008. Bridging the generation gap in plants: pollination, parental fecundity, and offspring demography. **Ecology**, 89, 1596-1604.
- Proctor, M.; Yeo, P. & Lack, A. 1996. **The natural history of pollination**. Great Britain, HarperCollins Publishers, 479pp.
- Richards, S.A.; Williams, N.M. & Harder, L.D. 2009. Variation in pollination: causes and consequences for plant reproduction. **American Naturalist**, 174, 382-398.
- Schemske, D.W. & Horvitz, C.C. 1988. Plant-animal interactions and fruit production in a neotropical herb: a path analysis. **Ecology**, 69, 1128-1137.
- Schemske, D.W.; Mittelbach, G.G.; Cornell, H.V.; Sobel, J.M. & Roy, K. 2009. Is there a latitudinal gradient in the importance of biotic interactions? **Annual Review of Ecology and Systematics**, 40, 245-269.
- Stearns, S.C. 1992. **The evolution of Life Histories**. Oxford, UK, Oxford University Press, 253 pp.
- Van der Niet, T.; Peakall, R. & Johnson, S.D. 2014. Pollinator-driven ecological speciation in plants: new evidences and future perspectives. **Annals of Botany**, 113, 199-212.
- Vanhoeacker, D.; Agren, J. & Ehrlén, J. 2013. Non-linear relationship between intensity of plant-animal interactions and selection strength. **Ecology Letters**, 16, 198-205.
- Waites, A.R. & Agren, J. 2004. Pollinator visitation, stigmatic pollen loads and among-population variation in seed set in *Lythrum salicaria*. **Journal of Ecology**, 92, 512-526.
- Wilcock, C. & Neiland, R. 2002. Pollination failure in plants: why it happens and when it matters. **Trends in Plant Science**, 7, 270-277.
- Wilson, P. & Thomson, J.D. 1996. How do flowers diverge? Pp. 88-111. In: Lloyd, D.G. & Barrett, S.C.H. (eds.). **Floral biology-Studies on floral evolution in animal-pollinated plants**. New York, Chapman & Hall, 410pp.
- Wolowski, M.; Ashman, T.L. & Freitas, L. 2013. Community-wide assessment of pollen limitation in hummingbird-pollinated plants of a tropical montane rain Forest. **Annals of Botany**, 112, 903-910.



Foto: André Rodrigo Rech

* Capítulo 23 *

Conservação dos polinizadores

Isabel Alves dos Santos¹, Marcelo Aizen² e Cláudia Inês da Silva^{3,4}

¹ Departamento de Ecologia, IB-USP – Rua do Matão, 321, trav. 14 – CEP: 05508-900 – São Paulo-SP – Brasil. e-mail: isabelha@usp.br

² Laboratorio Ecotono, Universidad Nacional del Comahue, Centro Regional Universitario de Bariloche – Quintral, 1.250 – Bariloche, 8.400 – Rio Negro – Argentina. e-mail: marcelo.aizen@gmail.com

³ Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto-USP – Avenida dos Bandeirantes, 3.900 – CEP: 14040-901 – Ribeirão Preto-SP – Brasil.

⁴ Universidade Federal do Ceará – Avenida Mister Hull, s/n – CEP: 60455-970 – Fortaleza-CE – Brasil. e-mail: claudia.silva@ufc.br

A polinização é um processo ecológico fundamental para as plantas que necessitam da transferência dos grãos de pólen para fertilizar e se reproduzir. Na natureza isso é verdadeiro para maioria das plantas com flores, incluindo muitas espécies cultivadas. Assim, os polinizadores são nossos parceiros, aumentando a produção de muitos frutos e sementes consumidos pelo homem. Mas esta fauna, como quase toda biota, está ameaçada pelo intenso e descuidado uso da terra. Já existem relatos de polinizadores extintos e dos prejuízos subsequentes. Entretanto, para a natureza, o maior problema está nas reações em cadeia que são provocadas quando elementos chave de uma rede de interação são excluídos. Neste capítulo apresentamos os problemas mais críticos que ameaçam a fauna de polinizadores, as consequências que podem advir do declínio desta fauna e, por fim, indicamos algumas medidas que podem atenuar em favor da manutenção dos mesmos. Entre as causas do declínio de polinizadores destacamos a perda, fragmentação e degradação de *habitat*, a introdução de espécies invasoras e o uso de agrotóxicos. Esperamos com este texto esclarecer e sensibilizar para a necessidade de se preservar nossos polinizadores nativos e assim garantir a polinização que eles desenvolvem.

Introdução

Na lista de polinizadores estão incluídos animais de diferentes histórias de vida, como, por exemplo, morcegos que precisam de cavernas para se abrigar e borboletas que precisam de determinadas plantas para alimentar suas larvas. Assim, a melhor estratégia para conservar os agentes polinizadores, como um todo, seria manter os ecossistemas intactos. Em outras palavras, seria necessário preservar as áreas naturais onde esses animais vivem. Mas, no mundo moderno e real, temos que conviver com as necessidades e alterações antrópicas que modificam, transformam e degradam o ambiente, portanto precisamos encontrar maneiras de associar as necessidades da população humana com a preservação do ambiente natural, onde as outras espécies selvagens, incluindo os polinizadores, vivem.

As expansões das cidades e fronteiras agrícolas avançam sobre as áreas naturais em velocidade incompatível com nossa capacidade de estudar a fauna e flora de tais ambientes. A redução do *habitat* para forrageamento e nidificação representa uma das maiores ameaças aos polinizadores, pois divide e reduz suas populações aos fragmentos remanescentes.

Há um consenso entre os especialistas de que a fauna de polinizadores está em declínio, mas quantificar essa perda é tarefa difícil. Mais difícil ainda é estimar as consequências para toda a biota devido às redes de interações complexas que são formadas a partir de um único membro funcional dentro das redes. Um exemplo muito simples que pode ilustrar esta dificuldade seria a relação da abelha mamangava-de-toco (do gênero *Xylocopa*) com o lobo-guará (*Chrysocyon brachyurus*): *que tipo de relação pode existir entre estes dois animais, uma abelha e um lobo?* As abelhas do gênero *Xylocopa* polinizam as flores da lobeira (*Solanum lycocarpum*) (Oliveira-Filho &

Oliveira 1988), cujos frutos são muito importantes na dieta do lobo, representando até 50% da sua dieta. O fruto da lobeira tem ação terapêutica contra o verme gigante dos rins (*Diectophyma renale*), geralmente fatal para o lobo-guará (Duarte *et al.* 2013), mas as mamangavas dependem ainda de outras plantas para a sua sobrevivência, como, por exemplo, a laranjinha-do-cerrado (*Styrax ferrugineus* e *Styrax camporum*), de onde elas coletam exclusivamente o néctar (Saraiva *et al.* 1988). Flores de *Styrax*, por sua vez, são visitadas por muitas outras abelhas, como, por exemplo, Euglossini, para a coleta de pólen. Ao coletar o pólen essas abelhas polinizam as flores de *Styrax*, permitindo a formação dos frutos. Os frutos de *Styrax* servem de alimento para muitas espécies de animais, especialmente aves (Lorenzi 1992). Estas aves dispersam as sementes destes frutos e assim por diante. Pronto, está formada uma rede de interações, com vários atores e diferentes graus de dependência entre eles. Voltando ao início desta rede, ao protegermos as abelhas do gênero *Xylocopa* e suas plantas estaremos contribuindo para a sobrevivência do maior canídeo da América do Sul: o lobo-guará.

Existem muitos exemplos nessa linha com redes bem mais complexas que nos dão ideia da dificuldade, complexidade, imprevisibilidade e responsabilidade para avaliar os efeitos e consequências de qualquer alteração nas redes de interações. A exclusão (ou diminuição) de um dos atores da rede pode causar impactos indiretos e comprometer muitos dos participantes. Ameaças que envolvam interações entre espécies muitas vezes têm um efeito cascata de extinção, que irá atingir outros níveis tróficos (Anderson *et al.* 2011).

Neste capítulo idealizamos fornecer argumentos para sensibilizar os leitores acerca da importância dos visitantes florais que prestam um serviço ecossistêmico fundamental para a manutenção da biodiversidade e toda a cadeia alimentar (incluindo

a humana). Os grupos brasileiros de polinizadores são numerosos (centenas de vertebrados e milhares de insetos) (Imperatriz-Fonseca *et al.* 2012). Estudos mais aprofundados em cada grupo de polinizadores não alcançam a casa das centenas. É consensual que o nosso primeiro desafio para preservar os polinizadores é conhecer essa fauna, tanto aumentando as amostragens em muitas regiões como aprimorando o conhecimento sobre sua biologia e necessidades. Esta tarefa é necessária, mas também é demorada. Então, como temos urgência, é crucial detectar as principais ameaças aos polinizadores e tomar providências para amenizar as perdas. Apresentamos também alguns números sobre prejuízos com a perda do serviço de polinização e casos relatados de extinção de polinizadores. Por fim, propomos medidas que auxiliam na manutenção e conservação desta preciosa fauna.

Ameaças

As ameaças aos polinizadores são muitas, mas com certeza a destruição dos *habitats* naturais, seja por fragmentação e degradação dos mesmos, seja por uso excessivo de agrotóxicos e influência de espécies invasoras, é o problema mais crítico. Existem alguns estudos que tratam destes aspectos, mas ainda estamos tentando entender a dimensão das consequências e buscando maneiras para reverter as ameaças.

Fragmentação de *habitat*

A fragmentação dos *habitats* naturais acompanha a expansão do uso da terra em razão do rápido crescimento da população humana e das medidas políticas internacionais que transferem a responsabilidade de produção agrícola primária aos países em desenvolvimento, quase todos na região tropical, onde coincidentemente está também a maior concentração de

biodiversidade. O processo de fragmentação resulta na formação de manchas de *habitat* de diferentes tamanhos, formas e distância entre elas (Fahrig 2003). Estudos sobre conservação e ecologia da paisagem são unânimes sobre os efeitos primários que resultam da fragmentação: 1) a quantidade total de *habitat* diminui; 2) o número de fragmentos aumenta; 3) a quantidade de borda de *habitat* aumenta; 4) o tamanho médio do fragmento diminui; 5) o isolamento do fragmento aumenta, pois a matriz entre os fragmentos aumenta e se torna mais contínua (Fahrig 2003; Tscharntke & Brandl 2004; Ribeiro *et al.* 2009; Laurance *et al.* 2011). Em geral, a matriz de ambientes alterados é homogênea e inóspita (Umetsu *et al.* 2008), comprometendo a conectividade da paisagem (Moilanen & Hanski 1998) (Figs. 23.1 A-C).

Mas como estes resultados afetam a biodiversidade de um modo geral? Os efeitos negativos mais óbvios são: 1) a riqueza diminui, pois áreas menores contêm menos espécies; 2) o fragmento pode ser pequeno demais para sustentar populações (dependendo das espécies) e isolado demais para receber colonizadores, ameaçando, assim, a viabilidade das populações (Tilman *et al.* 1994; Bender *et al.* 2003; Ewers & Didham 2006; Sabatino *et al.* 2010). Animais pequenos não voadores, por exemplo, têm baixa capacidade de dispersão ou de ocupação de *habitat* perturbado e raramente se movimentam por longas distâncias, resultando em redução da diversidade genética e conectividade das populações (Templeton *et al.* 1990; Dixo *et al.* 2009). Obviamente os efeitos são sentidos de maneiras distintas, dependendo das características das espécies, como: grau de especialização, tamanho corpóreo, tamanho populacional, entre outros (Chacoff & Aizen 2006). Em uma comunidade temos espécies que atuam estrategicamente em diferentes escalas espacotemporais (Tscharntke & Brandl 2004). Öckinger *et al.* (2010) verificaram

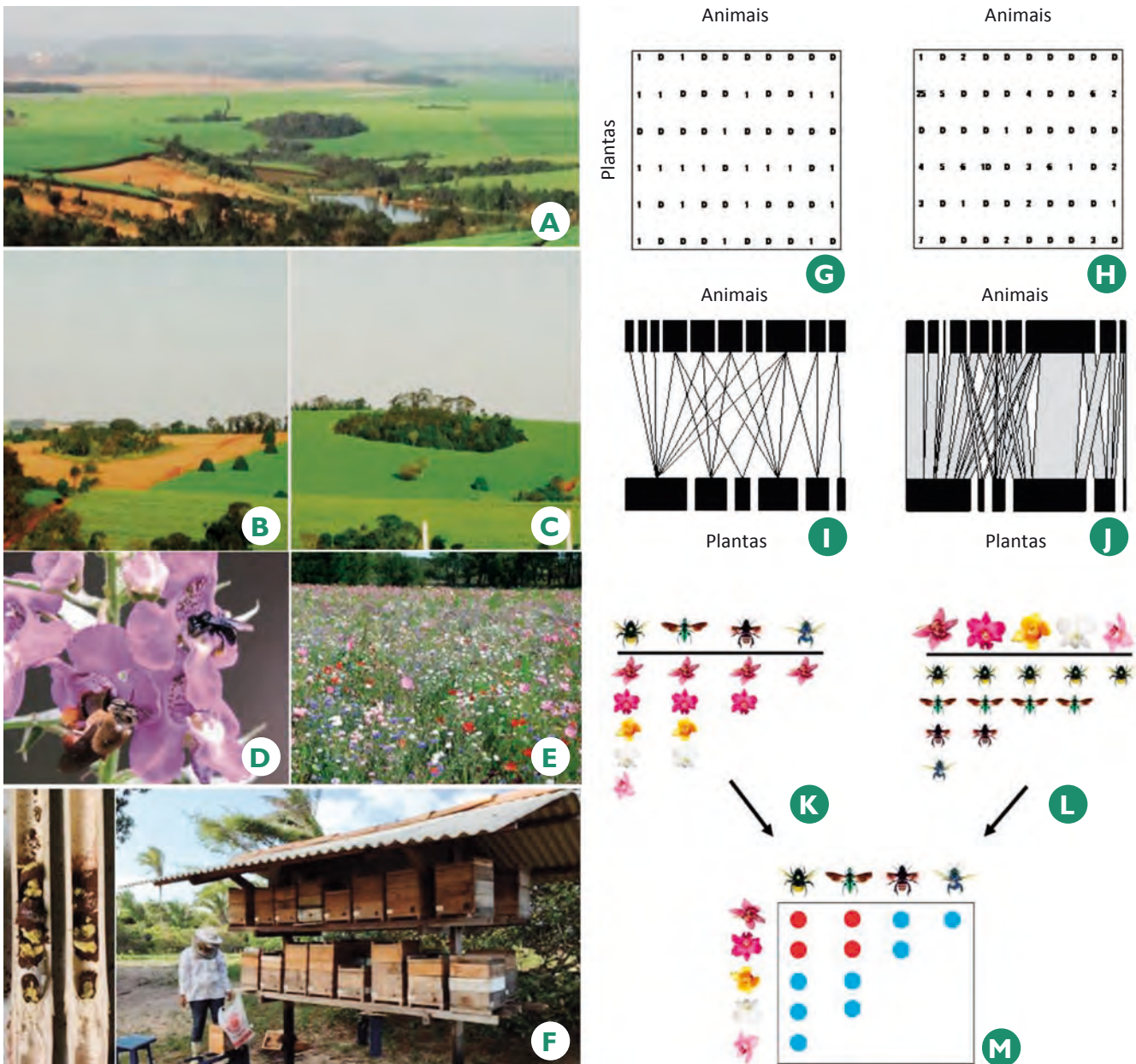


Figura 23.1 (A-C) Fragmentação de *habitats*. Paisagem típica do interior paulista, com matriz de cana-de-açúcar e pequenos remanescentes, que sofrem intenso efeito de borda com a manipulação da cultura principal (durante plantio, colheita e queimada). (D) Duas espécies de abelhas coletoras de óleo floral (*Centris* e *Tetrapedia*) visitando flores de *Angelonia* (Foto: Paulo César Fernandes). (E) paisagem favorável à conservação dos polinizadores, com oferta abundante de recursos na presença de flores da vegetação periférica e plantas ruderais. (F) Criação racional de abelhas sem ferrão em meliponário em Bragança no Pará (Foto: Giorgio Venturieri); ninho de abelha-solitária (*Tetrapedia diversipes*) construído em gomo de bambu oferecido artificialmente. (G-J) Representação das redes planta-polinizador. Na parte superior encontram-se duas redes representadas em forma matricial (G,H) e, na parte inferior, as mesmas redes estão representadas em forma gráfica (I,J). A matriz da esquerda (G) representa uma rede qualitativa ou binária, onde se registram as interações observadas (1) e não observadas (0) entre um grupo de seis espécies de plantas (linhas) e dez espécies de animais antófilos (colunas). Na representação gráfica desta mesma rede (I), as linhas indicam as interações (*links*) observadas entre as espécies (“nós”), que, nesse caso, estão representadas por retângulos. O comprimento da base destes retângulos é proporcional ao número de espécies com as quais cada uma delas interage. A matriz da direita (H) representa uma extensão quantitativa da matriz da esquerda (G), onde os valores indicam uma medida da intensidade de cada

interação (p. ex., o número de indivíduos de cada uma das espécies de animais observadas nas flores de cada uma das espécies de plantas da rede). Na representação gráfica desta rede quantitativa (**J**), a largura de cada um dos **links** é proporcional à frequência de cada interação indicada na matriz. Nesse caso, o comprimento da base de cada um dos “nós” indica a frequência total de interação correspondente a cada uma das espécies, isto é, as somas marginais da matriz. (**K-M**) Representação gráfica do conceito de aninhamento de uma rede de interação planta-polinizador. Ilustra-se uma rede hipotética formada por cinco espécies de orquídeas e quatro espécies de abelhas euglossinas. Esta assembleia de espécies e interações está perfeitamente aninhada, já que as espécies mais especialistas de orquídeas são visitadas por uma subamostra das espécies de abelhas que visitam quaisquer das outras espécies mais generalistas (**K**), enquanto as espécies mais especializadas de abelhas visitam somente uma subamostra das espécies de orquídeas. Isso determina uma rede de interações (**M**) onde as espécies especialistas, sejam de orquídeas ou de abelhas, interagem somente com espécies generalistas (círculos azuis), enquanto as interações entre generalistas (círculos vermelhos) formam o “coração” desta rede.

que borboletas com baixa mobilidade, nicho trófico estreito e taxa reprodutiva baixa são mais fortemente afetadas pela perda de *habitat* (para maiores detalhes sobre os efeitos da fragmentação de *habitat* nas interações biológicas, ver Hagen *et al.* 2012).

Outro aspecto importante no contexto de fragmentação está relacionado à transferência de pólen entre as plantas, que é determinada pelo nível de dificuldade do movimento dos polinizadores na paisagem, isto é, a conectividade funcional da paisagem. A maioria dos polinizadores precisa de um suprimento seguro e confiável de néctar espaçotemporalmente distribuído entre as manchas de plantas ou populações de espécies que vão visitar (Corbet 1995). A distribuição espacial dos recursos auxilia o movimento dos agentes polinizadores, garantindo localmente este serviço ecossistêmico (Kremen *et al.* 2007; Hadley & Betts 2011). Experimentalmente, Townsend & Levey (2005) demonstraram que borboletas, abelhas e vespas usam corredores para se movimentar entre as manchas de plantas preferidas e que estes insetos transferem significativamente mais pólen em comparação com os polinizadores em manchas sem conexão. Cranmer *et al.* (2012), da mesma forma, atestaram que cercas vivas e recursos atrativos artificiais podem influenciar as direções do voo de abelhas do gênero *Bombus*, aumentando a atividade do polinizador e a

deposição de pólen em *Salvia pratensis* (Lamiaceae) nas manchas com mais conexões. Hadley & Betts (2009) verificaram que a trajetória de retorno de beija-flores fica mais longa e tortuosa em paisagens perturbadas, como, por exemplo, matrizes agrícolas. Morcegos até conseguem se movimentar por longas distâncias na paisagem fragmentada ou terras desmatadas, mas o risco de predação é maior e os recursos de flores na matriz alterada são menores (Law & Lean 1999).

A fragmentação afeta negativamente as árvores que possuem estratégias mais dependentes de movimento de dispersão e fluxo do pólen, resultando em redução da diversidade funcional. Girão *et al.* (2007) registraram a falta de três sistemas de polinização em espécies arbóreas de fragmentos de Mata Atlântica no nordeste brasileiro: polinização por pássaros, moscas e mamíferos não voadores, além da redução dos índices da polinização por mariposas, morcegos e vertebrados de um modo geral, em comparação com as áreas florestais mais contínuas. Na Usina Serra Grande, em Alagoas, Lopes *et al.* (2006) encontraram valor zero para população de esfingídeo no menor e no mais isolado fragmento (Ibateguara e São José da Lage). No Chaco serrano, na Argentina, Aizen & Feisinger (1994) verificaram um declínio abrupto na diversidade e abundância de polinizadores nativos associado à fragmentação florestal.

A fragmentação também reduz a qualidade do *habitat* natural. Quanto menor o fragmento, mais próximo da borda se estará em qualquer ponto do *habitat*. As espécies das bordas sofrem mais com as interações antagonistas com outras espécies que vivem na matriz (p. ex., ataques de parasitas, doenças, herbívoros). A taxa de mortalidade na borda é muito maior do que no meio da floresta, promovendo a substituição de espécies vegetais tolerantes à sombra de crescimento lento por espécies colonizadoras de crescimento rápido e invasão de espécies exóticas. Indivíduos que se dispersam pela matriz (p. ex., machos que buscam fêmeas para acasalar) estão sujeitos a um maior risco de predação durante o tempo de exposição (Ewers & Didham 2006).

Muitos eventos de remoção dos sistemas naturais ocorrem em função das fronteiras agrícolas. A agricultura moderna converte áreas enormes originalmente diversas em monoculturas que não oferecem oportunidades para forrageamento ou nidificação. Imaginemos, por exemplo, a substituição de uma área com fisionomia de cerrado por um extenso cultivo de cana-de-açúcar: Que tipo de recurso os agentes polinizadores vão encontrar para forragear ou nidificar nesta monocultura anemófila? Milet-Pinheiro & Schlindwein (2005) demonstraram a redução da riqueza e abundância de machos de *Euglossini* em áreas de canavial na região Nordeste, sugerindo que a borda da mata seria a barreira natural para a maioria das espécies.

A expansão urbana também causa perda de *habitat*. Por exemplo, na Costa Oeste dos Estados Unidos, três espécies de borboletas foram extintas (entre elas a famosa *Glaucopsyche xerces* – *the xerces blue butterfly*) e as populações de outras três foram drasticamente reduzidas devido à ocupação, no ecossistema, de dunas na Califórnia (Powell 1981; Groombridge 1994) (<http://www.iucnredlist.org/>)

(Stein *et al.* 2000). Martins *et al.* (2013) registraram a redução de 22% da riqueza de abelhas e desaparecimento de espécies primordialmente abundantes em São José dos Pinhais, no Paraná, ao comparar resultados de três inventários realizados em momentos distintos ao longo de quarenta anos. Neste caso, os fatores responsáveis foram a urbanização, o crescimento populacional (o número de habitantes em de S. J. Pinhais aumentou dez vezes ao longo deste período) e a expansão agrícola na região (Martins *et al.* 2013).

Dados alarmantes foram apresentados recentemente sobre a fragmentação da Mata Atlântica em função da expansão agrícola e urbana. Dos 150 milhões de hectares originais deste bioma restam entre 11,4% e 16%, sendo a maioria (80%) em fragmentos menores que 50 hectares (Ribeiro *et al.* 2009).

Na região amazônica, a exploração madeireira é um dos fatores responsáveis pela fragmentação florestal. Maués & Oliveira (2010) apresentam dados sobre as taxas de desflorestamento e demonstram preocupação com o empobrecimento das florestas. A saúde reprodutiva das árvores nativas fica comprometida pela redução do número efetivo de indivíduos de uma população (Cascante *et al.* 2002; Fuchs *et al.* 2003). Os números de doadores de pólen e da quantidade de pólen compatível depositada nos estigmas das flores também tendem a diminuir, reduzindo a taxa de frutificação (Aizen & Feisinger 1994; Rocha & Aguilar 2001; Quesada *et al.* 2003; Harris & Johnson 2004). Os processos de desflorestamento podem ainda conduzir ao declínio indireto na população dos agentes polinizadores (Aizen & Feisinger 1994) ou afetá-los diretamente, por exemplo, com a derrubada de árvores que abrigam colônias de abelhas em ocos (Eltz *et al.* 2003) ou ninhos de abelhas solitárias em cavidades menores.

Degradação da qualidade do habitat

Compreender os efeitos da degradação de *habitats* sobre populações ou comunidades é fundamental para uma restauração eficiente. A degradação de *habitats* naturais pode reduzir a biodiversidade local em função, principalmente, da perda de fontes de recursos alimentares e de sítios para a nidificação das espécies (Hagen *et al.* 2012), o que significa a falta de recursos necessários para completar seus ciclos de vida (Roulston & Goodell 2011).

De maneira geral, os polinizadores visitam as flores para a coleta de recursos alimentares como néctar, pólen e óleos florais (Capítulo 6), entretanto a dieta de muitos deles é constituída também por outros itens alimentares. Muitas espécies de morcegos, por exemplo, além do néctar e pólen, também consomem uma diversidade de frutos e artrópodes (Muller & Reis 1992; Galetti & Morellato 1994; Mikich 2002; Arkins *et al.* 2006). Embora os morcegos consigam voar longas distâncias, os recursos alimentícios tendem a ser menores na matriz alterada (Law & Lean 1999). Beija-flores adultos consomem grande quantidade de néctar (Buzato 1995; Buzato *et al.* 2000; Machado *et al.* 2007), contudo a dieta dessas aves é composta também por muitas espécies de insetos, que são importantes fontes de proteínas (Yanega & Rubega 2004). Além disso, muitas espécies de beija-flores são territorialistas e demarcam as fontes de recursos alimentares distribuídas em manchas. Espécies maiores são mais agressivas e restringem o acesso às flores defendidas no território (Mendonça & Anjos 2005). Assim, em áreas degradadas, com baixa diversidade de plantas ornitófilas, os beija-flores maiores têm mais sucesso na conquista por manchas, comprometendo a manutenção de espécies menores.

Vespas adultas usam néctar das flores na sua dieta, mas seus imaturos se alimentam principalmente de proteína animal, provenientes de aranhas e larvas de outros insetos (Capítulo 13). Este é o caso da vespa social *Polistes ferreri*, que abastece suas crias com larvas principalmente de Lepidoptera (Andrade & Prezoto 2001). No caso de Lepidoptera, as borboletas e mariposas dependem de fontes distintas de recursos alimentares durante o seu ciclo de vida (Capítulo 10). O néctar é uma fonte importante de água, açúcar e aminoácidos para as borboletas adultas e está relacionado à longevidade e ao sucesso na postura de ovos (Boggs 1987; Boggs & Ross 1993; Holl 2006). Na fase larval, os lepidópteros alimentam-se de folhas, partes florais e outras partes das plantas (Capítulo 10) (Holl 2006).

Assim, fica clara a importância de o ambiente suprir todos estes itens da dieta e garantir que estes animais completem seus ciclos de vida. Mesmo para aqueles animais que possam se deslocar por grandes distâncias, o risco de predação em *habitats* degradados é maior.

A degradação dos *habitats* também compromete o ciclo de vida dos polinizadores por meio da redução dos sítios para a sua nidificação. Muitas espécies de abelhas, por exemplo, constroem seus ninhos escavando os solos, barrancos, troncos de árvores, madeira morta, entre outros (Roubik 1983; Cane 1991; Michener 2007). Estes substratos são imprescindíveis para a sobrevivência e manutenção dessas abelhas. Práticas modernas de agricultura são altamente danosas para espécies de abelhas que nidificam em solos, pois a aragem constante da terra, a compactação do solo, a remoção de barrancos e o acúmulo de agrotóxicos no solo podem dificultar o processo de nidificação ou causar a mortalidade nas espécies. Da mesma forma, a remoção de substratos como galhos e troncos também afeta as abelhas que usam tais recursos para a nidificação.

Outro aspecto importante da degradação de *habitat* está relacionado à remoção de plantas nativas ruderais em campos agrícolas, que reduz a disponibilidade de recursos alimentares para as espécies de polinizadores em escala local (Warren 1992; Winfree *et al.* 2009; Cavalheiro *et al.* 2011). Isso promove migração de espécies para outras áreas, comprometendo a manutenção das redes tróficas locais. Em cultivos convencionais, muitas espécies de plantas ruderais são consideradas pragas, invasoras, daninhas e altamente agressivas, sendo frequentemente retiradas das áreas pelos produtores rurais (Goulson *et al.* 2008). Silva (2009) revelou que as mamangavas polinizadoras do maracujá-amarelo apresentavam como parte fundamental de suas dietas grãos de pólen de espécies de plantas ruderais, como, por exemplo, dos gêneros *Senna* (mata-pasto) e *Solanum* (a lobeira e o juá). A remoção de tais plantas ruderais no entorno dos cultivos do maracujazeiro compromete localmente a manutenção das mamangavas, pois as flores do maracujá são fontes exclusivas de néctar e essas abelhas dependem também de pólen para manter as suas crias (Silva *et al.* 2010).

Espécies invasoras

A presença de espécies exóticas pode trazer consequências diretas ou indiretas para espécies nativas. Muitas espécies invasoras são agressivas, ou competidoras fortes, dominando (ou excluindo) as espécies nativas. Por exemplo, uma espécie de mariposa invasora dos Estados Unidos visita a orquídea *Platanthera praeclara* para tomar néctar, mas não a poliniza, pois a polínea não fica aderida na posição adequada para a transferência e polinização. Porém, como suas visitas ocorrem antes da mariposa nativa (a polinizadora efetiva), a planta acaba não sendo polinizada e a mariposa efetiva tem o recurso diminuído ou mesmo esgotado pela invasora (Shepherd *et al.* 2003).

A introdução de *Bombus terrestris* e *Bombus impatiens* nas Américas tem sido palco de preocupação em muitos aspectos, como transmissão de doenças e novos patógenos, competição por recurso com espécies nativas e hibridização com espécies nativas de *Bombus* (Winter *et al.* 2006; Meeus *et al.* 2011). Até mesmo na Argentina, onde a invasão de *Bombus terrestris* foi registrada no norte da Patagônia há menos de dez anos (Torretta *et al.* 2006), os prejuízos com doenças já são sentidos nas populações da espécie nativa, *Bombus dahlbomii*, devido à ação de um novo patógeno (Arbetman *et al.* 2012).

Adicionalmente, na Tasmânia *Bombus terrestris* divide o forrageamento com os insetos nativos e com pássaros nectarívoros em pelo menos sessenta e seis plantas nativas (Hingston & McQuillan 1998). Por sua vez, na Nova Zelândia, o *Bombus* europeu visita quatrocentas espécies de plantas introduzidas, facilitando suas propagações (Donovan & Macfarlane 1984).

Espécies introduzidas também destroem polinizadores diretamente, como no caso do rato do Pacífico (*Rattus exulans*), que chegou à Ilha de Páscoa com os polinésios e é apontado como o responsável pela extinção do papagaio *Eunymphicus cornutus* (Psittaciformes), que polinizava a extinta palmeira do gênero *Jubaea* (Arecaceae) (Robinet *et al.* 1998). O rato destrói diretamente os ninhos do papagaio.

Inseticidas

Segundo a própria etimologia da palavra, “inseticidas” têm a ação de eliminar ou repelir insetos, mas eles não eliminam apenas aqueles que são pragas. Eles exterminam também insetos polinizadores, ou aqueles que poderiam preda os insetos-pragas naturalmente. Os inseticidas atuam diretamente

ou indiretamente nos insetos, seja nos adultos ou imaturos, podendo afetar as cadeias alimentares em diferentes níveis tróficos.

Os lepidópteros, por exemplo, apresentam um ciclo de vida relativamente longo, e isso faz que esses insetos estejam expostos a um número maior de aplicações de inseticidas (Cuthbertson & Jepson 1988). Efeitos letais e subletais têm sido relatados, principalmente para as larvas diurnas de borboletas, diminuindo suas taxas de fecundidade e longevidade (Longley & Sotherton 1997). Além da ação direta da aplicação sobre os imaturos, os adultos de lepidópteros também podem sofrer com resíduos de inseticidas que permanecem no néctar e pólen das flores (Barker *et al.* 1980; Choudhary & Sharma 2008). Muitos inseticidas sistêmicos, como, por exemplo, os neonicotinoides, quando aplicados às culturas em fase de floração, são translocados e passam a estar presentes no pólen e no néctar. Assim, ao serem ingeridos, causam a morte de adultos e imaturos por envenenamento (Desneux *et al.* 2007) ou por estimular o sistema nervoso central, conduzindo a paralisia e morte (Elbert *et al.* 2008). Por exemplo, operárias de *Apis mellifera* alimentadas com doses subletais de tiametoxam apresentam dificuldades de localizar até mesmo sua própria colônia (Henry *et al.* 2012). Para *Bombus terrestris* a aplicação de imidacloprido (neonicotinoides) reduziu o crescimento da colônia, causando uma queda de 85% na produção de rainha em relação às colônias controle (Whitehorn *et al.* 2012), sendo que este mesmo produto pode repelir moscas e besouros (Easton & Goulson 2013).

Além dos neonicotinoides, os inseticidas organoclorados atuam em canais de sódio e potássio de neurônios, alterando o fluxo normal de entrada e saída desses íons, o que afeta a transmissão de impulsos nervosos (Nocelli *et al.* 2012). Entre os organoclorados, o dicloro-difenil-tricloroetano (DDT) foi o

mais usado, mas atualmente é proibido em todo o território brasileiro (D'amato *et al.* 2002). O inseticida lindano (também organoclorado) causou 100% de mortalidade em *A. mellifera* após quatro horas de aplicação (Malaspina & Stort 1983).

Outra classe de inseticida, os piretroides, atua nos sistemas nervosos central e periférico, alterando a modulação dos canais de sódio e a polaridade da membrana celular (Freitas & Pinheiro 2010). Segundo Cox & Wilson (1984), operárias de *A. mellifera*, quando expostas a permetrina, perdem sua capacidade de orientação, apresentam graves distúrbios de comportamento, irritabilidade, excessiva autolimpeza, abdômen contraído, tremores e alterações na capacidade de forrageio.

Na classe dos pesticidas, os inseticidas são geralmente os tóxicos mais agressivos, mas os *herbicidas* também podem apresentar riscos aos animais (Aktar *et al.* 2009). A aplicação de herbicidas pode afetar diretamente os polinizadores, como ocorre, por exemplo, com oxadiazon, que é tóxico para as abelhas, mas também pode afetar de forma indireta com a remoção de espécies de plantas ruderais, consideradas daninhas, pois ocorre uma redução do número de flores e, conseqüentemente, da disponibilidade de recursos florais usados pelos visitantes e/ou polinizadores (Johansen & Mayer 1990), visto que a maioria dessas plantas é atrativa aos insetos (Kiill *et al.* 2000; Maia-Silva *et al.* 2012). Além disso, quando as espécies ruderais tombam naturalmente, elas promovem a proteção e nutrição dos solos, funcionando como facilitadoras para o estabelecimento de outras espécies de plantas que também são importantes para a alimentação dos polinizadores. Sendo assim, o solo desprotegido e contaminado por herbicidas pode exercer um efeito negativo sobre as espécies de insetos que nidificam ou têm parte do ciclo no solo.

Recentemente, revisões e estudos importantes foram publicados apresentando informações sobre os danos irreparáveis dos pesticidas sobre a fauna de polinizadores, com destaque para as abelhas (Freitas & Pinheiro 2010; Pinheiro & Freitas 2010; Nocelli *et al.* 2012 ; van der Valk *et al.* 2012). Esses estudos alertam para os riscos da aplicação indiscriminada dos pesticidas que podem ter provocado o fenômeno denominado *colony collapse disorder* (CCD) (VanEngelsdorp *et al.* 2009). Nos Estados Unidos a CCD levou à perda de 90% das colônias de *Apis mellifera* (Oldroyd 2007). No Brasil, na região central do estado de São Paulo, o uso de inseticidas esteve relacionado à perda de mais de 5 mil colônias de abelhas africanizadas (Nocelli *et al.* 2012).

A utilização de fertilizantes também pode ter consequência nas características florais (Burkle & Irwin 2010). Hoover *et al.* (2012) demonstraram, na Nova Zelândia, que abelhas do gênero *Bombus* podem reduzir a longevidade ao consumirem néctar com concentração alta de nitrogênio.

Consequências e prejuízos do declínio dos polinizadores

Se uma espécie-chave de planta perde seus polinizadores, toda a estrutura da comunidade poderá mudar drasticamente (Kearns & Inouye 1997). Por exemplo, em uma determinada comunidade dominada por *Ficus*, 80% das espécies de vertebrados dependem de figo em suas dietas básicas (Bronstein *et al.* 1990; Kalko *et al.* 1996). Nesse cenário, se os figos não frutificarem pela falta de seus polinizadores específicos, a alimentação dos vertebrados de tal comunidade estará comprometida.

Interferência nas redes de interações ecológicas

As flores de muitas espécies de plantas são visitadas por mais de uma espécie animal, enquanto muitas espécies de animais antófilos, sejam invertebrados ou vertebrados, obtêm alimento de flores de mais de uma espécie de planta (Introdução Seção 3). Assim, em uma comunidade, as espécies de plantas com flores e os animais antófilos estão relacionados direta ou indiretamente uns aos outros por meio de uma rede de interações (Capítulo 17).

O conjunto de interações planta-polinizador de uma assembleia em particular (p. ex. abelhas coletoras de óleos florais), forma um tipo de rede que se denomina “bipartida”. Tal rede é formada por duas classes de “nós”, representando, de um lado, as espécies de plantas e, do outro lado, os animais antófilos que visitam e eventualmente polinizam suas flores. As ligações (links) entre eles representam as interações planta-polinizador observadas (Bascompte & Jordano 2007; Jordano *et al.* 2009). As redes bipartidas podem ser representadas tanto em forma matricial (Figs. 23.1 G,H), como também gráfica (Figs. 23.1 I,J). As redes que somente indicam presença ou ausência da interação são chamadas de “qualitativas” (Fig. 23.1 I), enquanto aquelas contendo alguma medida que reflita a intensidade da interação (p. ex., a frequência de visitas) se denominam “quantitativas” (Fig. 23.1 J).

As perspectivas de “rede” mudaram as visões prévias antagônicas das interações planta-polinizador, antes consideradas recíprocas e altamente especializadas (Faegri & van der Pijl 1979), passando a ser vistas como difusas e altamente generalizadas (Introdução Seção 3) (Waser *et al.* 1996). A análise de um grande número de redes reais revelou uma série de propriedades das mesmas que são relevantes para a conservação dos mutualismos planta-polinizador (Bascompte &

Jordano 2007; Jordano *et al.* 2009). A primeira destas propriedades é que as redes mutualísticas apresentam uma estrutura “aninhada” determinada pela tendência de espécies mais especialistas, seja de plantas ou animais, interagirem com um subconjunto de espécies que interagem com espécies mais generalistas. Este tipo de estrutura seria altamente estável e resiliente a perturbações (Ashworth *et al.* 2004; Bascompte *et al.* 2006; Okuyama & Holland 2008; Thébault & Fontaine 2010), maximizando o número de espécies que podem coexistir devido ao número determinado de interações (Bastolla *et al.* 2009).

O aninhamento da rede implica a existência de: 1) um núcleo ou “coração” formado pelas espécies de plantas e visitantes florais generalistas e a densa trama de interações que se estabelecem entre eles (Bascompte *et al.* 2003; Bascompte & Jordano 2007; Jordano *et al.* 2009); e 2) especialistas que interagem com estes generalistas mais que com os outros especialistas (Vázquez & Aizen 2004; Bascompte *et al.* 2006) (Fig. 23.1 M).

Desta forma, a extinção de uma espécie relativamente especialista (p. ex., uma abelha solitária coletora de óleo) (Fig. 23.1 D) teria consequências menores em termos de disparar outras extinções secundárias (Memmott *et al.* 2004; Kaiser-Bunbury *et al.* 2010), dada a baixa dependência que o parceiro generalista teria do especialista (p. ex., uma espécie de planta cujas flores são visitadas por outras espécies de abelhas coletoras de óleo e pólen).

Dentro do “coração” da rede as interações seriam de natureza difusa e redundante, em que a ruptura de qualquer interação em particular não comprometeria a sobrevivência das outras espécies da rede (Aizen & Vázquez 2006). Contudo percebe-se que a integridade deste núcleo de interações é particularmente crítica em termos da dinâmica ecológica

e evolutiva das espécies de plantas e polinizadores que formam a rede (Bascompte & Stouffer 2009; Fang & Huang 2012).

Apesar de o aninhamento conferir estabilidade e resiliência às redes mutualísticas, esta estrutura não garante imunidade aos diferentes tipos de impacto de origem antrópica (Vázquez & Simberloff 2003; Memmott *et al.* 2007; Aizen *et al.* 2008; 2012; Tylianakis *et al.* 2008; Spiesman & Inouye 2013), embora tal estrutura possa determinar um atraso na perda de espécies diante de uma perda acelerada de interações (Tylianakis *et al.* 2008; Sabatino *et al.* 2010). O fato de que as perdas de interações ocorrem a uma taxa maior do que a perda de espécies e, portanto, precede a extinção das mesmas, levanta a seguinte questão: é possível prever a vulnerabilidade das espécies à extinção em função das características das suas interações?

Além dos efeitos estruturais das redes sobre a sobrevivência das espécies, é de se esperar que as espécies envolvidas em interações mutualísticas possam persistir por algum tempo após a separação de suas interações, dependendo da longevidade individual, abundância da população inicial, generalização no uso dos parceiros mutualistas e do grau de dependência do mutualismo em si mesmo para a sua sobrevivência (Bond 1994; Williams *et al.* 2010). Nesse sentido, a comparação de redes de interações provenientes de doze formações de serras, com tamanhos variando entre dezenas a milhares de hectares, estando essas ilhadas por um “mar” de agricultura nos Pampas da Argentina, forneceu uma resposta afirmativa a essa questão (Sabatino *et al.* 2010; Aizen *et al.* 2012). A análise comparativa destas redes mostrou que as interações mais vulneráveis são aquelas caracterizadas por uma baixa frequência e que ocorrem entre espécies especialistas. Tais características contribuem de forma aditiva à vulnerabilidade de uma interação, de

tal forma que as interações “raras” e “especializadas” deveriam ser fortemente monitoradas para garantir a sobrevivência das espécies de plantas e polinizadores envolvidas (Aizen *et al.* 2012).

Em adição, os distúrbios antrópicos poderiam afetar a dinâmica das redes mutualísticas em escala ecológica e evolutiva, além de seus efeitos sobre determinadas interações entre espécies (Bascompte *et al.* 2003; Kiers *et al.* 2010). Comparações entre as redes nos Pampas mostram que as interações que ocorrem com alta frequência, e entre espécies generalistas, são mais resistentes à perda de *habitat*. No entanto essas interações que formam o “coração” das redes em serras maiores perdem seu papel central e estruturador de redes em serras menores. Nessas últimas, a composição do “coração” está formada por interações entre espécies oportunistas cuja ocorrência aparentemente varia entre as serras (Aizen *et al.* 2012). A partir destes resultados, pode-se prever que, em ambientes fragmentados, as pressões de seleção que determinariam as trajetórias demográficas e evolutivas das espécies seriam mais variáveis no tempo e no espaço, o que poderia comprometer sua sobrevivência em curto prazo e sua capacidade futura de adaptação.

Mudanças estruturais na organização de redes mutualísticas podem também ser observadas nos casos de introdução de espécies. Na ausência de mecanismos de regulação populacional, tanto espécies de plantas com flores como de visitantes florais de origem exótica podem alcançar abundâncias extremamente altas e “usurpar” as interações que se estabelecem entre espécies de plantas e polinizadores nativos. Por exemplo, um estudo demonstrou que as redes de áreas perturbadas nos bosques temperados da América do Sul estão caracterizadas por um empobrecimento no número de interações entre espécies nativas, apesar de a conectividade total da rede permanecer invariável (Aizen *et al.* 2008). Neste

caso, as espécies invasoras convertem-se em “super-generalistas”, formando complexos de mutualistas invasores que ocupam o coração da rede, determinando, assim, sua dinâmica (Simberloff & von Holle 1999; Morales & Aizen 2006). As espécies nativas permanecem na comunidade, interagindo de forma altamente assimétrica com as espécies exóticas, o que poderia afetar a demografia e futuras trajetórias evolutivas das nativas.

Estes exemplos ilustram a importância de se estudarem mutualismos planta-polinizador em um contexto de redes de interações, quando se tratar de conservação (Tylianakis *et al.* 2010). Uma consequência destes e de outros estudos sobre redes de interações é que o foco das ações de conservação e restauração deveria estar sobre as interações mais do que sobre as próprias espécies, já que a restauração das interações críticas garantiriam a sobrevivência a longo prazo de espécies particularmente vulneráveis (Menz *et al.* 2011). O entendimento da arquitetura das redes de interação e como as mesmas são afetadas por distintos tipos é o primeiro passo para a conservação das espécies.

Prejuízos econômicos

Os polinizadores não são apenas importantes para a reprodução das plantas silvestres, mas também para espécies cultivadas. Já em 1977, o Prof. Peter Kevan, da Universidade de Guelph (Canadá), alertava para as perdas milionárias no cultivo de mirtilo em New Brunswick, no Canadá, devido à destruição de polinizadores nativos pelo uso e aplicação de inseticidas (Kevan 1977). Recentemente uma avaliação global estimou que o valor econômico global dos serviços de polinização em 2005 foi da ordem €153 bilhões (Gallai *et al.* 2009). Estes valores, locais ou globais, nos alertam para reais prejuízos econômicos que a

sociedade pode enfrentar com o declínio das populações de polinizadores. Klein *et al.* (2007) listaram oitenta e sete plantas de interesse econômico e importantes para a alimentação humana que dependem da polinização por animais. Mesmo aquelas espécies que não dependem totalmente dos polinizadores aumentam significativamente a produção de sementes com a participação dos mesmos.

O aumento da produtividade ou qualidade dos frutos agrega um valor real e imediato ao produto. Para ilustrar citaremos alguns casos bem conhecidos. As abóboras (*Cucurbita*), de um modo geral (espécies cultivadas ou selvagens), por possuírem flores com sexo separado, precisam de agentes para a transferência de pólen (McGregor 1976; Cane 2005). Sem eles não há frutos e, com eles, além de ocorrer frutificação, o tamanho, a massa e a quantidade de sementes dos frutos aumentam (p. ex: *Cucurbita maxima andreana*, na Argentina) (Ashworth & Galetto 2001). No caso do maracujazeiro, as flores, além da hercogamia (separação espacial dos órgãos reprodutivos) e da protandria (maturação do órgão masculino antes do feminino), são autoincompatíveis, sendo a polinização obrigatoriamente cruzada nas espécies cultivadas (Camillo 2003; Silva *et al.* 2010; Gaglianone *et al.* 2010). A polinização nas flores do maracujazeiro é realizada por abelhas de grande porte que, ao coletar o néctar, promovem a polinização (Yamamoto *et al.* 2012). Da mesma forma, as flores da castanha-do-brasil, *Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae, dependem de abelhas grandes capazes de abrir as flores para a polinização (Maués 2002). Nestes três exemplos citados, a falta de polinizadores causa prejuízos concretos aos produtores. A castanheira, mesmo ocorrendo em áreas com menor intensidade da ação antrópica, já registra falhas na frutificação nas populações fragmentadas (Mori 1992).

Na falta de polinizadores, os agricultores precisam recorrer à polinização manual e isso tem um

custo. Para o maracujá-amarelo (*Passiflora edulis*), Pereira-Vieira *et al.* (2010) estimaram uma economia de mais de R\$ 30 mil em uma área com 2,3 ha a cada três anos, com o serviço gratuito fornecido pelas abelhas do gênero *Xylocopa*. Para a produção de baunilha, extraída das bagas da orquídea do gênero *Vanilla* (natural do continente americano), os custos com a polinização manual representam 40% do valor total do produto, já que os maiores produtores (Indonésia e Madagascar) são países localizados em continentes distantes das Américas, onde também vivem os polinizadores efetivos (Gregory *et al.* 1967).

As perdas de polinizadores não afetam apenas as plantas, que ficam com a sua produtividade aquém do seu potencial, mas também a manutenção de outros animais que dependem de frutos e sementes para a sua sobrevivência. Nos últimos anos tem sido bastante noticiado o fenômeno do desaparecimento abrupto da abelha-do-mel, *A. mellifera*, principalmente no hemisfério norte (vanEngelsdorp *et al.* 2009; Kluser *et al.* 2010). A causa da mortalidade e da diminuição drástica do número de colônias ainda está sendo investigada, mas os prejuízos calculados para polinização migratória estão entre US\$ 15-20 bilhões anuais, além da perda de cerca de 30% das colônias nos Estados Unidos (Morse & Calderone 2000; Johnson *et al.* 2010). No Brasil esta estimativa nunca foi calculada para abelhas nativas ou não domesticadas, que certamente estão sofrendo os mesmos problemas ambientais.

Para não adotar, entretanto, apenas um discurso pessimista sobre os prejuízos com o declínio dos polinizadores, podemos falar de ganhos reais com a presença dos mesmos ou lucros adicionais que os produtores podem ter por manterem iniciativas amigáveis à fauna de polinizadores, conservando-as ou mesmo reintroduzindo-as. Por exemplo, estudos apontam que áreas cultivadas de café (*Coffea arabica*, Rubiaceae)

próximas às florestas (~ 1 km) têm a produção aumentada em 14%-20% quando comparadas a áreas distantes dos fragmentos (De Marco & Coelho 2004; Olschewski *et al.* 2006). A melhoria se dá tanto na produtividade como na qualidade dos grãos. Em países como Costa Rica e Equador produtores de café recebem um certificado “amigo da biodiversidade” por protegerem o *mato amigo*, que, além de refúgio para inimigos e pragas, também é moradia dos polinizadores. O serviço da polinização para o café foi estimado em cerca de US\$ 60.000/ano (46-111 ha) na Costa Rica (Ricketts 2004). Os produtores ganham com o aumento da produtividade, com a qualidade dos grãos e com a certificação.

Semelhantemente ao constatado para o café, Chacoff & Aizen (2006) recomendam reflorestamento da borda em cultivos de *grapefruit* na Argentina para promover os estoques de polinizadores. Eles verificaram que na borda da floresta o número de espécies visitantes florais nas flores da toranja (*pomelo*) é duas a quatro vezes maior que 1.000 m dentro do cultivo. Na África do Sul, Cavalheiro *et al.* (2010) verificaram que nem a eliminação de pesticidas nem a adição de *Apis mellifera* compensam o declínio da fauna de visitantes florais (tanto em riqueza como abundância) nas flores de manga, ao se distanciar das áreas naturais. Mas a adição de plantas nativas ajudou a reduzir os efeitos causados pela distância do *habitat* natural, tendo efeitos positivos mais acentuados em campos orgânicos (Cavalheiro *et al.* 2012).

Até mesmo para monoculturas, como é o caso da alfafa *Medicago sativa* (leguminosa), com produção global na ordem de 430 milhões de toneladas/ano, principalmente na América do Norte, a produção de sementes dobrou após a introdução da abelha solitária, *Megachile rotundata* (Megachilidae) nos cultivos. Esta espécie de abelha foi manejada com muito sucesso desde a década de 1960 (Pitts-Singer & Bosch

2010). Os ninhos são colocados no meio dos extensos campos de alfafa e mais de dois terços da produção de sementes de alfafa provêm da polinização por *M. rotundata*. Mas a introdução desta espécie poderia ter sido dispensável se a abelha nativa *Nomia melanderi* fosse adequadamente manejada para este fim (Cane 2008). Esta espécie forma extensas agregações em solo livre de vegetação, preferencialmente úmido, e persiste por muitos anos. Obviamente esta abelha é suscetível a inseticidas.

Polinizadores extintos ou em extinção

Alguns exemplos de espécies de polinizadores extintas já foram mencionados anteriormente. Relatos sobre extinção de insetos são relativamente raros, pois ainda desconhecemos muito sobre esta fauna (suas biologias, tamanhos populacionais ou até mesmo sobre suas existências) para afirmar que desapareceram ou que estão em declínio. No caso de vertebrados, as ocorrências são mais constantes. Barnosky *et al.* (2011) discutem sobre as taxas alarmantes de extinção que estamos vivendo na atualidade e fazem projeções para os grupos mais vulneráveis, como mamíferos e aves.

Entre os morcegos, por exemplo, cerca de um quarto das espécies (239/1.000) é considerado ameaçado de extinção pela International Union for Conservation of Nature and Natural Resources (IUCN) e doze estão extintas. O Brasil hospeda cerca de 15% da fauna mundial de morcegos, contabilizando cento e sessenta e sete espécies (Paglia *et al.* 2012). No Brasil, os morcegos polinizam muitas plantas de interesse comercial, como pêssego, bananas selvagens, palmeiras, pequi-do-cerrado (*Caryocar brasiliense*) (Gribel & Hay 1993), piquiá-da-amazônia (*Caryocar villosum*) (Martins & Gribel 2007) e muitas

espécies da Mata Atlântica (Sazima *et al.* 1999) e da Caatinga (Machado & Lopes 2004). Nas regiões áridas das Américas do Sul e do Norte, a maioria das espécies de cactos colunares e muitas espécies de agave são polinizadas por morcegos (Petit & Pors 1996; Valiente-Banuet *et al.* 1995). Nas ilhas oceânicas, como Samoa, morcegos polinizam a maioria das espécies arbóreas (Cox *et al.* 1991). Os morcegos destacam-se pelo transporte do pólen para longas distâncias em áreas florestais. Existem evidências de fluxo polínico acima de 18 km entre as árvores de mafumeira (*Ceiba pentandra* – Malvaceae) em uma população na vizinhança de Manaus (Dick *et al.* 2007). Além de polinizadores, os morcegos também promovem outros importantes serviços ambientais, como dispersão de sementes, predação e controle de insetos-pragas (Bernard *et al.* 2010).

No caso das aves, os riscos de extinção não são igualmente distribuídos entre as linhagens (Bennett & Owen 1997; Lees & Peres 2006; 2008). Além da perda de *habitat*, ameaça comum aos outros polinizadores, a caça e a perseguição humanas, bem como a introdução de espécies predadoras, também as ameaçam (Owen & Bennett 2000). As espécies com maior grau de especialização sofrem mais, como, por exemplo, os beija-flores (Trochilidae). Historicamente caçados por suas penas e devido ao comércio entre colecionadores, os beija-flores possuem populações pequenas, e várias espécies são territorialistas. Eles sofrem também por envenenamento por concentração de químicos no ambiente. Pelo menos vinte e seis espécies de beija-flores estão ameaçadas (Nabhan 1996), e há relatos de duas espécies que se extinguíram no passado recente: esmeralda-de-brace (*Chlorostilbon bracei*) e esmeralda-de-gould (*Chlorostilbon elegans*). *Glaucis dohrnii*, endêmica do sul da Bahia, é considerada ameaçada, e a espécie beija-flor-das-costas-violetas (*Thalurania watertonii*), endêmica do nordeste do

Brasil, é considerada vulnerável na lista do Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio) (Machado *et al.* 2005). Estas espécies sabidamente visitam e polinizam várias espécies de bromélias (Buzato *et al.* 2000; Siqueira-Filho & Machado 2001). Além das aves que adejam, como os beija-flores, as que pousam também são numerosas entre os polinizadores na região Neotropical e no Brasil (Rocca & Sazima 2010; Buzato *et al.* 2012) e são consideradas menos especializadas para o néctar em comparação aos beija-flores. Em contrapartida, dada a complementação da dieta com outros itens, as aves que pousam acabam tendo papéis ecológicos importantes também.

Segundo Hilton-Taylor (2000), a existência de mais de 85% das espécies de aves e mamíferos da lista de espécies ameaçadas do mundo se deve a fragmentação, perda e degradação de *habitat*.

Em condições naturais (isso vale para toda biota), os riscos de extinção são maiores para populações geograficamente limitadas e com baixa densidade, pois estas sofrem com a menor probabilidade de persistência da população (Jonas *et al.* 2003, para morcegos). Populações pequenas e geograficamente limitadas estão sujeitas a processos demográficos estocásticos (p. ex., deriva genética), catástrofes locais e endogamia (Purvis *et al.* 2000). Em ilhas, os efeitos podem ser desastrosos, como, por exemplo, nas ilhas Southwest Pacific, onde a redução da população de morcegos levou a extinções em cascata (Cox *et al.* 1991). No Havaí há relatos de oito espécies de mariposas e cinquenta de abelhas possivelmente extintas e várias outras espécies de borboletas criticamente ameaçadas (Stein *et al.* 2000). Com isso as duas espécies endêmicas de Campanulaceae do gênero *Brighamia* já não possuem mais polinizadores e, atualmente, só produzem sementes com a intervenção humana (Koob 2000).

Da mesma forma, orquídeas raras da Inglaterra sobrevivem porque biólogos estão fazendo a delicada transferência manual das políneas, pois as abelhas polinizadoras destas plantas se extinguíram localmente (seus ambientes para nidificar foram destruídos). De fato, cerca de dois terços das espécies de *Bombus* da Inglaterra, até mesmo as mais comuns, estão em declínio (Biesmeijer *et al.* 2006). *Bombus subterraneus*, por exemplo, não é vista desde 1998 e foi considerada extinta na Inglaterra (Goulson 2003).

Ações favoráveis

Medidas para a conservação dos polinizadores incluem atitudes de diferentes dimensões, desde a educação e consciência ambiental até medidas práticas como a criação de polinizadores (p. ex., Meliponicultura) visando repovoar e aumentar suas populações em áreas alteradas. Algumas práticas amigáveis ajudam a sensibilizar a opinião pública, como, por exemplo, o estabelecimento de jardins para polinizadores em ambientes urbanos (em residências, praças e parques) com plantas selecionadas e adequadas aos polinizadores e ninhos para abelhas solitárias (Freitas *et al.* 2007; Frankie *et al.* 2009; Pawelek *et al.* 2009). Agricultores podem se beneficiar e aumentar seus lucros (melhores frutos e mais sementes) ao manterem a diversidade de polinizadores nativos (Garibaldi *et al.* 2013) nas áreas naturais próximas aos sistemas agrícolas, controlando o uso de agrotóxicos nos seus cultivos. O grande desafio que temos pela frente é garantir um ambiente diverso, que sustente numerosas espécies e mantenha as populações saudáveis, identificando as condições e recursos que compõem o nicho ecológico de tantos animais (Dicks *et al.* 2013). Políticas públicas para incentivo da agricultura orgânica orientada

pelo tripé da sustentabilidade são urgentes e têm um potencial enorme para garantir estoques de polinizadores em áreas de produção de alimentos.

Conscientização e educação ambiental

O velho ditado “para preservar é preciso conhecer” é bastante pertinente. Apesar da “moda ambiental” que se popularizou no nosso país, as taxas de destruição dos ecossistemas naturais continuam muito elevadas, aceleradas e vergonhosas (Millennium Ecosystem Assessment 2005, Gonzalez *et al.* 2011), o que demonstra a distância que existe entre o discurso da mídia e a prática, provavelmente por desconhecimento do público geral. Quantos brasileiros do Sul do Brasil conhecem ou já pisaram na Caatinga? Esta distância entre a população e os ambientes naturais faz que notícias como “a caatinga está virando lenha em pizzeria” cause indignação, mas não revolta o suficiente para impedir tal absurdo.

Assim, nada como iniciar a educação ambiental com as crianças. É um investimento em longo prazo, mas muito seguro, pois muda a conduta de um país. Gerações com este tipo de educação e consciência se tornam mais exigentes, mais interessadas no assunto e não aceitam políticas contrárias à proteção ambiental. Desta forma, já na educação básica a natureza deveria ser tratada mais próxima dos alunos e crianças. Além disso, resultados obtidos em investigações científicas precisam ser transmitidos ao público/sociedade de maneira mais eficaz, mais clara e direta (Jacobson 2009).

Campanhas costumam ser muito eficientes na divulgação de determinada causa (como a dos polinizadores). Por exemplo: em supermercados, folhetos ou cartazes sobre a produção de frutas, legumes e

grãos beneficiada com a polinização biótica podem alertar os consumidores leigos sobre o tema. Em restaurantes (p. ex., sobre um *buffet* ou dentro do cardápio), folhetos ilustrados e com linguagem acessível podem apontar os alimentos que foram produzidos com auxílio dos polinizadores, tornando-os conhecidos para o público geral.

Jardins particulares ou parques urbanos, com plantas diversas (de preferência nativas) e desenhados para proporcionar alimento e abrigo o ano todo, podem ajudar a sustentar populações de polinizadores. No Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Freitas *et al.* (2007) criaram um Jardim dos Beija-flores, com uma coleção de plantas ornitófilas de Mata Atlântica, com o objetivo de sensibilizar e proporcionar a contemplação de flores e beija-flores. A Universidade de Berkeley, na Califórnia, disponibiliza um *site* (<http://www.helpabee.org/index.html>) dedicado a informações sobre abelhas urbanas, dicas sobre jardins, sazonalidade, entre outros.

A organização norte-americana The Xerces Society, especializada em conservação de invertebrados e seus *habitats*, disponibiliza no seu *site* (<http://www.xerces.org/>) vários artigos, folhetos, guias e instruções sobre a preservação e o manejo de diferentes grupos de invertebrados. A Universidade de Guelph, no Canadá, também possui um *website* educativo com vários *links* para páginas sobre ações amigáveis para polinizadores (<http://www.pollinator.ca/guelph/>). No Brasil necessitamos também de material de divulgação em português, como cartilhas para produtores, guias de campo, cartazes ou mesmo um livro mais completo. Em 2010, um número inteiro da revista *Oecologia Australis* (acessível *on-line*) reuniu vinte artigos de pesquisadores brasileiros sobre a diversidade dos polinizadores e os serviços por eles prestados (Alves dos Santos 2010).

A obra *The Forgotten pollinators*, de Buchmann & Nabhan (1997), foi vendida como um romance nas livrarias dos Estados Unidos.

Restauração de *habitats*

Atender às particularidades de cada grupo de polinizador pode ser uma tarefa difícil, mas algumas ações podem beneficiar estes agentes como um todo, entre elas o enriquecimento da flora usada para alimentação de polinizadores, poleiros e sítios para nidificação, visando uma paisagem mais amigável aos polinizadores (Fig. 23.1 E).

Para promover o enriquecimento das plantas que atraem e mantêm polinizadores em uma dada área em restauração é preciso primeiramente conhecer a flora original, a disponibilidade e distribuição dos recursos florais e as interações estabelecidas entre as espécies de plantas e seus polinizadores (Silva 2009; Silva *et al.* 2010). Nesse sentido, as síndromes de polinização (Introdução Seção 3) (Faegri & van der Pijl 1979) podem ajudar muito na escolha das plantas usadas no enriquecimento. Também é importante contemplar espécies de plantas com diferentes hábitos, considerando toda a estratificação vertical. Silva *et al.* (2012a) mostraram recentemente que há uma variação na distribuição das síndromes de polinização na estratificação vertical no cerrado em sentido restrito. Determinados estratos apresentam até 100% de dependência de um grupo de polinizador. Além disso, deve-se levar em consideração também a necessidade de se ter espécies em floração o ano todo, garantindo a disponibilidade do recurso, não somente espacial, mas também temporalmente (Silva 2009). Lembrando a vulnerabilidade ou fragilidade dos serviços ambientais, Jha & Kremen (2013) sugerem, para a restauração de *habitat*, o uso de plantas estruturais, aquelas que proveem recursos

para sustentar um grande número de polinizadores (espécies e indivíduos) e de plantas-ponte, ou seja, aquelas que fornecem recursos alimentares durante períodos de maior escassez.

De maneira geral, o processo de urbanização promove a perda da riqueza e abundância de espécies e a redução da complexidade dos *habitats*. Plantas em toda a estratificação vertical, principalmente árvores e arbustos, são removidas, diminuindo consideravelmente a disponibilidade de recursos alimentares que atraem e mantêm a fauna de polinizadores (Silva, obs. pes.). O solo impermeável também fica indisponível para as plantas e animais. Blair & Launer (1997), estudando borboletas em seis áreas próximas a Palo Alto, na Califórnia, mostraram que mais de 80% das áreas urbanas são cobertos por asfalto e edifícios, deixando menos de 20% de área vegetada, um cenário bastante comum nas cidades (McKinney 2008).

A manutenção de polinizadores nas cidades, contudo, tem sido foco de discussões em várias partes do mundo. Alguns estudos demonstram que as áreas urbanas funcionam como zonas de refúgio e/ou como corredores ecológicos importantes (McIntyre 2000; Chace & Walsh 2006; McKinney 2008), como já mostrado para abelhas Euglossini (López-Uribe *et al.* 2008), Bombini (McFrederick & LeBuhn 2006), Meliponini (Oliveira *et al.* 2013) e também abelhas solitárias (Silva *et al.* 2007). A difusão desse conhecimento faz que cada vez mais pessoas se interessem pela conservação de espécies nativas e por boas práticas de jardinagem em áreas urbanas (Owen 1991; Buchanan 1999; Frey 2009). Com um planejamento urbano cuidadoso, os moradores podem atrair uma grande diversidade de espécies de polinizadores em seus jardins (Tommasi *et al.* 2004; Pawelek *et al.* 2009) e, portanto, contribuir para a conservação da fauna local, especialmente quando

são utilizadas espécies de plantas nativas (McIntyre & Hostetler 2001; McKinney 2002; Lowry 2007). Além disso, segundo Pawelek *et al.* (2009), os jardins urbanos, ponto de encontro e recreação, promovem indiretamente a educação ambiental.

No *campus* Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, mais de 65% das plantas são nativas e boa parte corresponde à flora original (Aleixo *et al.* 2014). Segundo os autores, a escolha das espécies no paisagismo do *campus* foi muito feliz, pois estas plantas mantêm polinizadores de diversos taxa, contemplando de maneira muito semelhante as síndromes de polinização zoófilas (com predomínio da melitofilia) em mata estacional semidecidual, que consiste na vegetação nativa da área do *campus* (Kinoshita *et al.* 2006; Silva, obs. pes). Estudos sobre a dieta de algumas espécies de abelhas da família Apidae deste *campus* comprovam que é necessária uma diversidade de espécies de plantas em floração ao longo de todo o ano para manter tais abelhas: *Scaptotrigona* aff. *depilis* utilizou oitenta e seis espécies de plantas diferentes na sua dieta (Faria *et al.* 2012), *Frieseomelitta varia* utilizou setenta e sete espécies (Aleixo *et al.* 2013) e *Centris analis* foi vista em cinquenta e uma espécies de plantas (Silva, obs. pes).

Em ambientes agrícolas, práticas de rotação de cultura podem beneficiar os polinizadores no sentido de manter a oferta de alimento. Obviamente a não aplicação de inseticidas durante as floradas evita reduzir ou até mesmo dizimar as populações de insetos polinizadores (Mader *et al.* 2010). Menz *et al.* (2011) alertam que para restaurar o *habitat* é preciso conhecer as exigências dos polinizadores e respeitar as diferenças regionais das paisagens, bem como seus ciclos de vida (Winfree 2010). São inúmeros os benefícios de se manter uma paisagem diversa no entorno dos cultivos, mesmo em pequenas propriedades agrícolas (Kennedy *et al.* 2013), permitindo a coexistência de

algumas espécies ruderais que possam ser atrativas para os polinizadores (Cavalheiro *et al.* 2011).

Na tentativa de auxiliar os produtores de maracujá-amarelo (*Passiflora edulis*: Passifloraceae), Silva *et al.* (2012b) apresentaram algumas ações para minimizar os impactos causados no ambiente e, assim, promover o aumento do número de polinizadores. Silva *et al.* (2010) também sugeriram o plantio, o enriquecimento e a restauração da flora do entorno dos cultivos, apresentando mais de oitenta espécies de plantas usadas na dieta das espécies de *Xylocopa*, que podem servir para atrair e manter as mamangavas. Para o enriquecimento da vegetação e para a manutenção de *Eulaema nigrata* (Apidae), abelha polinizadora do maracujá-doce (*Passiflora alata*: Passifloraceae), que floresce apenas por alguns meses e oferece apenas néctar, recomenda-se utilização de plantas atrativas para esse polinizador e que floresçam ao longo de todo o ano, principalmente plantas que disponibilizam pólen, como *Solanum lycocarpum* (Solanaceae), *Rynchanthera grandiflora*, *Trembleya parviflora*, *Cambessedesia hilariana* (Melastomataceae) (Silva *et al.* 2012c; Silva *et al.* 2012d) e *Myrcia guianensis* (Myrtaceae) (Gaglianone *et al.* 2010). No caso destes polinizadores do maracujá, o uso de ninhos-armadilha (com cavidades no seu interior) feitos com gomos de bambu, troncos de madeira morta e blocos de cimento pode auxiliar no estabelecimento de ninhos das espécies (Garófalo *et al.* 2004; Silva *et al.* 2012b, Silva *et al.* 2012c; Silva *et al.* 2014a).

Para espécies de polinizadores que nidificam ou passam parte do ciclo de desenvolvimento no solo, práticas na lavoura influenciam suas densidades populacionais. Julier & Rouston (2009) examinaram os efeitos de práticas comuns nas lavouras, como plantio direto, rotação de cultura, irrigação e propriedades do solo, na abundância de algumas espécies de abelhas que residem no chão. Espécies

que, por exemplo, preferem nidificar no meio da plantação (p. ex., *Peponapis*: Apidae) podem ser prejudicadas com aragens profundas nas lavouras que destroem seus ninhos que estão a cerca de 30 cm de profundidade (Rozen & Ayala 1987; Krug *et al.* 2010). Por outro lado, várias espécies de abelhas também se beneficiam da irrigação do solo, pois este fica mais fácil para ser escavado, como observado por Greenberg (1982) para *Lasioglossum* sp. Cane (2008) relatou que vários agricultores perderam as agregações de *Nomia melanderi* (Halictidae), que é a principal polinizadora da alfafa, por terem parado de irrigar o solo. Conhecer a preferência dos animais por certos tipos de solo quanto a composição, textura e umidade pode auxiliar na restauração de *habitats* degradados (Cane 1991).

Manejo e criação de polinizadores

O manejo é a forma mais indicada para aumentar a população dos polinizadores. O primeiro passo para manejar uma espécie é conhecer profundamente o seu nicho. Por exemplo, para manejar uma espécie de abelha é importante conhecer sua organização social, o seu período de atividade, sua alimentação, o local onde constroem os ninhos, quais materiais usa para isso e quais seus inimigos naturais, entre outros (Silva *et al.* 2014b).

Entre os diversos polinizadores, sem dúvida as abelhas representam o maior número de espécies domesticáveis. Globalmente a espécie *A. mellifera* é o melhor exemplo de manejo ou domesticação de um polinizador. Devido aos produtos apícolas, existe um amplo e sólido conhecimento sobre a biologia desta espécie. Nas Américas esta espécie é exótica e, segundo as projeções de Aizen & Harder (2009), o crescimento da apicultura é menor do que o necessário para uma agricultura sustentável.

Outra espécie de abelha criada em larga escala é *Bombus terrestris* (Apidae). Na década de 1990 a Bélgica e a Holanda dominaram o mercado de criação dessa espécie (Velthuis & Van Doorn 2006), o que foi possível após o conhecimento acerca da quebra da hibernação das rainhas, permitindo criar colônias durante o ano todo, e sobre as fontes alimentares mais eficientes para a manutenção das colônias. Em 2005, o uso desta abelha na agricultura atingiu a cifra de 1 milhão de dólares por ano, tornando-se uma indústria bilionária (Velthuis & Van Doorn 2006). As espécies de *Bombus* que ocorrem no Brasil são bastante agressivas, o que torna o seu manejo inviável (Garófalo *et al.* 1986).

O Brasil é rico em espécies de Meliponini, as abelhas sem ferrão (Camargo & Pedro 2007), e a meliponicultura cresce no país (Nogueira-Neto 1997), dando sinais de ser o grupo com maior potencial para manejo (Fig. 23.1 F). Recentemente, Nunes-Silva *et al.* (2013) demonstraram a eficiência da abelha *Melipona fasciculata* na polinização de berinjelas em estufas, aumentando em 29% a produção. Abelhas do gênero *Melipona* são capazes de vibrar as anteras das flores de Solanaceae, sendo uma alternativa potencial para as espécies de *Bombus*.

Entre as espécies de abelhas solitárias, as dos gêneros *Centris*, *Megachile* e *Tetrapedia* são fortes candidatas ao manejo em áreas cultivadas, assim como as espécies parassociais do gênero *Xylocopa*. Tais abelhas constroem seus ninhos em cavidades preexistentes naturais ou escavam em madeira morta (Garófalo *et al.* 2004; Camillo & Garófalo 1982; Freitas & Oliveira-Filho 2003). Estas abelhas são consideradas polinizadoras de diversas frutíferas importantes. *Centris* (*Heterocentris*) *analis*, por exemplo, é a principal polinizadora da aceroleira (*Malpighia emarginata*) (Freitas *et al.* 1999; Oliveira & Schlindwein 2009; Vilhena *et al.* 2012) e aceita

facilmente ninhos-armadilha. Mas, como verificado por Silva (obs. pes.) no espectro polínico da dieta desta espécie de abelha, ela utiliza mais de cinquenta espécies de plantas. Assim, não basta oferecer os ninhos, mas também é necessário manter uma diversidade de plantas no local.

Como exemplificado, sem dúvida as abelhas estão entre os polinizadores com maior possibilidade de criação, mas, mesmo assim, é possível criar outros polinizadores. A criação de borboletas monarcas (gênero *Danaus*), por exemplo, pode ser otimizada com cultivo de *Asclepia* (Asclepiadaceae), sua planta preferida, e transferência dos ovos ou larvas da borboleta para recipientes, como um aquário com papel toalha umedecido, e com o fornecimento de folhas frescas da planta diariamente (Hellyer 2011) (<http://www.monarchlab.org/Lab/Rearing/>). Moscas sirfídeos também podem ser criadas em salas ou câmeras com umidade, temperatura e luz controladas, oferecendo pedaços de carnes em recipiente com areia. Para aves a instalação de poleiros e locais para abrigo pode auxiliar as populações. De uma maneira geral, a manutenção de *habitats* naturais ainda é a melhor maneira de garantir a sobrevivência dos diversos grupos de polinizadores.

Políticas favoráveis

Os fatores mencionados anteriormente responsáveis pelo declínio das populações de polinizadores são complexos. Decisões políticas privilegiam interesses econômicos e, na maioria das vezes, contrariam propostas de conservação. Políticas globais e locais em essência devem atacar os mesmos problemas, mas obviamente em escalas bastante distintas, o que requer conscientização em todos os níveis, desde as crianças aos políticos, que podem mudar as leis.

Em alguns países a polinização é considerada fator de produção agrícola. Maneiras para valorar economicamente os serviços da polinização (sobre os ganhos reais) serão muito úteis para convencer políticos e grandes agricultores acerca da importância dos polinizadores. Geralmente as discussões concentram-se nos meios acadêmicos, entre pessoas já bem esclarecidas sobre os problemas. Precisamos extrapolar o discurso e divulgar a causa em outras instâncias. Dado que o argumento econômico costuma prevalecer no sistema em que vivemos, urge que evidenciemos os valores e as cifras dos serviços de polinização. Por exemplo: quanto um agricultor ganharia em sua lavoura de tomate se ele preservasse parte da vegetação nativa intercalada em seus cultivos? Indiretamente o consumidor ganharia pagando menos pelos tomates e estes seriam mais saborosos e suculentos.

A ausência de polinizadores nativos nas culturas geralmente está associada ao cultivo convencional, em que se usam pesticidas sem controle da concentração e quantidade, horário de aplicação e qualidade dos mesmos, especialmente inseticidas genéricos, com amplo espectro de ação. O consumo de produtos orgânicos aumentou, havendo, ainda, um enorme potencial de crescimento para este mercado de consumo, mas os produtores orgânicos não recebem os mesmos benefícios que os convencionais ou latifundiários, o que torna o produto mais caro e, conseqüentemente, restrito a um público específico (com maior poder aquisitivo ou mais conhecimento). Leis regulamentando o uso dos pesticidas e inseticidas são necessidades urgentes e devem considerar a existência desta fauna benéfica. Recomendações sobre boas práticas de manejo dos pesticidas agrícolas podem ser consultadas em Freitas & Pinheiro (2010) e Pinheiro & Freitas (2010), contudo ainda são poucos os estudos

que apresentam os impactos dos pesticidas sob as populações de polinizadores e seus efeitos na cadeia trófica, incluindo a espécie humana. Sabe-se, por exemplo, que há mortalidade na comunidade de abelhas, mas a gravidade não é mensurada de maneira cientificamente correta. Cada espécie de abelha apresenta um grau de sensibilidade ou resistência a determinados pesticidas. As instruções técnicas para aplicação dos pesticidas devem ser transmitidas aos produtores e seu uso deve ser fiscalizado. Nesse sentido, as autoridades devem dar mais atenção a esse problema, pois as empresas não deixarão de produzir os defensivos, o comércio não para e há uma necessidade urgente em relação à sustentabilidade e à produção de alimento. Por que determinados pesticidas são proibidos em alguns países desenvolvidos e liberados no Brasil? A gravidade do problema não é a mesma? Quem são os responsáveis por essa decisão?

Embora nem todas as instituições possuam a disciplina sobre polinização em seus currículos, seria fundamental que escolas agrícolas, cursos de agronomia e engenharia florestal a incluíssem. Estes profissionais estão muito próximos aos produtores e podem ajudá-los a modificar o modo atual de exploração do ambiente, fazendo-os compreender melhor a real importância do ambiente natural. Nesse sentido, os pequenos agricultores, que usam a prática de múltiplos cultivos associada a práticas ambientalmente amigáveis, promovem, de fato, benefícios aos polinizadores.

Detectar o declínio dos polinizadores não é uma tarefa fácil, pois na maioria das vezes faltam os dados de tamanho populacional. Lebuhn *et al.* (2013) sugerem programas de monitoramento com estudos de longo prazo ou com repetições. Diante da urgência em propor medidas e da demanda de tempo para conhecer tantas particularidades dos polinizadores

podemos pensar em espécies indicadoras, ou guarda-chuva. Para tais espécies focais deveriam ser feitos estudos detalhados sobre seu nicho, tamanho populacional, limitação de deslocamento, especialização quanto ao recurso, de tal modo que permitisse inferir sobre o manejo da paisagem a seu favor.

Considerações finais

Na Europa e na América do Norte o declínio da fauna de polinizadores é bem documentado (exemplos para abelhas e sirfídeos na Inglaterra e Holanda podem ser encontrados em Biesmeijer *et al.* 2006; Potts *et al.* 2010). No Brasil, um país megadiverso e com dimensões continentais, é difícil, de fato, conhecer e mensurar nossas perdas, pois muitos dos polinizadores ainda sequer são conhecidos pela ciência. Mas é fácil perceber os danos que estamos causando à natureza e, com isso, promovendo todas as ameaças aos polinizadores mencionados nesse capítulo (Kremen *et al.* 2002). Estudos revelam que em *habitats* onde o uso da terra é moderado (menos predatório) os resultados na fauna de polinizadores são variáveis, podendo até ser positivos (Quintero *et al.* 2010; Winfree *et al.* 2007; 2009; 2011). Até mesmo Ghazoul (2005), que questiona sobre a real existência de uma crise global para os polinizadores, concorda que sistemas agroflorestais são preferíveis às monoculturas.

Os polinizadores são espécies-chave, isto é, das quais a persistência de grande número de espécies depende. Eles são essenciais no ciclo reprodutivo da maioria das plantas com flores e, conseqüentemente, na manutenção do próprio ecossistema, pois sustentam populações de plantas que outros animais precisam para se alimentar ou abrigar. Se os polinizadores desaparecerem, o efeito na saúde e viabilidade das populações das plantas pode ser desastroso. Além

disso, a alimentação da espécie humana ficará bastante empobrecida em termos calóricos (nutricional e culturalmente) (Steffan-Dewenter *et al.* 2005).

Em 2000, a Iniciativa Internacional dos Polinizadores foi aprovada como um programa estratégico na V Conferência das Partes das Nações Unidas. Em seguida, várias iniciativas foram criadas pelo mundo, e todas elas, incluindo a Iniciativa Brasileira de Polinizadores (IBP), possuem programas específicos para desenvolvimento e aplicação do conhecimento na área. Os polinizadores agregam valores altos com a produção de frutos, sementes e maior produtividade de um modo geral, além de promoverem a estabilidade dos ecossistemas na medida em que garantem a produção de frutos que alimentam uma gama enorme de outros animais (Kearns *et al.* 1998). Sendo assim, temos que aproveitar essa chance para propor estratégias de mitigação dos impactos ambientais e reverter o declínio das populações dos polinizadores.

Agradecimentos

Dedicamos este capítulo à Profa. Marlies Sazima, em reconhecimento a seu trabalho e admiração à sua pessoa. Agradecemos aos editores deste livro a oportunidade de expor e compartilhar nossa preocupação com os polinizadores. Agradecemos aos colegas Paulo Cesar Fernandes e Giorgio Venturieri pela permissão de uso das fotos (23.1 D e 23.1 F, respectivamente). Somos muito gratos também às nossas agências de fomento (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico [CNPq], Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo [FAPESP], Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas [CONICET]) por nos auxiliarem em nossas pesquisas sobre este tema.

Referências Bibliográficas

- Aizen, M.A. & Feinsinger, P. 1994. Forest Fragmentation, Pollination and Plant Reproduction in a Chaco Dry Forest, Argentina. **Ecology**, 75, 330-351.
- Aizen, M.A. & Vázquez, D.P. 2006. Flower performance in human-altered habitats. In: Harder, L.D & Barrett, S.C.H. (eds.). **Ecology and Evolution of flowers**, 159-179. Oxford University Press.
- Aizen, M.A. & Harder, L.D. 2009. The global stock of domesticated honeybees is growing slower than agricultural demand for pollination. **Current Biology**, 19, 915-918 (doi:10.1016/j.cub.2009.03.071).
- Aizen, M.A.; Morales, C.L. & Morales, J.M. 2008. Invasive mutualists erode native pollination webs. **PLoS Biology**, 6, 31.
- Aizen, M.A.; Sabatino, M. & Tylianakis, J.M. 2012. Specialization and rarity predict nonrandom loss of interactions from mutualist networks. **Science**, 335, 1486-1489.
- Aktar, M.W.; Sengupt, D. & Chowdhury, A. 2009. Impact of pesticides use in agriculture: their benefits and hazards. **Interdisciplinary Toxicology**, 2, 1-12.
- Aleixo, K.P.; Faria, L.B.; Groppo, M.; Nascimento Castro, M.M. & Silva, C.I. 2014. Spatiotemporal distribution of floral resources in a Brazilian city: Implications for the maintenance of pollinators, especially bees. *Urban For. Urban Gree.*, doi: 10.1016/j.ufug.2014.08.002.
- Aleixo, K.P.; Faria, L.B.; Garófalo, C.A.; Fonseca, V.L.I. & Silva, C.I. 2013. Pollen collected and foraging activities of *Frieseomelitta varia* (Lepeletier) (Hymenoptera: Apidae) in an urban landscape. **Sociobiology**, 60, 266-276.
- Alves dos Santos, I. 2010. Conservação dos polinizadores. **Oecologia Australis**, 14, 11-13.
- Anderson, S.H.; Kelly, D.; Ladley, J.J.; Molloy, S. & Terry, J. 2011. Cascading Effects of Bird Functional Extinction Reduce Pollination and Plant Density. **Science**, 331, 1068-1071.
- Andrade, F.R. & Prezoto, F. 2001. Horários de atividade forrageadora e material coletado por *Polistes ferrerii* Saussure, 1853 (Hymenoptera, Vespidae), nas diferentes fases de seu ciclo biológico. **Revista Brasileira de Zoociências**, 3, 117-128.
- Arbetman, M.; Meeus, I.; Morales, C.; Aizen, M. & Smagghe, G. 2012. Alien parasite hitchhikes to Patagonia on invasive bumblebee. **Biological Invasions**, 3, 489-494.
- Arkins, A.M.; Winnington, A.P.; Anderson, S. & Clout, M.N. 2006. Diet and nectarivorous foraging behaviour of the short-tailed bat (*Mystacina tuberculata*). **Journal of Zoology**, DOI: 10.1111/j.1469-7998.1999.tb00982.x.
- Ashworth, L. & Galetto, L. 2001. Pollinators and reproductive success of the wild cucurbit *Cucurbita maxima* spp. Andreana (Cucurbitaceae). **Plant Biology**, 3, 398-404.
- Ashworth, L.; Aguilar, R.; Galetto, L. & Aizen, M.A. 2004. Why do pollination generalist and specialist plant species show similar reproductive susceptibility to habitat fragmentation? **Journal of Ecology**, 92, 717-719.
- Barker, R.J.; Lehner, Y. & Kunzmann, M.R. 1980. Pesticides and honeybees: nectar and pollen contamination in alfalfa treated with dimethoate. **Archives of Environmental Contamination and Toxicology**, 9, 125-133.
- Barnosky, A.D.; Matzke, N.; Tomiya, S.; Wogan, G.O.U.; Swartz, B.; Quental, T.; Marshall, C.; McGuire, J.L.; Lindsey, E.L.; Maguire, K.C.; Mersey, B. & Ferrer, E.A. 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? **Nature**, 471, 51-57.
- Bascompte, J. & Jordano, P. 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. **Annual review of Ecology and Systematics**, 38, 567-593.
- Bascompte, J. & Stouffer, D.B. 2009. The assembly and disassembly of ecological networks. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. **Biological Sciences**, 364, 1781-1787.
- Bascompte, J.; Jordano, P. & Olesen, J.M. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. **Science**, 312, 431-433.
- Bascompte, J.; Jordano, P.; Melián, C.J. & Olesen, J.M. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 100(16), 9383-9387.
- Bastolla, U.; Fortuna, M.A.; Pascual-Garcia, A.; Ferrera, A.; Luque, B. & Bascompte, J. 2009. The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. **Nature**, 458, 1018-1020.
- Bender, D.J.; Tischendorf, L. & Fahrig, L. 2003. Using patch isolation metrics to predict animal movement in binary landscapes. **Landscape Ecology**, 18, 17-39.
- Bennett, P.M. & Owens, I.P.F. 1997. Variation in extinction risk among birds: chance or evolutionary predisposition? **Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences**, 264, 401-408.
- Bernard, E.; Aguiar, L.M.S. & Machado, R.B. 2010. Discovering the Brazilian bat fauna: a task for two centuries? **Mammal Review**, 41, 23-39.
- Biesmeijer, J.C.; Roberts, S.P.M.; Reemer, M.; Ohlemüller, M.; Peeters, T.; Schaffers, A.P.; Poots, S.G.; Kleukers, R.; Thomas, C.D.; Settele, J. & Kunin, W.E. 2006. Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. **Science**, 313, 351-354.

- Blair, R.B. & Launer, A.E. 1997. Butterfly diversity and human land use: Species assemblages along an urban gradient. **Biological Conservation**, 80, 113-125.
- Boggs, C.L. & Ross, C.L. 1993. The effect of adult food limitation on life history traits in *Speyeria mormonia* (Lepidoptera: Nymphalidae). **Ecology**, 74, 433-441.
- Boggs, C.L. 1987. Ecology of nectar and pollen feeding in Lepidoptera. In: Slansky, Jr., F. and Rodriguez, J.G. (eds.), **Nutritional ecology of insects, mites and spiders and related Invertebrates**. New York, John Wiley & Sons, pp. 369-391.
- Bond, W.J. 1994. Do mutualisms matter? Assessing the impact of pollinator and disperser disruption on plant extinction. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B**, 344, 83-90.
- Bronstein, J.L.; Gouyon, P.H.; Gliddon, C.; Kjellberg, F. & Michaloud, G. 1990. The ecological consequences of flowering asynchrony in monoecious figs: a simulation study. **Ecology**, 71, 2145-2156.
- Buchanan, C. 1999. **The Wildlife Sanctuary Garden**. Berkeley, CA, Ten Speed Press, 224 p.
- Buchmann, S.L.** & Nabhan G.P. 1997. The Forgotten Pollinators. Washington, D.C., Island Press, 292 pp.
- Burkle, L.A. & Irwin, R. E. 2010. Beyond biomass: measuring the effects of community-level nitrogen enrichment on floral traits, pollinator visitation and plant reproduction. **Journal of Ecology**, 98, 705-717.
- Buzato, S. 1995. **Estudo comparativo de flores polinizadas por beija-flores em três comunidades da Mata Atlântica no Sudeste do Brasil**. Tese de Doutorado. Campinas: Universidade Estadual de Campinas.
- Buzato, S.; Sazima, M. & Sazima, I. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic Forest sites. **Biotropica**, 32, 824-841.
- Buzato, S.; Giannini, T.C.; Machado, I.C.; Sazima, M. & Sazima, I. 2012. Polinizadores vertebrados: Uma visão geral para as espécies brasileiras. **In**: Imperatriz Fonseca, V.L.; Canhos, D.A.L.; Alves, D.A.; Saraiva, A.M. (Org.). **Polinizadores no Brasil**. 1 [ed. São Paulo, EDUSP, p. 7-485.
- Camargo J.M.F. & Pedro, S.R. 2007. Meliponini Lepeletier, 1836. *In* Moure, J.S., Urban, D. & Melo, G.A.R. (Orgs). **Catalogue of Bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region - online version**. Available at <http://www.moure.cria.org.br/catalogue>.
- Camillo, E. & Garófalo, C.A. 1982. On the bionomics of *Xylocopa frontalis* (Olivier) and *Xylocopa grisescens* (Lepeletier) in southern Brazil: I - Nest construction and biological cycle. **Revista Brasileira de Biologia**, 42(3), 571-582.
- Camillo, E. 2003. **Polinização de maracujá**. Ribeirão Preto: Holos Editora, 44pp.
- Cane, J. 2005. **Squash Pollinators of the Americas Survey (SPAS)**. USDA. Agricultural Research Service. <http://www.ars.usda.gov/>.
- Cane, J.H. 1991. Soils of ground-nesting bees (Hymenoptera, Apoidea)-texture, moisture, cell depth and climate. **Journal of the Kansas Entomological Society**, 64, 406-413.
- Cane, J.H. 2008. A native ground-nesting bee (*Nomia melanderi*) sustainably managed to pollinate alfalfa across an intensively agricultural landscape. **Apidologie**, 39, 315-323.
- Cascante, A.; Quesada, M.; Lobo, J.J. & Fuchs, E.A. 2002. Effects of dry Forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree *Samanea saman*. **Conservation Biology**, 16, 137-147.
- Cavalheiro L.G., Veldtman, R., Shenkute, A. G., Tesfay, G.B., Pirk, C.W.W., Donaldson J.S. & Nicolson, S.W. 2011. Natural and within-farmland biodiversity enhances crop productivity. **Ecology Letters**, 14, 251-259
- Cavalheiro, L.G.; Seymour, C.L.; Nicolson, S.W. & Veldtman, R. 2012. Creating patches of native flowers facilitates crop pollination in large agricultural fields: mango as a case study. **Journal of Applied Ecology**, 49, 1373-1383.
- Cavalheiro, L.G.; Seymour, L.C.; Veldtman, R. & Nicolson, S.W. 2010. Pollination services decline with distance from natural habitat even in biodiversity-rich areas. **Journal of Applied Ecology**, 47, 810-820.
- Carvalho L.G., Veldtman, R., Shenkute, A. G., Tesfay, G.B., Pirk, C.W.W., Donaldson J.S. & Nicolson, S.W. 2011. Natural and within-farmland biodiversity enhances crop productivity. **Ecology Letters**, 14, 251-259.
- Chace, J.F. & Walsh, J.J. 2006. Urban effects on native avifauna: a review. **Landscape and Urban Planning**, 74, 46-69.
- Chacoff, N.P. & Aizen, M.A. 2006. Edge effects on flower-visiting insects in grapefruit plantations bordering premontane subtropical forest. **Journal of Applied Ecology**, 43, 18-27.
- Choudhary A. & Sharma D.C. 2008. Dynamics of pesticide residues in nectar and pollen of mustard (*Brassica juncea* (L.) Czern.) grown in Himachal Pradesh (India). **Environmental Monitoring and Assessment**, 144, 143-150.
- Corbet S.A. 1995. Insects, plants and succession: advantages of long-term set-aside. **Agriculture, Ecosystems and Environment** 55: 61-67.
- Cox, P.A.; Elmquist, T.; Pierson, E.D. & Rainey, W.E. 1991. Flying foxes as strong interactors in South Pacific island ecosystems: a conservation hypothesis. **Conservation Biology**, 5, 448-453.
- Cox, R.L. & Wilson, W.T. 1984. Effects of permethrin on the behavior of individually tagged honey bees, *Apis mellifera* L (Hymenoptera, Apidae). **Environmental Entomology**, 13, 375-378.

- Cranmer, L.; McCollin, D. & Ollerton, J. 2012. Landscape structure influences pollinator movements and directly affects plant reproductive success. **Oikos**, 121, 562-568.
- Cuthbertson, P. & Jepson, P. 1988. Reducing pesticide drift into the hedgerow by the inclusion of an unsprayed field margin. **Brighton Crop Protection Conference-Pests and Diseases**, 2, 747-751.
- D'amato, C.; Torres, J.P.M. & Malm, O. 2002. DDT (Dicloro Difenil Tricloroetano): Toxicidade e Contaminação Ambiental - Uma Revisão. **Química Nova**, 25, 995-1002.
- De Marco, P.Jr. & Coelho, F.M. 2004. Services performed by the ecosystem: forest remnants influence agricultural cultures' pollination and production. **Biodiversity and Conservation**, 13, 1245-1255.
- Desneux, N.; Decourtye, A. & Delpuech, J.M. 2007. The sublethal effects of pesticides on beneficial arthropods. **Annual Review of Entomology**, 52, 81-106.
- Dick, C.W.; Bermingham, E.; Lemes, M.R. & Gribel, R. 2007. Extreme long-distance dispersal of the lowland tropical rainforest tree *Ceiba pentandra* L. (Malvaceae) in Africa and the Neotropics. **Molecular Ecology**, 16, 3039-3049.
- Dicks, L. V. et al. 2013. Identifying key knowledge needs for evidence-based conservation of wild insect pollinators: a collaborative cross-sectoral exercise. **Insect Conservation and Diversity**, 6, 435-446.
- Dixo M.; Metzger, J.P.; Morgante, J.S. & Zamudio, J. 2009. Habitat fragmentation reduces genetic diversity and connectivity among toad populations in the Brazilian Atlantic Coastal Forest. **Biological Conservation**, 142, 1560-1569.
- Donovan, B.J. & Macfarlane, R.P. 1984. **Bees and Pollination**. In: Scott, R. R. (ed.) New Zealand pest and beneficial insects. Missouri, Lincoln University College of Agriculture. pp. 247-269.
- Duarte J.; Costa, A.M.B.; Katagiri, S.; Martins, J.A.; Oliveira, M.E. & Ribeiro, C.M. 2013. Parasitism by *Dioctophyme renale* (Goeze, 1782) in Maned Wolf (*Chrysocyon brachyurus*), Brazil. **Veterinária e Zootecnia**, 20, 52-56.
- Easton, A.H. & Goulson, D. 2013. The neonicotinoid insecticide imidacloprid repels pollinating flies and beetles at field-realistic levels. **PLoS One**, 8, e54819.
- Elbert, A.; Haas, M.; Springer, B.; Thielert, W. & Nauen, R. 2008. Applied aspects of neonicotinoid uses in crop protection. **Pest Management Science**, 64, 1099-1105.
- Eltz, T.; Brühl, C.A.; Imiyabir, Z & Linsenmair, K.E. 2003. Nesting and nest tress of stingless bees (Apidae: Meliponini) in lowland dipterocarp forests in Sabah, Malaysia, with implications for forest management. **Forest Ecology and Management**, 172, 301-313.
- Ewers, R.M. & Didham, R.K. 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. **Biological Reviews**, 81, 117-142.
- Faegri, K. & Van der Pijl, L. 1979. **The principles of pollination ecology**. 2.ed. Oxford, Pergamon Press.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. **Annual review of Ecology and Systematics**, 34, 487-515.
- Fang, Q. & Huang, S.Q. 2012. Relative stability of core groups in pollination networks in a biodiversity hotspot over four years. **PloS one**, 7, e32663.
- Faria, L.B.; Aleixo, K.P.; Garófalo, C.A.; Imperatriz-Fonseca, V.L. & Silva, C.I. 2012. Foraging of *Scaptotrigona* aff. *depilis* (Hymenoptera, Apidae) in an urbanized area: Seasonality in resource availability and visited plants. **Psyche**, doi:10.1155/2012/630628.
- Frankie, G.W.; Thorp, R.W.; Pawelek, J.C.; Hernandez, J. & Coville, R. 2009. Urban Bee Diversity in a Small Residential Garden in Northern California. **Journal of Hymenoptera Research**, 18, 368-379.
- Freitas, B. & Oliveira-Filho, J. 2003. Ninhos racionais para mamangava (*Xylocopa frontalis*) na polinização do maracujá-amarelo (*Passiflora edulis*). **Ciência Rural**, 33, 1135-1139.
- Freitas, B.M. & Pinheiro, J.N. 2010. Efeitos sub-letais dos pesticidas agrícolas e seus impactos no manejo de polinizadores dos agroecossistemas brasileiros. **Oecologia Australis**, 14, 282-298.
- Freitas, B.M.; Alves, J.E.; Brandão, G.F. & Araújo, Z.B. 1999. Pollination requirements of West Indian cherry (*Malpighia emarginata*) and its putative pollinators, *Centris* bees, in NE Brazil. **Journal of Agricultural Science**, 133, 303-311.
- Freitas, L.; Vasconcellos, N.C.; Campbell, T.V. & Oliveira, A.N. 2007. **Conservando as interações entre plantas e polinizadores: a perspectiva de redes ornitófilas e a criação do "jardim dos beija-flores"**. Anais do VIII Congresso de Ecologia do Brasil, Caxambu, MG. p:1-3.
- Frey, K. 2009. The Melissa Garden: A Sanctuary and Season of Honeybees. **Pacific Horticulture**, 70, 29-34.
- Fuchs, E.J.; Lobo, J.A. & Quesada, M. 2003. Effects of forest fragmentation and flowering phenology on the reproductive success and mating patterns of the tropical dry forest tree *Pachira quinata*. **Conservation Biology**, 17, 149-157.
- Gaglianone, M.C.; Rocha, H.H.S.; Benevides, C.R.; Junqueira, C.M. & Augusto, S.C. 2010. Importância de Centridini (Apidae) na polinização de plantas de interesse agrícola: o maracujá-doce (*Passiflora alata* Curtis) como estudo de caso na região Sudeste do Brasil. **Oecologia Australis**, 14, 152-164.

- Galetti, M. & L.P.E. Morellato. 1994. Diet of the large fruit-eating bat *Artibeus lituratus* in a forest fragment in Brazil. **Mammalia**, 58, 661-665.
- Gallai, N.; Salles, J.M.; Settele J. & Vaissière, B.E. 2009. Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. **Ecological Economics**, 68, 810-821.
- Garibaldi, L.A.; Steffan-Dewenter, I.; Winfree, R.; Aizen, M.A.; Bommarco, R.; Cunningham, S.A.; Kremen, C.; Morales, J.M.; Bommarco, R.; Cunningham, S.A.; Carvalheiro, L.G.; Chacoff, N.P.; Dudenhöffer, J.H.; Greenleaf, S.S.; Holzschuh, A.; Isaacs, R.; Krewenka, K.; Mandelik, Y.; Mayfield, M.M.; Morandin, L. A.; Potts, S.G.; Ricketts, T.H.; Szentgyörgyi, H.; Viana, B.F.; Westphal, C.; Winfree, R.; Klein, M. 2013. Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance. **Science**, 339, 1608-1611.
- Garófalo, C.A.; Martins, C.F. & Alves dos Santos, I. 2004. The Brazilian solitary bee species caught in trap nests. In: Solitary bees: **Conservation, Rearing and Management for Pollination**, Freitas BM & Pereira JOP (eds.). Fortaleza, Imprensa Universitária UFC, p. 77-84.
- Garófalo, C.A.; Zucchi, R. & Muccillo, G. 1986. Reproductive studies of a Neotropical bumblebee, *Bombus atratus* (Hymenoptera, Apidae). **Revista Brasileira de Genética**, 2, 231-243.
- Ghazoul, J. 2005. Buzziness as usual? Questioning the global pollination crisis. **Trends in Ecology and Evolution**, 20, 367-373.
- Girão, L.C.; Lopes, A.V.; Tabarelli, M. & Bruna, E.M. 2007. Changes in tree reproductive traits reduce functional diversity in a fragmented Atlantic Forest landscape. **PLoS One**, 2, e908.
- Gonzalez, A.; Rayfield, B. & Lindo, Z. 2011. The disentangled bank: how loss of habitat fragments and disassembles ecological networks. **American Journal of Botany**, 98, 503-516.
- Goulson, D. 2003. **Bumblebees: Their Behaviour and Ecology**. Oxford, UK, Oxford University Press.
- Goulson, D.; Lye, G.C. & Darvill, B. 2008. Diet breadth, coexistence and rarity in bumblebees. **Biodiversity and Conservation**, 17, 3269-3288.
- Greenberg, L. 1982. Year-round culturing and productivity of a sweat bee, *Lasioglossum zephyrum* (Hymenoptera: Halictidae). **Journal of the Kansas Entomological Society**, 55, 13-22.
- Gregory, L.E.; Gaskins, M.H. & Colberg, C. 1967. Parthenocarpic pod development by *Vanilla planifolia* Andrews induced with growth-regulating chemicals. **Economic Botany**, 21, 351-357.
- Gribel, R. & Hay, J.D. 1993. Pollination ecology of *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae) in Central Brazil cerrado vegetation. **Journal of Tropical Ecology**, 9, 199-211.
- Groombridge, B. 1994. **IUCN Red List of threatened animals**. International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources, Gland, Switzerland, and Cambridge, UK.
- Hadley, A.S. & Betts, M.G. 2009. Tropical deforestation alters hummingbird movement patterns. **Biology Letters**, 5, 207-210.
- Hadley, A.S. & Betts, M.G. 2011. The effects of landscape fragmentation on pollination dynamics, absence of evidence not evidence of absence. **Biological Reviews**, 87, 526-544.
- Hagen, M.; Kissling, D.W.; Rasmussen, C.; De Aguiar, M.A.M.; Brown, L.; Carstensen, D.W.; Alves-Dos-Santos, I.; Dupont, Y.L.; Edwards, F.K.; Genini, J.; Guimarães, Jr.P.; Jenkins, G.B.; Jordano, P.; Kaiser-Bunbury, C.N.; Ledger, M.; Maia, K.P.; Darcie Marquitti, F.M.; McLaughlin, O.; Morellato, L.P.C.; O'gorman, E.J.; Trøjelsgaard, K.; Tylianakis, J.M.; Vidal, M.M.; Woodward, G. & Olesen J. M. 2012. Biodiversity, species interactions and ecological networks in a fragmented world. **Advances in Ecological Research**, 46, 89-210.
- Harris, F.L. & Johnson, S.D. 2004. The consequences of habitat fragmentation for plant-pollinator mutualisms. **International Journal of Tropical Insect Science**, 24, 29-43.
- Hellyer, A. 2011. **Credit Valley Conservation Authority**. Available at <http://www.monarchlab.org/Lab/Rearing/>.
- Henry, M.; Beguin, M.; Requier, F.; Rollin, O.; Odoux, J.F.; Aupinel, P.; Aptel, J.; Tchamitchian, S. & Decourtye A. 2012. A common pesticide decreases foraging success and survival in honeybees. **Science**, 336, 348-350.
- Hilton-Taylor, C. 2000. **2000 IUCN red list of threatened species**. Gland, Switzerland, IUCN.
- Hingston, A.B. & McQuillan, P.B. 1998. Does the recently introduced bumblebee *Bombus terrestris* (Apidae) threaten Australian ecosystems? **Australian Journal of Ecology**, 23, 39-549.
- Holl, K.D. 2006. Nectar Resources and Their Influence on Butterfly Communities on Reclaimed Coal Surface Mines. **Restoration Ecology**, 3, 76-85.
- Hoover, S.E.R., Ladley, J.J., Shchepetkina, A.A., Tisch, M., Gieseg, S.P. & Tylianakis, J.M. 2012. Warming, CO₂, and nitrogen deposition interactively affect a plant-pollinator mutualism. **Ecology Letters**, 15: 227-234.
- Imperatriz Fonseca, V.L., Canhos, D.A.L., Alves, D.A. & Saraiva, A.M. (Eds.). 2012. **Polinizadores no Brasil: Contribuição e perspectivas para a biodiversidade, uso sustentável, conservação e serviços ambientais**. São Paulo, EDUSP.

- Jacobson, S.K. 2009. **Communication Skills for Conservation Professionals**. 2nd ed. Washington, DC, Island Press, 461 pp.
- Jha, S. & C. Kremen. 2013. Bumble bee foraging in response to landscape heterogeneity. **Proceedings of the National Academy of the Sciences**, 8, 555-558.
- Johansen, C.A. & Mayer, D.F. 1990. **Pollinator Protection: a Bee and Pesticide Handbook**. Cheshire, CT, Wicwas Press, 212 p.
- Johnson, R.M.; Ellis, M.D.; Mullin, C.A. & Frazier, M. 2010. Pesticides and honey bee toxicity -
- Jordano, P.; Vázquez, D.P. & Bascompte, J. 2009. Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. *In*: Medel R, Zamora R, Aizen M, Dirzo R (eds.), **Interacciones Planta-Animal y la Conservación de la Biodiversidad**. Santiago, Chile, Editorial Universitaria.
- Julier, H.E. & Roulston, T.H. 2009. Wild Bee Abundance and Pollination Service in Cultivated Pumpkins: Farm Management, Nesting Behavior and Landscape Effects. **Journal of Economic Entomology**, 102, 563-573.
- Kaiser-Bunbury, C.N.; Muff, S.; Memmott, J.; Müller, C.B. & Caffisch, A. 2010. The robustness of pollination networks to the loss of species and interactions: a quantitative approach incorporating pollinator behaviour. **Ecology Letters**, 13, 442-452.
- Kalko, E.K.V.; Herre, E.A. & Handley, Jr.C.O. 1996. Relation of fig fruit characteristics to fruit-eating bats in the new and old world tropics. **Journal of Biogeography**, 23, 565/576.
- Kearns, C. & Inouye, D. 1997. Pollinators, Flowering plants, and conservation biology. **Bioscience**, 47, 297-307.
- Kearns, C.; Inouye, D. & Waser, N. 1998. Endangered mutualisms: The conservation of Plant-Pollinator Interactions. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 29, 83-112.
- Kennedy, C.M.; Lonsdorf, E.; Neel, M.C.; Williams, N.M. *et al.* 2013. A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agroecosystems. **Ecology Letters**, 16, 5 584-599.
- Kevan, P.G. 1977. Blueberry crops in Nova Scotia and New Brunswick - pesticides and crop reductions. **Canadian Journal of Agricultural Economics**, 25, 61-64.
- Kiers, E.T.; Palmer, T.M.; Ives, A.R.; Bruno, J.F. & Bronstein, J.L. 2010. Mutualisms in a changing world: an evolutionary perspective. **Ecology Letters**, 13, 1459-1474.
- Kiill L.H.P.; Haji F.N.P. & Lima P.C.F. 2000. Visitantes florais de plantas invasoras de áreas com fruteiras irrigadas. **Scientia Agricola**, 57, 575-580.
- Kinoshita, L.S.; Torres; R.B.; Forni-Martins, E.R.; Spinelli, T.; Ahn, Y.J. & Constâncio, S.S. 2006. Composição florística e síndromes de polinização e de dispersão da mata do Sítio São Francisco, Campinas, SP, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, 20, 313-327.
- Klein, A.M.; Vaissière, B.E.; Cane, J.H.; Steffan-Dewenter, I.; Cunningham, S. A.; Kremen, C. & Tscharntke, T. 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. **Proceedings of the Royal Society B**, 274, 303-313.
- Kluser, S.U.; Neumann, P.; Chauzat, M.P. & Pettis, J.S. 2010. **UNEP Emerging Issues: Global Honey Bee Colony Disorders and Other Threats to Insect Pollinators**. Nairobi: United Nations Environmental Programme.
- Koob, G.A. 2000. Cabbage on a baseball bat. **Hawai Horticulture**, 3, 9-11.
- Kremen, C.; Williams, N.M. & Thorp, R.W. 2002. Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. **Proceedings of the National Academy of the Sciences**, 99, 16812-16816.
- Kremen, C.; Williams, N.M.; Aizen, M.A.; Gemmill-Herren, B.; Lebuhn, G.; Minckley, R.; Packer, L.; Potts, S.; Roulston, T.; Steffan-Dewenter, I.; Vázquez, D.P.; Winfree, R.; Adams, L.; Crone, E.E.; Greenleaf, S.S.; Keitt, T.H.; Klein, A.M.; Regetz, J. & Ricketts, T.H. 2007. Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. **Ecology Letters**, 10, 299-314.
- Krug, C.; Alves dos Santos, I. & Cane, J. 2010. Visiting bees of *Cucurbita* flowers (Cucurbitaceae) with emphasis on the presence of *Peponapis fervens* Smith (Eucerini - Apidae) - Santa Catarina, Southern Brazil. **Oecologia Australis**, 14, 128-139.
- Laurance, W.F.; Camargo, J.L.C.; Luizão, R.C.C.; Laurance, S.G.; Pimm, S.L.; Bruna, E.M.; Stouffer, P. C.; Williamson, G.B.; Benítez-Malvido, J.; Vasconcelos, H.L.; Van Houtan, K.S.; Zartman, C.E.; Boyle, S.A.; Didham, R.K.; Andrade, A. & Lovejoy, T.E. 2011. The fate of Amazonian forest fragments, a 32-year investigation. **Biological Conservation**, 144, 56-67.
- Law, B.S. & Lean, M. 1999. Common blossom bats (*Syconycteris australis*) as pollinators in fragmented Australian tropical rainforest. **Biological Conservation**, 91, 201-212.
- LeBuhn, G., Droegge, S., Connor, E.F., Gemmill-Herren, B., Potts, S.G., Minckley, R.L., Griswold, T., Jean, R., Kula, E., Roubik, D.W., Cane, J., Wright, K.W., Frankie, G. & Parker, F. 2013. Detecting insect pollinator declines on regional and global scales. **Conservation Biology**, 27, 113-120.
- Lees, A. & Peres, C.A. 2008. Avian life history determinants of local extinction risk in a hyper-fragmented neotropical forest landscape. **Animal Conservation**, 11, 128-137.
- Lees, A.C. & Peres, C.A. 2006. Rapid avifaunal collapse along the Amazonian deforestation frontier, **Biological Conservation**, 133, 198-211.

- Longley, M. & Sotherton, N.W. 1997. Factors determining the effects of pesticides upon butterflies inhabiting arable farmland. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, 61, 1-12.
- Lopes, A.V.; Medeiros, P.C.; Aguiar, A.V. & Machado, I.C. 2006. Esfingídeos. In: Kátia Cavalcanti Pôrto; Jarcilene Almeida Cortez; Marcelo Tabarelli. (Org.). **Diversidade biológica e conservação da floresta Atlântica ao norte do Rio São Francisco**. 1ª ed. Brasília, Ministério do Meio Ambiente, v. único, p. 228-235.
- López-Urbe, M.M.; Oi, C.A. & Del Lama, M.A. 2008. Nectar-foraging behavior of euglossine bees (Hymenoptera: Apidae) in urban areas. **Apidologie**, 39, 410-418.
- Lorenzi, H. 1992. Árvores brasileiras: manual de cultivo e identificação de plantas arbóreas nativas do Brasil. Nova Odessa, Plantarum, 384p.
- Lowry, J.L. 2007. **The Landscaping Ideas of Jays: A Natural History of the Backyard Restoration Garden**. Berkeley and Los Angeles, CA, University of California Press, 280 pp.
- Machado, A.B.M.; Martins, C.S.; Drummond, G.M. (Eds.). 2005. **Lista da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção: Incluindo as Espécies Quase Ameaçadas e Deficientes em Dados**. Belo Horizonte, Fundação Biodiversitas, 160 pp.
- Machado, C.G.; Coelho, A.G.; Santana, C.S. & Rodrigues, M. 2007. Beija-flores e seus recursos florais em uma área de campo rupestre da Chapada Diamantina, Bahia. **Brasileira de Ornitologia**, 15, 267-279.
- Machado, I.C. & Lopes, A.V. 2004. Floral traits and pollination systems in the caatinga, a Brazilian tropical dry forest. **Annals of Botany**, 94, 365-376.
- Mader, E.; Spivak, M. & Evans, E. 2010. **Managing Alternative Pollinators: A Handbook for Beekeepers, Growers, and Conservationists**. 162pp.
- Maia-Silva, C.; Silva, C.I.; Hrncir, M.; Queiroz, R.T. & Imperatriz-Fonseca, V.L. 2012. **Guia das plantas visitadas por abelhas na Caatinga**. 191 p.
- Malaspina, O. & Stort, A.C. 1983. DDT tolerance of africanized bees, italian bees (*Apis mellifera* linguistica) and their F1 hybrids (Hymenoptera: Apidae). **Journal of the Kansas Entomological Society**, 56, 74-79.
- Martins, A.C.; Gonçalves, R.B. & Melo, G.A.R. 2013. Changes in wild bee fauna of a grassland in Brazil reveal negative effects associated with growing urbanization during the last 40 years. **Zoologia**, 30, 157-176.
- Martins, R.L. & Gribel, R. 2007. Polinização de *Caryocar villosum* (Aubl.) Pers. (Caryocaraceae) uma árvore emergente da Amazônia Central. **Revista Brasileira de Botanica**, 30, 37-45.
- Maués, M.M. & Oliveira, P.E.A.M. 2010. Consequências da fragmentação do *habitat* na ecologia reprodutiva de espécies arbóreas em florestas tropicais, com ênfase na Amazônia. **Oecologia Australis**, 14, 238-250.
- Maués, M.M. 2002. Reproductive phenology and pollination of the Brazil nut tree (*Bertholletia excelsa* Humb. & Bompl. Lecythidaceae) in eastern Amazonia, p.245-254. In: Kevan P, Imperatriz-Fonseca V L (eds.) **Pollination bees: the conservation link between agriculture and nature**. Brasília, Distrito Federal, Ministry of Environment, 313p.
- McFrederick, Q.S. & LeBuhn, G. 2006. Are urban parks refuges for bumble bees? **Biological Conservation**, 129, 372-382.
- McGregor, S.E. 1976. **Insect pollination of cultivated crops plants**. Washington, USDA, 411p.
- McIntyre N. 2000. Ecology of urban arthropods: A review and a call to action. **Annals of the Entomological Society of America**, 93, 825-35.
- McIntyre, N.E. & Hostetler, M.E. 2001. Effects of urban land use on pollinator (Hymenoptera: Apoidea) communities in a desert metropolis. **Basic and Applied Ecology**, 2, 209-218.
- McKinney, M.L. 2002. Urbanization, Biodiversity, and Conservation. **BioScience**, 52, 883-890.
- McKinney, M.L. 2008. Effects of urbanization on species richness: a review of plants and animals. **Urban Ecosystems**, 11, 161-176.
- Meeus, I.; Brown, M.J.; De Graaf, D.C. & Smagghe, G. 2011. Effects of invasive parasites on bumble bee declines. **Biological Conservation**, 25, 662-71.
- Memmott, J.; Craze, P.G.; Waser, N.M. & Price, M.V. 2007. Global warming and the disruption of plant-pollinator interactions. **Ecology Letters**, 10, 710-717.
- Memmott, J.; Waser, N.M. & Price, M.V. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. **Proceedings of the Royal Society of London, B.**, 271, 2605-2611.
- Mendonça, L.B. & Anjos, L. 2005. Beija-flores (Aves, Trochilidae) e seus recursos florais em uma área urbana do Sul do Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, 22, 51-59.
- Menz, M.H.; Phillips, R.D.; Winfree, R.; Kremen, C.; Aizen, M.A.; Johnson, S.D. & Dixon, K.W. 2011. Reconnecting plants and pollinators: challenges in the restoration of pollination mutualisms. **Trends in Plant Science**, 16, 4-12.
- Michener, C.D. 2007. **The bees of the world**. 2nd ed. Baltimore: The John Hopkins University Press.
- Mikich, S.B. 2002. A dieta dos morcegos frugívoros (Mammalia, Chiroptera, Phyllostomidae) de urn pequeno remanescente de Floresta Estacional Semidecidual do sul do Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, 19, 239-249.

- Milet-Pinheiro, P. & Schlindwein, C. 2005. Do euglossine bees (Apidae, Euglossini) leave tropical rainforest to collect fragrances in sugarcane monocultures? **Revista Brasileira de Zoologia**, 22, 853-858.
- Millennium Ecosystem Assessment. 2005. **Ecosystems and human wellbeing: synthesis**. Washington DC, Island Press.
- Moilanen, A. & Hanski, I. 1998. Metapopulation dynamics: effects of habitat quality and landscape structure. **Ecology**, 79, 2503-2515.
- Morales, C.L. & Aizen, M.A. 2006. Invasive mutualisms and the structure of plant-pollinator interactions in the temperate forest of north-west Patagonia, Argentina. **Journal of Ecology**, 94, 71-180.
- Mori, S. 1992. The Brazil Nut Industry-Past, Present, and Future. pp. 241-251 *In*: Plotkin M. & Famolare, L. (eds.). **Sustainable Harvest and Marketing of Rain Forest Products**. Wasington, D.C., Island Press. Available at www.nybg.org/bsci/braznut/.
- Morse, R.A. & Calderone, N.W. 2000. The value of honey bees as pollinators of U.S. crops in 2000. **Bee Culture** 2-15. Cornell University. Available at <http://www.masterbeekeeper.org/pdf/pollination.pdf>
- Muller, M.F. & Reis, N.R. 1992. Partição de recursos alimentares entre quatro espécies de morcegos frugívoros (Chiroptera, Phyllostomidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, 9, 345-355.
- Nabhan, G.P. 1996. Global list of threatened vertebrate wildlife species serving as pollinators for crops and wild plants. **Forgotten Pollinators**. Campaign, Arizona-Sonora Desert Museum, unpublished redbook, privately circulated.
- Nocelli, R.C.F.; Malaspina, O.; Carvalho, S.M.; Lourenço, C.T.; Roat, T.C.; Pereira, A.M. & Silva-Zacarin, E.C.M. 2012. As abelhas e os defensivos agrícolas. *In*: Imperatriz-Fonseca V.L.; Canhos D.A.L.; Saraiva, A.M. **Polinizadores no Brasil-contribuição e perspectivas para a biodiversidade, uso sustentável, conservação e serviços ambientais**. São Paulo, EDUSP.
- Nogueira-Neto, P. 1997. **Vida e criação de abelhas indígenas sem ferrão**. Nogueirapis. 445p.
- Nunes-Silva, P.; Roldão, Y; Silva, C.I.; Hrnrcir, M. & Imperatriz-Fonseca, V.L. 2013. Stingless bees, *Melipona fasciculata*, as efficient pollinators of eggplant (*Solanum melongena*) in greenhouses. **Apidologie**, DOI: 10.1007/s13592-013-0204-y.
- Öckinger E, Schweiger O, Crist TO, Debinski DM, Krauss J, Kuussaari M, Petersen JD, Pöyry J, Settele J, Summerville KS & Bommarco R. 2010. Life-history traits predict species responses to habitat area and isolation: a cross-continental synthesis. **Ecology Letters**, 13, 969-79.
- Okuyama, T. & Holland, J.N. 2008. Network structural properties mediate the stability of mutualistic communities. **Ecology Letters**, 11, 208-216.
- Oldroyd, B. 2007. What's killing American honey bees? **PLoS Biology**, 5, e-168.
- Oliveira-Filho, A.T. & Oliveira, L.C.A. 1988. Biologia floral de uma população de *Solanum lycocarpum* St Hil (Solanaceae) em Lavras, MG. **Revista Brasileira de Botânica**, 11, 23-32.
- Oliveira, R. & Schlindwein, C. 2009. Searching for a manageable pollinator for acerola orchards: the solitary oil-collecting bee *Centris analis* (Hymenoptera: Apidae: Centridini). **Journal of Economic Entomology**, 102, 265-273.
- Oliveira, R.C.; Menezes, C.; Soares, A.E.E. & Imperatriz-Fonseca, V.L. 2013. Trap-nests for stingless bees. **Apidologie**, 44, 29-37.
- Olschewski, R.; Tscharncke, T.; Benítez, P.C.; Schwarze, S. & Klein, A. 2006. Economic evaluation of pollination services comparing coffee landscapes in Ecuador and Indonesia. **Ecology and Society**, 11, 7.
- Owen J. 1991. **The ecology of a garden: the first fifteen years**. Cambridge, Cambridge University Press.
- Owens, I.P.F. & Bennett, P.M. 2000. Ecological basis of extinction risk in birds: habitat-loss versus human persecution and introduced predators. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 97, 12144 12148.
- Paglia, A.P.; Fonseca, G.A.B.; Rylands, A.B.; Herrmann, G.; Aguiar, L.M.S.; Chiarello, A.G.; Leite, Y.L.R.; Costa, L.P.; Siciliano, S.; Kierulff, M.C.M.; Mendes, S.L.; Tavares, V.C.; Mittermeier, R.A. & Patton, J.L. 2012. Lista anotada dos mamíferos do Brasil / Annotated checklist of Brazilian mammals. 2nd ed. **Occasional Papers in Conservation Biology**, 6. Arlington, Conservation International.
- Pawelek, J.C.; Frankie, G.W.; Thorp, R.W. & Przybylaski, M. 2009. Modification of a community garden to attract native bee pollinators in urban San Luis Obispo, California. **Cities and the Environment**, 2, 1-20.
- Pereira-Vieira, P.F.S.P.; Cruz, D.O.; Gomes, M.F.M.; Campos, L.A.O. & Lima, J.E. 2010. Valor econômico da polinização por abelhas mamangavas no cultivo do maracujá-amarelo. **Revista Iberoamericana de Economía Ecológica**, 15, 43-53.
- Petit, S. & Pors, L. 1996. Survey of columnar cacti and carrying capacity for nectar-feeding bats on Curaçao. **Conservation Biology**, 10, 769-775.
- Pinheiro, J.N. & Freitas, B.M. 2010. Efeitos letais dos pesticidas agrícolas sobre polinizadores e perspectivas de manejo para os agroecossistemas brasileiros. **Oecologia Australis**, 14, 266-281.

- Pitts-Singer, T.L. & Bosch, J. 2010. Nest establishment, pollination efficiency, and reproductive success of *Megachile rotundata* (Hymenoptera: Megachilidae) in relation to resource availability in field enclosures. **Environmental Entomology**, 39, 149-158.
- Potts, S.G.; Biesmeijer, J.C.; Kremen, C.; Neumann, P.; Schweiger, O. & Kunin, W.E. 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. **Trends in Ecology and Evolution**, 25, 345-353.
- Powell, J. 1981. Endangered habitats for insects: California coastal sand dunes. **Atala**, 6, 41-55.
- Purvis, A.; Gittleman, J.L.; Cowlshaw, G. & Mace, G.M. 2000. Predicting extinction risk in declining species. **Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences**, 267, 1947-1952.
- Quesada, M.; Stoner, K.E.; Rosas-Guerrero, V.; Palacios-Guevara, C. & Lobo, J.A. 2003. Effects of habitat disruption on the activities of nectarivorous bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in a dry tropical forest: implications for the reproductive success of the Neotropical tree *Ceiba grandiflora*. **Oecologia**, 135, 400-406.
- Quintero, C.; Morales C.L. & Aizen, M.A. 2010. Effects of anthropogenic habitat disturbance on local pollinator diversity and species turnover across a precipitation gradient. **Biodiversity and Conservation**, 19, 257-274.
- Ribeiro, M.C.; Metzger, J.P.; Martensen, A.C.; Ponzoni, F.J. & Hirota, M.M. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, 142, 1141-1153.
- Ricketts, H.T. 2004. Tropical forest fragments enhance pollinators activity in nearby coffee crops. **Conservation Biology**, 18, 1262-1271.
- Robinet, O.; Craig, J.L. & Chardonnet, L. 1998. Impact of rat species in Ouvea and Lifou (Loyalty Islands) and their consequences for conserving the endangered Ouvea Parakeet. **Biological Conservation**, 86, 223-232.
- Rocca, M.A. & Sazima, M. 2010. Beyond hummingbird-flowers: the other side of ornithophily in the neotropics. **Oecologia Australis**, 14, 67-99.
- Rocha, O.C. & Aguilar, G. 2001. Reproductive biology of the dry Forest tree *Enterolobium cyclocarpum* (guanacaste) in Costa Rica: a comparison between trees left in pastures and trees in continuous forest. **American Journal of Botany**, 88, 1607-1614.
- Roubik D.W. 1983. Nest and colony characteristics of stingless bees from Panama (Hymenoptera: Apidae). **Journal of Kansas Entomology Society**, 56, 327-355.
- Roulston, T.H. & Goodell, K. 2011. The Role of Resources and Risks in Regulating Wild Bee Populations. **Annual Review of Entomology**, 56, 293-312.
- Rozen, J.G. & Ayala, R. 1987. Nesting biology of the squash bee *Peponapis utahensis* (Hymenoptera; Anthophoridae; Eucerini). **Journal New York Entomology Society**, 95, 28-33.
- Sabatino, M.; Maceira, N. & Aizen, M.A. 2010. Direct effects of habitat area on interaction diversity in pollination webs. **Ecological Applications**, 20, 1491-1497.
- Saraiva, L.C.; Cezar, O. & Monteiro, R. 1988. Biologia da polinização e sistema de reprodução de *Styrax camporum* Pohl e *S. ferrugineus* Nees et Mart. (Styracaceae). **Revista Brasileira de Botânica**, 11, 71-80.
- Sazima, M.; Buzato, S. & Sazima, I. 1999. Batpollinated flower assemblages and bat visitors at two atlantic forest sites in Brazil. **Annals of Botany**, 83, 705-712.
- Shepherd, M.; Buchmann, S.; Vaughan, M. & Black, S. 2003. **Pollinator Conservation Handbook**. Portland, OR: The Xerces Society for Invertebrate Conservation, 145 pp.
- Silva, C.I. 2009. Distribuição **espaço-temporal de recursos florais utilizados por *Xylocopa* spp. e interação com plantas de cerrado sentido restrito no Triângulo Mineiro**. 287p. Tese (Doutorado) - Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia-MG.
- Silva, C.I.; Araujo, G.; Oliveira, P.E.A.M. 2012a. Distribuição vertical dos sistemas de polinização bióticos em áreas de cerrado sentido restrito no triângulo Mineiro, MG, Brasil. **Acta Botânica Brasílica**, 26, 748-760.
- Silva, C.I.; Augusto, S.C.; Sofia, S.H. & Moscheta, I.S. 2007. Diversidade de abelhas em *Tecoma stans* (L.) Kunth (Bignoniaceae): Importância na polinização e produção de frutos. **Neotropical Entomology**, 36, 331-340.
- Silva, C.I.; Ballesteros, P.L.O.; Palmero, M.A.; Bauermann, S.G.; Evaldit, A.C.P. & Oliveira, P.E.A.M. 2010. **Catálogo Polínico - Palinologia aplicada em estudos de conservação de abelhas do gênero *Xylocopa***. Uberlândia, EDUFU, 154 p.
- Silva, C.I.; Bordon, N.G.; Rocha-Filho, L. & Garófalo, C.A. 2012c. The importance of plant diversity in maintaining the pollinator bee, *Eulaema nigrata* (Hymenoptera, Apidae) in sweet passion fruit fields. **Revista de Biologia Tropical**, 60, 1553-1565.
- Silva, C.I.; Maia-Silva, C.; Santos, F.A.R. & Bauermann, S.G. 2012d. O uso da palinologia como ferramenta em estudos sobre ecologia e conservação de polinizadores no Brasil. In: Imperatriz-Fonseca, V.L.; Canhos, D.A.L.; Alves, D.A. & Saraiva, A.M. (eds.) **Polinizadores no Brasil: Contribuição e perspectivas para a biodiversidade, uso sustentável, conservação e serviços ambientais**. São Paulo, SP, EDUSP, 369-384.
- Silva, C.I.; Oliveira, P.E.A.M. & Garófalo, C.A. 2012b. Manejo e conservação de polinizadores do maracujazeiro amarelo (*Passiflora edulis* f. *flavicarpa*). **Documentos EMBRAPA**, 248, 164-178.

- Silva, C.I., Marchi, P., Aleixo, K.P., Nunes-Silva, B., Freitas, B.M., Garófalo, C.A., Imperatriz-Fonseca, V.L., Oliveira, P.E.A.M. & Alves-dos-Santos, I. 2014a. Manejo dos polinizadores e polinização das flores do maracujazeiro. Ed. Instituto de Estudos Avançados da Universidade de São Paulo e Ministério do Meio Ambiente do Brasil, 54p.
- Silva, C.I., Aleixo, K.P., Nunes-Silva, B., Freitas, B.M., Imperatriz-Fonseca, V.L. 2014b. Guia Ilustrado das Abelhas Polinizadoras no Brasil. Ed. Instituto de Estudos Avançados da Universidade de São Paulo e Ministério do Meio Ambiente, 64p.4
- Simberloff, D. & Von Holle, B. 1999. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? **Biological Invasions**, 1, 21-32.
- Siqueira-Filho, J.A. & Machado, I.C. 2001. Biologia reprodutiva de *Canistrum aurantiacum* E. Morren em remanescente da Floresta Atlântica, Nordeste do Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, 15, 279-293.
- Spiesman, B.J. & Inouye, B.D. 2013. Habitat loss alters the architecture of plant-pollinator interaction networks. **Ecology**, doi: 10.1890/13-0977.1.
- Steffan-Dewenter, I., Potts, S.G. & Packer, L. 2005. Pollinator diversity and crop pollination services are at risk. **Trends in Ecology and Evolution**, 20, 651-652.
- Stein, B.A.; Kutner, L.S. & Adams, J.S. 2000. **Precious Heritage. The Status of Biodiversity in the United States**. New York, Oxford University Press.
- Templeton, A.R.; Shaw, K.; Routman, E. & Davis, S.K. 1990. The genetic consequences of habitat fragmentation. **Annals of Missouri Botanic Garden**, 77, 13-27.
- Thébault, E. & Fontaine, C. 2010. Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. **Science**, 329, 853-856.
- Tilman, D.; May, R.M.; Lehman, C.L. & Nowak, M.A. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. **Nature**, 371, 65-66.
- Tommasi, D.; Miro, A.; Higo, H.A. & Winston, M.L. 2004. Bee diversity and abundance in an urban setting. **Canadian Entomology**, 136, 851-869.
- Torretta, J.P.; Medan, D. & Abrahamovich, A.H. 2006. First record of the invasive bumblebee *Bombus terrestris* (L.) (Hymenoptera, Apidae) in Argentina. **Transactions of the American Entomological Society**, 132, 285-289.
- Townsend, P.A. & Levey, D.J. 2005. An experimental test of whether habitat corridors affect pollen transfer. **Ecology**, 86, 466-475.
- Tscharntke, T. & Brandl, R. 2004. Plant-insect interactions in fragmented landscapes. **Annual Review of Entomology**, 49, 405-430.
- Tylianakis, J.M.; Didham, R.K.; Bascompte, J. & Wardle, D.A. 2008. Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. **Ecology Letters**, 11, 1351-1363.
- Tylianakis, J.M.; Laliberté, E.; Nielsen, A. & Bascompte, J. 2010. Conservation of species interaction networks. **Biological conservation**, 143, 2270-2279.
- Umetzu, F.; Metzger, J.P. & Pardini, R. 2008. Importance of estimating matrix quality for modeling species distribution in complex tropical landscapes: a test with Atlantic forest small mammals. **Ecography**, 31, 359-370.
- Valiente-Banuet, A.; Arizmendi, M.; Rojas-Martinez, A. & Dominguez-Canseco, L. 1995. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. **Journal of Tropical Ecology**, 11, 1-17.
- Van Engelsdorp, D.; Evans, J.D.; Saegerman, C.; Mullin, C.; Haubruge, E.E.; Nguyen, B.; Frazier, M.; Frazier, J.; Cox-Foster, D.; Chen, Y.; Underwood, R.; Tarry, D.R. & Pettis, J.S. 2009. Colony Collapse Disorder: A Descriptive Study. **PLoS ONE**, 4, e6481.
- van der Valk, H.; Koomen, I.; Nocelli, R.C.F.; Ribeiro, M.F.; Freitas, B.M.; Carvalho, S.M.; Kasina, J.M.; Martins, D.; Mutiso, M.; Odiambo, C.; Kinuthia, W.; Gikungu, M.; Mauna, G.; Kypiab, P.; Blacquiere, T.; Van Der Steen, J.M.F.; Roessink, I.; Wassenberg, J.; Gremmiller-Herren, B. 2012. Aspects determining the risk of pesticides to wild bees: risk profiles for focal crops on three continents. *Julius-Kühn Archives*, 437, 142-158.
- Vázquez, D.P. & Aizen, M.A. 2004. Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant-pollinator interactions. **Ecology**, 85, 1251-1257.
- Vázquez, D.P. & Simberloff, D. 2003. Changes in interaction biodiversity induced by an introduced ungulate. **Ecology Letters**, 6, 1077-1083.
- Velthuis, H.H.W. & van Doorn, A. 2006. A century of advances in bumblebee domestication and the economic and environmental aspects of its commercialization for pollination. **Apidologie**, 37, 421-451.
- Vilhena, A.M.G.F.; Rabelo, L.S.; Bastos, E.M.A.F. & Augusto, S.C. 2012. Acerola pollinators in the savanna of Central Brazil: temporal variations in oil-collecting bee richness and a mutualistic network. **Apidologie**, 43, 51-62.
- Warren, M.S. 1992. The conservation of british butterflies. **The Ecology of Butterflies in Britain**. (ed. by R. L. H. Dennis). Oxford, Oxford University Press, 246-274.
- Waser, N.M.; Chittka, L.; Price, M.V.; Williams, N.M. & Ollerton, J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. **Ecology**, 77, 1043-1060.
- Whitehorn, P.R.; O'Connor, S.; Wackers, F.L. & Goulsen, D. 2012. Neonicotinoid Pesticide Reduces Bumble Bee Colony Growth and Queen Production. **Science**, 336, 351-352.

- Williams, N.M.; Crone, E.E.; Minckley, R.L.; Packer, L. & Potts, S.G. 2010. Ecological and life-history traits predict bee species responses to environmental disturbances. **Biological Conservation**, 143, 2280-2291.
- Winfree, R. 2010. The conservation and restoration of wild bees. In: Ostfeld R. & Schlesinger, W. (eds.) **The Year in Ecology and Conservation Biology**. New York, The New York Academy of Sciences, 169-197.
- Winfree, R., Griswold, T. & Kremen, C. 2007. Effect of human disturbance on bee communities in a forested ecosystem. **Conservation Biology**, 21, 213-223.
- Winfree, R.; Aguilar, R.; Vázquez, D.P.; LeBuhn, G. & Aizen, M.A. 2009. A meta-analysis of bees' responses to anthropogenic disturbance. **Ecology**, 90, 2068-2076.
- Winfree, R.; Bartomeus, I. & Cariveau, D.P. 2011. Native pollinators in anthropogenic habitats. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 42, 1-22.
- Winter, K.; Adams, L.; Thorp, R.W.; Inouye, D.W.; Day, L.; Ascher, J. & Buchmann, S. 2006. Importation of non-native bumble bees into North America: potential consequences of using *Bombus terrestris* and other non-native bumble bees for greenhouse crop pollination in Canada, Mexico, and the United States. Pages 33. **A White Paper of the North American Pollinator Protection Campaign** (NAPCC).
- Yamamoto, M.; Silva, C.I.; Augusto, S.C.; Barbosa, A.A.A. & Oliveira, P.E. 2012. The role of bee diversity in pollination and fruit set of yellow passion fruit (*Passiflora edulis* forma *flavicarpa*, Passifloraceae) crop in Central Brazil. **Apidologie**, 43, 51-62.
- Yanega, G.M. & Rubega, M.A. 2004. Feeding mechanisms: Hummingbird jaw bends to aid insect capture. **Nature**, 428, 615.

Corpo editorial de revisão

A qualidade da obra apresentada até aqui dependeu, em grande parte, das contribuições advindas das revisões criteriosas feitas pelos membros do corpo editorial de revisão. Abaixo nominamos aqueles que formalmente atuaram como revisores e com isso agradecemos a todos que contribuíram com críticas ou sugestões para a apresentação dessa obra no formato em que foi feita. Cada um dos capítulos foi lido e revisado pelo comitê organizador, pela revisora editorial Ceres Belchior e por dois assessores dentre os nominados abaixo, os quais atuaram de forma consultiva, cabendo aos autores a responsabilidade final pela redação apresentada.

Alexandre Magno Sebbenn

Alexandre Somavilla

André Rodrigo Rech

Antonio Carlos Webber

Bianca Baccili Zanotto Vigna

Carine Emer

Carlos D'Ápolito

Carlos Eduardo Pereira Nunes

Carolina de Moraes Potascheff

Diana Sampaio

Eduardo Leite Borba

Eric de Camargo Smidt

Ester Serrão

Fábio Pinheiro

Felipe W. Amorim

Fernando Landa Sobral

Francismeire Jane Telles

Helder N. Consolaro

Hipólito Ferreira Paulino-Neto

Isabel Cristina Machado

Jeferson Vizentin-Bugoni

Kayna Agostini

Laércio P. Amaral-Neto

Leici Maria Machado Reichter

Leonardo Ré Jorge

Luisa G. Carvalheiro

Marcelo Casimiro Cavalcante

Marcelo Carnier Dornelas

Marcia Motta Maués

Marília Dantas e Silva

Marina Wolowski

Marlies Sazima

Mauricio Fernández Otárola

Montserrat Arista

Nelson S. Bittencourt-Jr.

Paulo Eugênio Oliveira

Pedro Joaquim Bergamo

Pedro L. Ortiz

Pietro Kiyoshi Maruyama

Priscilla Kelly Silva Barros

Roberta C. F. Nocelli

Rogério Faria

Suzana Alcantara

Tarcila de Lima Nadia

Thaysa Nogueira de Moura

Vinicius L. G. Brito



Este impresso foi produzido com papel proveniente de madeira certificada FSC® e de outras fontes controladas, garantindo o respeito ao meio ambiente e aos trabalhadores florestais (selo FSC® C071996).

Impresso no Brasil / Printed in Brazil





Esta publicação foi apoiada com recursos do projeto “Conservação e Manejo de Polinizadores para uma Agricultura Sustentável através de uma Abordagem Ecosistêmica”. Este projeto é apoiado pelo Fundo para o Meio Ambiente Global (GEF) e está sendo implementado em sete países: África do Sul, Brasil, Gana, Índia, Nepal, Paquistão e Quênia. O projeto é coordenado em nível global pela Organização das Nações Unidas para a Alimentação e a Agricultura (FAO), com apoio do Programa das Nações Unidas para o Meio Ambiente (PNUMA). No Brasil, é coordenado pelo Ministério do Meio Ambiente (MMA), com apoio do Fundo Brasileiro para a Biodiversidade (FUNBIO).

Projeto Polinizadores



Ministério do
Meio Ambiente



ISBN 978-85-68126-01-1



9 788568 126011

