



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

VITÓRIA DA FONSECA DIAS

**SINAIS FLORAIS E BIOLOGIA REPRODUTIVA DA BROMÉLIA *Cryptanthus
bahianus*: NÉCTAR OU PERFUME COMO RECURSO?**

Recife
2024

VITÓRIA DA FONSECA DIAS

SINAIS FLORAIS E BIOLOGIA REPRODUTIVA DA BROMÉLIA *Cryptanthus bahianus*: NÉCTAR OU PERFUME COMO RECURSO?

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

Orientadora: Profa. Dra. Isabel Cristina Sobreira Machado

Coorientador: Prof. Dr. Paulo Millet-Pinheiro

Recife

2024

Catálogo na Fonte
Bibliotecário: Marcos Antonio Soares da Silva
CRB4/1381

Dias, Vitória da Fonseca.

Sinais florais e biologia reprodutiva da bromélia: *Cryptanthus bahianus*: néctar ou perfume como recurso? / Vitória da Fonseca Dias. – 2024.

89 f. : il., fig.; tab.

Orientadora: Isabel Cristina Sobreira Machado.
Coorientador: Paulo Millet-Pinheiro.

.

Dissertação (mestrado) – Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, 2024.

Inclui referências e anexo.

1. Andromonoiccia. 2. Bromélia. 3. Néctar. 4. Perfume floral. 5. Polinização generalista. I. Machado, Isabel Cristina Sobreira (Orient.). II. Millet-Pinheiro, Paulo (Coorient.). III Título.

580

CDD (22.ed.)

UFPE/CB – 2024-057

VITÓRIA DA FONSECA DIAS

SINAIS FLORAIS E BIOLOGIA REPRODUTIVA DA BROMÉLIA *Cryptanthus bahianus*: NÉCTAR OU PERFUME COMO RECURSO?

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestra em Biologia Vegetal.

Aprovada em 21/02/2024.

BANCA EXAMINADORA

Profa. Dra. Isabel Cristina Sobreira Machado
Universidade Federal de Pernambuco (UFPE)

Dr. Carlos Eduardo Pereira Nunes
Universidade de São Paulo (USP)

Prof. Dr. José Alves de Siqueira Filho
Universidade Federal do Vale do São Francisco (UNIVASF)

Dedico esta dissertação a Deus, que está comigo em cada passo da minha vida, me iluminando na calmaria e me levando nos braços durante as tempestades. Também, aos meus pais, minha base e grandes colaboradores, sem eles nada disso seria possível.

AGRADECIMENTOS

A Deus, que me guia em todos os momentos de minha vida e plantou em meu coração o gosto pela Botânica, desde o início do curso de Bacharelado em Ciências Biológicas, fazendo com que eu escolhesse essa área para dar continuidade a minha formação acadêmica. Agradeço por toda condução Divina, que me levou a admirar as plantas e enxergar beleza e resiliência que esses seres possuem.

Aos meus pais (Elizabeth e Jornandes), os quais são minha base, meu porto seguro e sempre me ensinaram a ter um grande apreço pelos estudos, pois essa é a maior herança que podem me oferecer. Eles estão comigo em todos os momentos, inclusive nas idas a campos, me ajudando, segurando minhas mãos nos momentos de desespero, enxugando minhas lágrimas, mas também se alegrando e festejando com as minhas conquistas, sejam elas pequenas ou grandes.

A minha orientadora Profa. Dra. Isabel Cristina Machado, que me acolheu desde o período de graduação, mesmo quando eu não tinha cursado nenhuma disciplina de Botânica, e por sempre se colocar de uma maneira acessível ao me orientar e corrigir, e também por me encorajar a ser independente e autêntica no desenvolver dos trabalhos. Ao meu coorientador, Prof. Dr. Paulo Millet-Pinheiro, pois mesmo de longe e me contactando na maior parte das vezes remotamente sempre se fez presente em todo desenrolar do projeto, contribuindo para que o trabalho ficasse cada vez mais estruturado.

Ao Dr. Sinzinando Albuquerque-Lima, que desde meu primeiro PIBIC tem estado comigo, me acompanhando e ensinando em todos os momentos durante as pesquisas na minha vida acadêmica, sendo meu mentor profissional, amigo e alguém que me inspira. Também gostaria de agradecer à sua família, que me acolheu nos períodos iniciais de campo de maneira muito amável e atenciosa.

A MSc. Isadora Schulze, que esteve muito presente durante os tratamentos e análise dos dados, me ensinando o passo a passo de vários protocolos, em especial o odor floral, bem como o de reflectância. Sempre muito acessível, me assistindo nos procedimentos laboratoriais e tirando todas minhas dúvidas.

A Dra. Ana Carolina Galindo e Dr. Arthur Domingos Melo, pelas sugestões e contribuições de extrema relevância feitas durante o desenvolvimento do trabalho, as quais foram essenciais para lapidar a escrita e análise dos resultados.

Ao corpo docente da Pós Graduação em Biologia Vegetal (PPGBV). Sinto-me honrada de ter tido a oportunidade de poder aprender um pouco mais sobre Botânica com tantos mestres atenciosos e dinâmicos. Além disso, gostaria de agradecer à coordenação do curso, prestativa em solucionar as dificuldades dos discentes.

Aos meus colegas da Pós, pessoas muito receptivas e prestativas, com as quais pude dividir diversos momentos de aprendizado, bem como à Secretaria da Pós-Graduação em Biologia Vegetal, em especial Felipe, que sempre de forma gentil avidamente sanava minhas dúvidas por mais simples que fossem.

Aos meus colegas do Laboratório de Biologia Floral e Reprodutiva (POLINIZAR), Centro de Biociências da Universidade Federal de Pernambuco, onde me estabeleci, podendo crescer e desenvolver minhas habilidades na parte da pesquisa. Especialmente gostaria de agradecer a Isabella Johanes, Ana Carolina Sabino, Kamila Ermina e Thaís Andrade com quem pude dividir muitos questionamentos e boas risadas.

Ao Laboratório de Ecologia Química da UFPE, em nome da Profa. Dra. Daniela Navarro e do Prof. Dr. Paulo Milet-Pinheiro, pela parceria e colaboração na execução e análise dos compostos voláteis florais, essencial para o desenvolvimento do trabalho.

Aos meus amigos, que mesmo inicialmente não entendendo muito bem minhas ausências e poucas palavras durante os períodos de disciplinas condensadas e em campo, sempre me estendem a mão nos momentos de aflições e se alegram com cada vitória.

Ao Prof. Dr. Luiz Costa Filho, o qual me acompanhou em toda graduação, sempre se mostrando presente para me incentivar a seguir na área de Botânica e me arriscar além dos muros da Universidade Católica de Pernambuco, afinal segundo suas palavras “Mar calmo não faz marinheiro bom”.

A Emmanuelle Fontenele, que me acompanha em muitos momentos importantes de minha vida pessoal e profissional, sempre me incentivando a superar meus limites, sem medo dos desafios, me ajudando a ver as situações adversas por diferentes perspectivas e a superá-las.

Ao Seu Luciano, gerente do Condomínio Bromélia da Terra, que cedeu diversos ambientes do condomínio para os momentos iniciais e finais dos dias de

trabalho, além de permitir que deixássemos o carro em segurança dentro do estabelecimento próximo do local de estudado, facilitando os deslocamentos com mais rapidez. Também gostaria e agradecer a Rodrigo e Daniela que abriram as portas de seu flat em todos os momentos necessários e viabilizaram uma estadia agradável.

A Joana e Dona Maria José (*in memoriam*), que sempre estiveram de portas abertas e dispostas a me ajudar com seus conhecimentos populares todas as vezes que eu me encontrava abatida e estagnada.

Ao Pastor Victor, que está sempre acessível para conversas edificantes e muito elucidadoras, agradeço principalmente pelos momentos de apoio em que me vi perdida e pouco confiante no propósito de Deus em minha vida.

Aos integrantes da Paróquia de Boa Viagem (Pracinha), em especial ao Grupo Jovem Ágape e a Pastoral da Acolhida, que me receberam e aos poucos me integraram na paróquia a qual hoje me orgulho de fazer parte.

A FACEPE (Fundação de Amparo a Ciências e Tecnologia Pernambuco) por ter financiado a pesquisa em questão (IBPG-1752-2.03/21) durante os dois anos de mestrado na Pós Graduação de Biologia Vegetal.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico pelos recursos aprovados (CNPq/Universal: nº processo 422647/2021-7) e (CNPq/PQ: nº processo 313948/2021-6), que custearam parte das despesas relacionados às atividades de campo.

“Alguém me disse que sonhou, que estava numa praia, caminhando com Jesus. Olhando o céu viu sua vida tanta estrada percorrida, sempre em busca de uma luz, e olhando as marcas na areia viu ao lado dos seus passos as pegadas de Jesus”

~ Pegada na Areia (Padre Antônio Maria)

RESUMO

Cryptanthus é um gênero nativo do Brasil que apresenta suas flores polinizadas principalmente por abelhas e beija-flores. Contudo, as informações sobre biologia floral e polinização no gênero ainda são escassas, de modo que estudos sobre a história natural desse grupo são importantes para melhor entender a filogenia recentemente proposta. Existem apenas três espécies de *Cryptanthus* indicadas na literatura como flores de perfume. Este trabalho, portanto, teve como objetivo investigar se outro representante do gênero oferta perfume como recurso floral, além de agregar mais dados de biologia floral e interações com os polinizadores ao conjunto de dados já existente. *Cryptanthus bahianus*, espécie escolhida para o estudo, ocorre no município de Sairé, Pernambuco. Foi monitorada a antese e o período de receptividade estigmática. Para a morfometria floral e medições do volume e concentração do néctar, foram utilizadas flores estaminadas e hermafroditas de diferentes indivíduos. Os protocolos de sinalização floral englobaram a análise de reflectância das principais partes florais, bem como dos compostos voláteis florais. A observação dos visitantes florais e a frequência de visitas foram feitas diretamente no campo durante todo o período de antese da flor. Foram feitos diferentes testes para analisar o sistema reprodutivo da espécie. Constatou-se que *C. bahianus* é andromonóica, com sua inflorescência emergindo na área central da planta, seguindo o padrão já descrito para o gênero. Assim como em outros representantes de *Cryptanthus*, as flores de *C. bahianus* apresentam antese diurna, com abertura floral iniciando às 05h00, com o estigma já receptivo, permanecendo desse modo até as 17:00h. As flores são trímeras, actinomorfas com corola alva e infundibuliforme. A partir da análise morfométrica dos dois tipos florais, foi possível evidenciar que as flores hermafroditas são significativamente maiores que as estaminadas. O néctar, único recurso ofertado pela flor, é produzido no início da antese, por flores estaminadas e hermafroditas, sendo acessado facilmente pelos polinizadores. Durante o período de observação, foi possível verificar um amplo espectro de insetos como visitantes florais, sendo a espécie considerada generalista, similar a outras do gênero. Comparando diversos atributos florais como período de antese, morfologia, coloração, volume e concentração de néctar de *C. bahianus* com dados de outras espécies de *Cryptanthus*, foi possível observar muitas similaridades, demonstrando que os atributos florais do gênero são em muitos aspectos conservados. Entretanto,

com relação à caracterização química do perfume floral, apenas álcool benzílico, (Z) e (E)-3-Metil-4-ácido decenóico foram os compostos majoritários. Destaca-se que, apesar de machos de abelhas euglossines visitarem as flores de *C. bahianus*, não foi observado comportamento estereotipado de raspagem das pétalas por parte dessas abelhas, o que seria um indicativo de possível coleta de perfume. A provável razão da ausência desse comportamento é a inexistência de compostos responsáveis pela mediação da polinização especializada na coleta de perfume floral, como o semivolátil copalol, que foi descoberto recentemente em flores de outra espécie de *Cryptanthus*. Logo, foi descartada a hipótese de que a espécie estudada seria outra flor de perfume no gênero. Discutimos no trabalho uma possível evolução da síndrome de flores de perfume em *Cryptanthus*, a partir de espécies filogeneticamente mais basais e generalistas como *C. bahianus*.

Palavras-chave: andromonoiccia, bromélia, néctar, perfume floral, polinização generalista

ABSTRACT

Cryptanthus is a genus native to Brazil whose flowers are pollinated mainly by bees and hummingbirds. Nevertheless, information on floral biology and pollination in the genus is still limited. Therefore, studies on the natural history of this group are relevant to compare with the recently proposed phylogeny. In the literature, only three species of *Cryptanthus* have been described as perfume flowers. This dissertation aimed to investigate whether another representative of the genus would offer perfume as a floral resource, as well as to add more information on floral biology and interactions with pollinators to the existing knowledge. The species studied, *Cryptanthus bahianus*, occurs in Sairé, Pernambuco. We monitored anthesis and the period of stigmatic receptivity. For floral morphometry and measurements of nectar volume and concentration, we measured staminate and hermaphrodite flowers from different individuals. The floral signaling protocols included the analysis of reflectance and floral volatile compounds. We observed flower visitors and the frequency of visits directly in the field throughout the flower anthesis period. Finally, to analyze the reproductive system, we carried out different tests. *Cryptanthus bahianus* is andromonoecious, with its inflorescence emerging in the central area of the plant, following the pattern already described for the genus. Similar to other species in the *Cryptanthus* genus, the flowers of *C. bahianus* have diurnal anthesis, with the flower opening at 5am, with the stigma already receptive, and remaining so until 5pm. Flowers are trimerous, actinomorphic, with an infundibuliform corolla. The morphometric analysis of the two flower types showed that the hermaphrodite flowers are significantly larger than the staminate ones. Nectar is the only resource offered by flowers. It is produced at the beginning of anthesis by staminate and hermaphrodite flowers and is easily accessed by pollinators. During the observation period, it was possible to see a large spectrum of insects as floral visitors, and the species is considered a generalist, like others in the genus. Anthesis period, morphology, coloration, volume and nectar concentration of *C. bahianus* is similar to those of other *Cryptanthus* species, demonstrating that floral attributes are in many ways conserved within the genus. According to the chemical characterization of floral scent, only benzyl alcohol, (Z) and (E)-3-methyl-4-decenoic acid were the majority compounds. Although male euglossine bees visit the flowers of *C. bahianus*, no stereotyped behavior of scraping the petals by the legs of these bees was observed, which would indicate possible scent collection. The probable reason for the absence of this behavior is the inexistence of compounds responsible for mediating

pollination by perfume-collecting male euglossine bees, such as the semi-volatile copalol, which was recently discovered in the flowers of another *Cryptanthus* species. Consequently, the hypothesis that the species studied was another perfume flower in the genus was ruled out. In this paper, we discuss the evolution of the perfume flower syndrome in *Cryptanthus* from early divergent and generalist ancestral clade, such as *C. bahianus*.

Keywords: andromonoecy, bromeliad, nectar, floral scent, generalist pollination

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

ARTIGO 1 – SINAIS FLORAIS E BIOLOGIA REPRODUTIVA DA BROMÉLIA *Cryptanthus bahianus*: NÉCTAR OU PERFUME COMO RECURSO?

- Figura 1 – *Cryptanthus bahianus* (A) Indivíduo com botões emergindo na área central e apical da inflorescência, (B) Flores próximas ao final da antese, murchas e começando a fechar, e (C) Inflorescência com os dois tipos de flores, estaminadas e hermafroditas. 70
- Figura 2 – Espectro de cores das estruturas florais de *Cryptanthus bahianus*, Sairé, Pernambuco, Brasil. Em cada um dos espectros, a linha do meio indica a refletância média e as áreas sombreadas representam o desvio padrão (DP): (A) Curvas de refletância das estruturas florais nas flores estaminadas (B) e nas flores hermafroditas; (C) Modelo hexagonal para visão de abelhas aplicado às partes principais das flores estaminadas e hermafroditas de *C. bahianus*. 71
- Figura 3 – Polinizadores e visitantes florais de *Cryptanthus bahianus*: (A) *Eulaema nigrita*, (B) *Apis mellifera*, (C) fêmea de *Euglossa sp1*, (D) macho de *Euglossa sp2*, (E) *Trigona spinipes*, (F) *Euptoieta hegesia*, (G) Representante não identificado da ordem Lepidoptera, e (H) Representante não identificado da ordem Diptera. 72
- Figura 4 – Registro gráfico da frequência de visitas da população de *Cryptanthus bahianus* em 1m² de área com plantas em floração, durante o período de 6h00-12h00, em Sairé, Pernambuco, Brasil. 74
- Figura Flores hermafroditas (A-C) e estaminadas (E-G) de *C. bahianus* 75
Suplementar após imersão em solução de vermelho neutro para identificação
1 da presença de osmóforos.

LISTA DE TABELAS

ARTIGO 1 – SINAIS FLORAIS E BIOLOGIA REPRODUTIVA DA BROMÉLIA *Cryptanthus bahianus*: NÉCTAR OU PERFUME COMO RECURSO?

- Tabela 1 – Médias e dos desvios padrões dos tipos florais de *Cryptanthus bahianus*, (flores estaminadas e hermafroditas) em diferentes indivíduos (n=30, para cada tipo floral) em Sairé, Pernambuco, Brasil. 76
- Tabela 2 – Medidas das distâncias euclidianas entre as estruturas analisadas de *Cryptanthus bahianus* em Sairé, Pernambuco, Brasil, no modelo hexagonal para visão de abelha. 77
- Tabela 3 – Resultado dos diferentes tratamentos para investigar o sistema reprodutivo de *Crypthantus bahianus*, em Sairé, Pernambuco, Brasil, indicando número de flores hermafroditas utilizadas para cada tratamento, número de frutos formados e conseqüentemente o sucesso reprodutivo (SR). 78
- Tabela 4 – Listagem e contribuição relativa dos compostos orgânicos voláteis florais (COVs) emitidos por flores em amostras headspace de flores de *Cryptanthus bahianus* (n=10). * Identificação baseada em padrões autênticos. 79
- Tabela 5 – Compostos químicos presentes nas flores de *Cryptanthus bahianus* encontrados a partir da lavagem das pétalas em solução de hexano (n=5flores/15pétalas por amostra). * Identificação baseada em padrões autênticos. 80

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

ANOVA	Análise de variância
AS	Tropical de savana (tipo climático)
cm	Centímetros
CNPq	Coselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico
COVs	Compostos orgânicos voláteis
DP	Desvio padrão
<i>et al.</i>	E outros
FACEPE	Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia de Pernambuco
Fig.	Figura
h	hora
IR	Índice de retenção
IRL	Índice de retenção baseado na literatura
m	metros
mg	miligramas
min	minutos
mL	mililitros
µl	microlitros
n	número
nm	nanômetros
<i>sp</i>	espécie
SR	Sucesso reprodutivo

LISTA DE SÍMBOLOS

±	mais ou menos
>	maior que
<	menor que
%	porcentagem
°C	graus centígrados
p	valor de p
&	e (adição)

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	19
2	FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	22
2.1	<i>Recursos Florais</i>	22
2.2	<i>Flores de perfume e polinizadores especializados</i>	23
2.3	<i>Bromeliaceae</i>	25
2.3	<i>Gênero <i>Cryptanthus</i></i>	26
3	REFERÊNCIAS	29
4	MANUSCRITO – NÉCTAR OU PERFUME COMO RECURSO FLORAL? REVELANDO DIFERENTE ESTRATÉGIA NA RECOMPENSA PARA POLINIZADORES NO GÊNERO <i>Cryptanthus</i> (BROMELIACEAE).....	36
5	CONSIDERAÇÕES FINAIS	82
6	ANEXO A – NORMAS PARA PUBLICAÇÃO NO PERIÓDICO PLANT BIOLOGY	83

1 INTRODUÇÃO

A flor é uma das principais inovações evolutivas das Angiospermas, sendo o órgão responsável pela reprodução das espécies, podendo apresentar variadas estruturas, mais ou menos especializados (ENDRESS, 1994; RECH et al., 2014; WILLMER, 2011). Devido ao hábito séssil, as plantas desenvolveram atributos florais, dentre eles atrativos e recursos, capazes de atrair e assegurar o retorno dos vetores bióticos (JIANG; MOUBAYIDIN, 2022; LIU et al., 2023). Dessa forma, esses animais ao retornarem às flores podem promover a polinização, em especial cruzada, otimizando o sucesso reprodutivo e contribuindo para perpetuação da espécie (RAVEN et al., 2014).

Sabe-se que a maioria das plantas são zoófilas, ou seja, dependem dos animais para sua polinização (PANSARIN; MACIEL, 2017). Os atrativos florais, tais como coloração, tamanho e forma da flor, bem como o odor floral têm como função sinalizar a presença dos recursos florais (VARASSIN; AMARAL-NETO, 2014; WOODCOCK et al., 2014; ALBUQUERQUE et al., 2021). Sendo assim, a existência de atrativos florais é imprescindível, já que eles têm como principal função chamar atenção da fauna polinizadora em meio a paisagem natural, atraindo e induzindo os animais a uma possível visita (VARASSIN; AMARAL-NETO, 2014; LIPÍŃSKA et al., 2022).

Além dos atrativos, as flores produzem recursos florais, que em muitos casos são elementos essenciais para manutenção da vida dos polinizadores (BARÔNIO et al., 2018; FREITAS, 2018; MOUILLARD-LAMPLE et al., 2023). Em um modelo ótimo, o vetor biótico da polinização, principalmente insetos e/ou vertebrados, quando atraídos para as flores e se utilizarem dos seus recursos durante as visitas, podem nesse processo garantir transporte de pólen entre as flores (FREITAS, 2018). Logo, os recursos florais são um investimento para auxiliar na mediação das interações mutualísticas entre plantas e polinizadores estando entre eles, o néctar, o pólen, os óleos, as resinas e os perfumes florais (SCHMID et al., 2016; BARÔNIO et al., 2018; FREITAS, 2018), que são ajustados de maneira que possam manter os visitantes se locomovendo entre o máximo de flores possível (AGOSTINI; LOPES; MACHADO, 2014).

Para os visitantes florais, os quais procuram lucro máximo do forrageamento das flores com um esforço mínimo, o recurso floral é de grande importância, já que na sua maioria (ex. néctar e pólen) são utilizados principalmente na sua alimentação e

de sua prole (SCHMID et al., 2016; BARÔNIO et al., 2018; HE et al., 2021). A associação entre visitantes e recursos, entretanto, vai além da busca por alimentação, podendo haver usos de recursos florais utilizados para outras finalidades, como na construção de ninhos, no caso de resinas florais e comunicação durante a corte sexual, no caso dos voláteis florais, usados pelos machos da tribo Euglossini (CARMO, FRANCESCHINELLI, 2002; CUTTER et al., 2021; BRANDT et al., 2021; JONES et al., 2021).

As flores de espécies que ofertam perfume são chamadas de flores de perfume (sensu Vogel, 1966), conhecidas por produzirem substâncias químicas em glândulas especializadas (osmóforos) que funcionam tanto como atrativo quanto como recompensa para polinizadores especializados (MILET-PINHEIRO et al., 2021; LIU et al., 2023). As flores de perfume contam com polinizadores especializados em busca de recompensas químicas (LIU et al., 2023). Apenas machos de abelhas da tribo Euglossini são capazes de usar o perfume floral como recurso, uma vez que estes insetos apresentam adaptações únicas no seu corpo para a aquisição e acúmulo de compostos químicos de flores de perfume. Esses compostos voláteis ou semi-voláteis são posteriormente utilizados durante a exibição de corte (DRESSLER, 1982; BRANDT et al., 2021).

Inicialmente, os estudos sobre as flores de perfume e o comportamento de coleta desses voláteis pelas abelhas especializadas foram mais abundantes para a família Orchidaceae (GERLACH; SCHILL, 1991). No entanto, com o passar do tempo esse sistema de polinização passou a ser evidenciado em várias outras famílias botânicas (VOGEL, 1978, GERLACH; SCHILL, 1991, SAZIMA et al., 1993; HENTRICH; KAISER; GOTTSBERGER, 2007; BOFF et al., 2015, MARTEL et al., 2019). Atualmente são conhecidas pelo menos 15 famílias de Angiospermas neotropicais que apresentam flores de perfume, sendo Orchidaceae e Araceae as mais representativas (DRESSLER, 1982; RAMÍREZ 2009; JIMÉNEZ et al., 2021).

Em Bromeliaceae, uma família neotropical que possui cerca de 68 gêneros e aproximadamente 3.750 espécies (GIVNISH et al., 2011; APG IV 2016; GOUDA et al. cont. upd.), a polinização é realizada por uma grande variedade de vetores invertebrados e vertebrados, sendo os registros de flores de perfume extremamente raro e recentes (WOLOWSKI; FREITAS, 2015; PAGGI; PALMA-SILVA; BERED, 2020). Até então foi relatado na literatura apenas três espécies de bromélias pertencentes ao gênero *Cryptanthus* Otto & A. Dietrich (*C. burle-marxii* [= *C. zonatus*],

C. diana e *C. euglossini*) ofertando perfume floral como recurso para os machos de abelhas euglossine (SIQUEIRA FILHO; MACHADO 2008; MILET-PINHEIRO et al., 2021; ALMEIDA et al., 2022).

Uma vez que as informações sobre biologia floral e polinização em *Cryptanthus* ainda são muito reduzidas, a dissertação objetivou investigar a biologia floral e reprodutiva de *C. bahianus*, que tem atributos florais similares às três espécies de flores de perfume no gênero. Pretendeu-se ampliar o conhecimento da história natural desse gênero de plantas e analisar o comportamento dos polinizadores, para elucidar se *C. bahianus* seria outro exemplo de flor de perfume em *Cryptanthus*.

A dissertação está organizada em uma fundamentação teórica e um manuscrito que será submetido para publicação. A fundamentação teórica está subdividida em quatro partes. Primeiramente, abordamos aspectos a respeito dos variados recursos florais ofertados para os polinizadores. Na segunda parte, relatamos sobre o sistema de polinização especializado de coleta de perfumes florais, descrevendo mais detalhadamente as flores de perfume. Na terceira parte abordamos informações gerais sobre a biologia floral e polinização da família Bromeliaceae e, por fim, trazemos as informações mais relevantes sobre a ecologia reprodutiva de *Cryptanthus*.

No manuscrito intitulado “Néctar ou perfume? Revelando diferentes estratégias na recompensa para polinizadores no gênero *Cryptanthus* (Bromeliaceae)”, nós investigamos se *C. bahianus* é mais uma espécie do gênero que oferta perfumes florais para machos de abelhas euglossines. Nesse contexto, descrevemos as pistas olfativas e visuais, os atributos, a biologia floral e reprodutiva de *C. bahianus*, visando agregar ao conjunto de dados sobre a biologia floral do gênero estudado. Monitoramos também a frequência e o comportamento dos visitantes florais, com especial atenção ao comportamento durante as visitas e recursos coletados, principalmente pelas abelhas da tribo Euglossini, cujos machos são conhecidos por apresentarem um comportamento característico de raspagem das pétalas quando visitam flores de perfume. Pretendemos submeter esse manuscrito para a Plant Biology (Fator de impacto: 3,877; Percentil Scopus: 90%; Qualis– A1).

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 Recursos Florais

As flores são estruturas centrais no grupo das Angiospermas, as quais tiveram origem e diversificação durante a evolução das plantas, sendo essencial para impulsionar o desenrolar da biodiversidade (SOLTIS et al., 2008; JIANG; MOUBAYIDIN, 2022, LIU et al., 2023). De modo geral, as flores são formadas a partir de meristemas secundários pela diferenciação dos verticilos florais, como sépalas, pétalas, estames e carpelos (JIANG; MOUBAYIDIN, 2022), cujo conjunto é fundamental na reprodução das espécies (LIU et al., 2023). É de conhecimento geral que os atributos florais estão correlacionados com os polinizadores, já que a maioria das plantas com flores precisa de vetores bióticos para a transferência de pólen (JOHNSON, 2013; PANSARIN; MACIEL, 2017). O surgimento e a manutenção dos mais diversos atributos florais são impulsionados pela seleção gerada pelos polinizadores. Assim, como resultado de tais pressões seletivas, podem surgir novas estratégias de atração e recompensas florais (PANSARIN; MACIEL, 2017).

Os recursos florais são um investimento por parte das flores para auxiliar na mediação do processo de polinização, promovendo assim a interação mutualística entre plantas e animais polinizadores (BARÔNIO et al., 2018; FREITAS, 2018). Na maior parte dos casos, os vetores bióticos da polinização, insetos e vertebrados, reconhecem as flores em meio a paisagem natural a partir dos atrativos florais, principalmente por meio das habilidades sensoriais da visão e olfato (AGOSTINI; LOPES; MACHADO, 2014; FREITAS, 2018). Posteriormente, ao abordarem a flor e se utilizarem dos recursos, os visitantes florais podem acabar transportando entre as flores os grãos de pólen que ficaram aderidos em seu corpo (FREITAS, 2018). Desse modo, os recursos florais que estão distribuídos ao longo do habitat, são importantes para a reprodução em comunidades vegetais (SCHMID et al., 2016, GONZALES; HEMPEL; ANDERSON, 2022).

Disponíveis no ambiente natural, os recursos são suplementos fundamentais elaborados por parte das flores (AGOSTINI; LOPES; MACHADO, 2014, BARÔNIO et al., 2018; FREITAS, 2018; MOUILLARD-LAMPLE et al., 2023). Para os visitantes florais, os quais procuram lucro máximo no forrageamento das flores com um esforço mínimo (HEINRICH, 1975; VAN NEST; MOORE, 2012), o recurso floral é de grande importância e deve satisfazer pelo menos uma das três principais necessidades dos

animais: alimentação, reprodução e construção de ninho (AGOSTINI; LOPES; MACHADO, 2014). Portanto, os recursos são conhecidos pela sua relevância na regulação e apoio das populações de polinizadores e serviços associados (TIMBERLAKE; VAUGHAN; MEMMOTT, 2019). Existem duas principais classes de recursos florais, sendo a mais conhecida as recompensas nutritivas (pólen, néctar, lipídeos e tecidos florais), necessárias para manutenção da dieta dos visitantes florais (AGOSTINI; LOPES; MACHADO, 2014; BARDA et al., 2023). Os recursos não nutritivos (ceras, resinas e fragrâncias) são utilizados para fins diversos tais como reprodução, defesa de predadores e estruturação de abrigos (KRAHL et al., 2019). Os recursos são ajustados de maneira que possam manter os visitantes se locomovendo entre o máximo de flores possível, contudo, mesmo que a polinização seja definida como uma interação mutualística, sempre há conflito de interesse entre os participantes com relação aos custos energéticos da interação (AGOSTINI; LOPES; MACHADO, 2014).

Dentre as funções desempenhadas pelas recompensas florais, a necessidade alimentar é a responsável pela maior parte das visitas, já que em muitos casos os animais buscam nas flores a sua alimentação e de sua prole (néctar e pólen) (AGOSTINI; LOPES; MACHADO, 2014; BARÔNIO et al., 2018). A associação entre visitante e recursos, entretanto, vai além da busca por alimentação, existindo usos de recursos em outras interações menos comuns (ARMBRUSTER, 1984; CARMO, FRANCESCHINELLI, 2002), como na comunicação durante a corte sexual, no caso das abelhas machos da tribo Euglossini, os quais coletam e utilizam substâncias presentes em perfumes florais de certas espécies vegetais (CUTTER et al., 2021; BRANDT et al., 2021; JONES et al., 2021).

2.2 Flores de perfume e polinizadores especializados

O olfato é o sentido mais básico e universal dentre os seres vivos, e os aromas que emanam de flores foram percebidos pelos seres humanos desde a antiguidade (DUDAREVA; PICHERSKY, 2006; DOMINGOS-MELO et al., 2020). Não é novidade que o cheiro das flores pode ser um fator chave na atração de alguns grupos de polinizadores, e uma diversidade de voláteis florais comporta-se como agentes sinalizadores que desempenham inúmeras interações benéficas planta-polinizador (KNUDSEN; TOLLSTEN; BERGSTRÖM, 1993; WHITEHEAD; PEAKALL, 2009; ALBUQUERQUE et al., 2021). Contudo, o perfume das flores não

é considerado apenas um mediador na atração dos polinizadores; a depender da espécie também pode ser considerado um recurso floral para polinizadores específicos, configurando a síndrome das “flores de perfume” (VOGEL, 1966; KNUDSEN; GERSHENZON, 2020; LIU et al., 2023).

As “flores de perfume” são caracterizadas pela produção de cheiros que, em geral, são constituídos por misturas específicas de compostos voláteis/semivoláteis, da classe dos terpenóides, benzoides, hidrocarbonetos, os quais são exsudados em pequenas gotículas na superfície glandular das partes florais (VOGEL, 1966, 1998; GERLACH; SCHILL, 1991). Os machos de abelhas euglossines apresentam adaptações únicas nas suas pernas para a aquisição, manipulação e armazenamento de compostos químicos de flores de perfume (BRANDT et al., 2021; LIU et al., 2023). Essas abelhas coletam as substâncias voláteis florais com as pernas anteriores e as armazenam em bolsas tibiais existentes nas suas pernas posteriores, utilizando esses voláteis no período de pré-acasalamento, expondo essa mistura de perfumes durante a exibição da corte, para assim atrair fêmeas da mesma espécie para a reprodução (VOGEL, 1966; ELTZ, 1999; ZIMMERMANN; RAMÍREZ; ELTZ, 2009; BRANDT et al., 2021).

Essa síndrome floral é uma especialização comum em muitos representantes das monocotiledôneas e eudicotiledôneas (ENDRESS, 2010). Atualmente, são conhecidas cerca de 1000 espécies de plantas distribuídas em 15 famílias de Angiospermas neotropicais que produzem perfumes como recompensa para os seus polinizadores (GERLACH; SCHILL, 1991; SIQUEIRA FILHO; MACHADO, 2008; ROCHA-FILHO et al., 2012; MILET-PINHEIRO et al., 2022; PEMBERTON, 2023). Entre as famílias que apresentam essa especialização na oferta de perfumes florais, Orchidaceae é a mais conhecida, sendo essa interação particularmente diversa nas subtribos Catasetinae (MILET-PINHEIRO; GERLACH, 2017; MILET-PINHEIRO et al., 2022), Stanhopeinae e Zygopetalinae (GERLACH; SCHILL, 1991). Outras famílias são conhecidas por apresentarem representantes de flores de perfume dentre elas estão Solanaceae (SAZIMA et al., 1993), Annonaceae (TEICHERT et al., 2009) e Araceae, particularmente os gêneros *Spathiphyllum* e *Anthurium* (JIMÉNEZ et al., 2021).

Embora para algumas famílias essa síndrome de polinização seja comum e bem estabelecida, para outros grupos de plantas, como as bromélias, esses casos são singulares e com estudos pontuais, mas podem permitir o entendimento da

evolução dessa interação em uma linhagem de plantas com diversos sistemas de polinização (SIQUEIRA FILHO; MACHADO, 2008; MILET-PINHEIRO et al., 2021). Atualmente, com relação à família Bromeliaceae há apenas registros de flores de perfume para três espécies do gênero *Crypthantus*, *C. burlemarxii* (= *C. zonatus*), *C. diana*e e *C. euglossini*, sendo confirmada em campo a coleta de perfume por machos de euglossines (SIQUEIRA FILHO; MACHADO, 2008; MILET-PINHEIRO et al., 2021; ALMEIDA; SIQUEIRA FILHO; LEME, 2022).

2.3 Bromeliaceae

Bromeliaceae (ordem Poales) é uma família monofilética, que inclui 82 gêneros e aproximadamente 3.700 espécies, amplamente distribuídas na região neotropical, com exceção de *Pitcairnia feliciana*, que ocorre na África Ocidental (LUTHER, 2014; APG IV, 2016; GOUDA et al. cont. upd.). Essa família teve origem no Escudo das Guianas há cerca de 100 milhões de anos no período Cretáceo, contudo, suas subfamílias começando a divergir apenas cerca de 19 milhões de anos atrás, alcançando partes da América tropical e subtropical, bem como a África tropical (GIVANISH et al., 2011; 2014; PALMA-SILVA; FAY, 2020). Atualmente, com os avanços das análises filogenéticas, são reconhecidas oito subfamílias: Brocchinioideae, Bromelioideae, Hechtioideae, Lindmanioideae, Navioideae, Pitcairnioideae, Puyoideae e Tillandsioideae (BUTCHHER, 2010; GIVANISH et al., 2011).

No Brasil, essa família conta com cerca de 1.700 espécies distribuídas em 44 gêneros, ocorrendo nas vegetações da Amazônia, Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica, Pampa e Pantanal, sendo o leste do país um dos maiores centros de diversidade da família (WANDERLEY et al. 2007; FORZZA et al., 2022; GOUDA et al. cont. upd.). As bromélias que contribuem significativamente para o número total de espécies de Angiospermas, principalmente na Mata Atlântica, possuem alto valor ecológico, sendo um grupo de plantas com elevada importância para a conservação, já que oferece uma gama de serviços ecossistêmicos (ZAPPI et al., 2015; FERREIRA; FABRICANTE; SIQUEIRA-FILHO, 2015; LADINO et al., 2019). Os indivíduos de Bromeliaceae são conhecidas por apresentarem diferente arquitetura vegetal, com formatos que favorecem a retenção de água e nutrientes nas axilas internas das folhas, fornecendo microssistemas que sustentam comunidades de espécies aquáticas e terrestres (LOUNIBOS, 2009; LADINO et

al., 2019).

Em Bromeliaceae muitos de seus representantes contam com o auxílio de vetores bióticos para garantir a polinização cruzada, dentre eles beija-flores, morcegos, e variados insetos (KESSLER; KRÖMER, 2000; ZANELLA et al., 2012; AGUILAR-RODRÍGUEZ et al., 2014). Devido as características florais diversas, nessa família algumas espécies apresentam polinização mista ou generalizada, atraindo diferentes grupos funcionais de polinizadores (RAMÍREZ MORILLO et al., 2009; WOLOWSKI; FREITAS, 2015; QUEIROZ et al., 2016). Além disso, muitas bromélias são autógamas (WENDT et al., 2002; MATAALLANA et al., 2010). É importante ressaltar que a polinização por insetos (entomofilia) e aves (ornitofilia) são modos de polinização ancestral em Poales, e predomina em seus representantes basais, como Bromeliaceae (LINDER; RUDALL, 2005; WOLOWSKI; FREITAS, 2015). Dentre a ampla variedade de insetos, as abelhas estão entre os visitantes mais frequentes em algumas espécies com flores pequenas e características ornitófilas (KAMKE et al., 2011; SCHMID et al., 2011).

Ao longo do tempo, as bromélias se diversificaram e desenvolveram diversas adaptações funcionais e ecológicas, dentre eles arranjos florais com uma ampla variação de cores, tamanhos, formas e cheiros, que estão relacionados à atração de polinizadores, sendo o néctar a recompensa usual (BENZING, 2000; RAMÍREZ MORILLO, 2001; CANELA; SAZIMA, 2005; KROEMER et al., 2008; PALMA-SILVA; FAY, 2020). A composição do açúcar, bem como a concentração do néctar nas espécies de bromélias apresentam diferenças significativas entre as síndromes de polinização (KROEMER et al., 2008; PAGGI; PALMA-SILVA; BERED, 2021). Bromeliaceae ainda demonstra grande variabilidade de compostos voláteis florais, associada à defesa contra herbívoros, patogenicidade, atração de polinizadores, também como recursos para polinizadores especializados (HILO DE SOUZA et al., 2016; MILET-PINHEIRO et al., 2021). Finalmente, destaca-se uma complexidade quanto a biologia floral, uma vez que existem diversos casos de reversões e transições de polinização na família associados a diversos fatores tais como mudança de habitats e disponibilidade de recurso (CANELA; SAZIMA, 2005; GIVANISH et al., 2014; NEVES et al., 2023).

2.4 *Cryptanthus*

O gênero *Cryptanthus* Otto & A.Dietrich é endêmico do Brasil e conta

atualmente com 78 espécies restritas às regiões Nordeste e Sudeste (LEME et al., 2017; 2020; FERREIRA et al., 2021; FORZZA et al., 2022). Esse gênero está incluído na subfamília Bromelioideae, podendo ser encontrado entre os estados do Rio Grande do Norte e Rio de Janeiro, em uma variedade de habitats que vai desde a Mata Atlântica, seu centro de diversidade, até Campos Rupestres, Restinga e Caatinga (SIQUEIRA FILHO, 2008; GIVNISH et al., 2011; FORZZA, 2013; LEME et al., 2017). Uma das características marcantes das suas espécies é o fato de apresentarem hábito terrestre/saxícola (VERSIEUX et al., 2010; CRUZ et al., 2017), sendo evidenciado maiores populações em áreas abertas, com presença de afloramentos rochosos (VERSIEUX; WENDT, 2007; CAVALCANTI FERREIRA; LOUZADA, 2020).

Apesar de seus representantes serem encontrados em diversos ambientes com condições distintas, estudos sobre a biogeografia histórica demonstraram cerrados, florestas semiáridas e campos rochosos como os biomas ancestrais prováveis para o gênero (CRUZ et al., 2017). A andromonoiccia, ou seja, existência de flores estaminadas e hermafroditas na mesma planta, se apresenta como característica marcante e ancestral em *Cryptanthus* (CRUZ et al., 2017; LEME et al., 2017). Vale ressaltar também que nos estudos sobre espécies do gênero, essas plantas são vulgarmente chamadas de “estrelas da terra” apresentam potencial para cultivo e ornamentação, devido à disposição e coloração atrativas de suas folhas (JASMIM et al., 2006; VERSIEUX; MAGALHAES; CALVENTE, 2013; CASTRO et al., 2023).

Diversos representantes de *Cryptanthus* figuram na lista de espécies vulneráveis, em perigo e ameaçadas de extinção, dado alarmante levando em consideração o fato desse gênero ser endêmico do território brasileiro, com muitas espécies não estudadas (CRUZ et al., 2017; RIBEIRO; AOYAMA, 2018; FERREIRA; LOUZADA, 2020; FERREIRA et al., 2021). Essa questão preocupante ocorre especialmente devido ao crescente desmatamento de suas áreas de ocorrência, e consequente perda de habitat, que configura um problema sério para manutenção da biodiversidade, podendo levar a extinção de espécies que sequer foram descritas (VERSIEUX et al., 2010; CRUZ et al., 2017; FERREIRA et al., 2021).

Destaca-se que as informações a respeito da biologia floral e da polinização no gênero em questão ainda se mostram limitadas, existindo apenas informações

pontuais sobre os meses de floração e a morfologia floral (RAMÍREZ MORILLO, 2001; LEME, 2007; LEME; KOLLMANN; FONTANA, 2008; CAVALCANTI FERREIRA; LOUZADA, 2020). Dentre os trabalhos existentes com enfoque na biologia floral, foram relatadas apenas três espécies de *Cryptanthus*, todas elas apresentando flores de perfume (SIQUEIRA FILHO; MACHADO, 2008; MILET-PINHEIRO et al., 2021; ALMEIDA; SIQUEIRA FILHO; LEME, 2022). Curiosamente, diferente da grande maioria das flores de perfume conhecidas atualmente, nessas espécies de *Cryptanthus* as flores também produzem néctar e não emitem um perfume perceptível ao olfato humano. Todas atraem machos de abelhas euglossines, os quais coletam perfume floral, além de outros polinizadores menos relevantes como beija-flores (SIQUEIRA-FILHO; MACHADO, 2008; MILET-PINHEIRO et al., 2021).

3 REFERÊNCIAS

- AGUILAR-RODRÍGUEZ, P. A. et al. First record of bat-pollination in the species-rich genus *Tillandsia* (Bromeliaceae). **Annals of botany**, v. 113, n. 6, p. 1047-1055, 2014.
- ALBUQUERQUE, N. S. L. et al. Pollination of the strongly scented *Sarcoglottis acaulis* (Orchidaceae) by male orchid bees: nectar as resource instead of perfume. **Plant Biology**, v. 23, n. 5, p. 719-727, 2021.
- ALMEIDA E. D. S.; SIQUEIRA FILHO, J. A.; LEME, E. M. C. *Cryptanthus euglossinii* (Bromeliaceae: Bromelioideae), a new species from Chapada Diamantina, Bahia. **Rodriguésia**, v. 73, p. 1-7, 2022.
- ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP (APG). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Bot. J. Linn. Soc.* v.181, p. 1-20, 2016.
- ARMBRUSTER, W. S. The role of resin in angiosperm pollination: ecological and chemical considerations. **American Journal of Botany**, v. 71, n. 8, p. 1149-1160, 1984.
- AYASSE, M. Chemical ecology: Male orchid bees attract females with environmental-derived perfumes in courtship display. **Current Biology**, v. 33, n. 10, p. R405-R407, 2023.
- BARDA, M. et al. Flower morphology and nectar quality traits in faba bean affect attraction to bees. **Journal of Applied Entomology**, 2023.
- BARÔNIO, G. J. et al. Entre flores e visitantes: estratégias de disponibilização e coleta de recursos florais. **Oecologia Australis**, v. 22, n. 4, 2018.
- BENZING, D. H. **Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation**. Cambridge University Press, 2000.
- BOFF, S. et al. Perfume production in flowers of *Angelonia salicariifolia* attracts males of *Euglossa annectans* which do not promote pollination. **Apidologie**, v. 46, p. 84-91, 2015.
- BRANDT, K. et al. Unraveling the olfactory biases of male euglossine bees: species-specific antennal responses and their evolutionary significance for perfume flowers. **Frontiers in Ecology and Evolution**, p. 690, 2021.
- BUTCHHER, D. Bromeliaceae e suas oito subfamílias. **Revista da Sociedade das Bromélias**, v. 60, n. 4, p. 182-186, 2010.
- CANELA, M. B. F.; SAZIMA, M. The pollination of *Bromelia antiacantha* (Bromeliaceae) in southeastern Brazil: ornithophilous versus melittophilous features. **Plant biology**, p. 411-416, 2005.
- CARMO, R. M.; FRANCESCHINELLI, E. V. Polinização e biologia floral de *Clusia arrudae* Planchon & Triana (Clusiaceae) na Serra da Calçada, município de Brumadinho, MG. **Brazilian Journal of Botany**, v. 25, n. 3, p. 351-360, 2002.

CASTRO, A. C. R. et al. Brazilian ornamental phylogenetic resources in Embrapa germplasm banks: obstacles and opportunities. **Ornamental Horticulture**, v. 28, p. 396-406, 2023.

CRUZ, G. AS. et al. Molecular phylogeny, character evolution and historical biogeography of *Cryptanthus* Otto & A. Dietr.(Bromeliaceae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 107, p. 152-165, 2017.

CUTTER, J. et al. Cattle and sheep differentially alter floral resources and the native bee communities in working landscapes. **Ecological Applications**, v. 31, n. 7, p. e02406, 2021.

DRESSLER, R. L. Biology of the orchid bees (Euglossini). **Annual review of ecology and systematics**, v. 13, n. 1, p. 373-394, 1982.

ELTZ, T. et al. Fragrance collection, storage, and accumulation by individual male orchid bees. **Journal of Chemical Ecology**, v. 25, n. 1, p. 157-176, 1999.

ENDRESS, P. K. The evolution of floral biology in basal angiosperms. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 365, n. 1539, p. 411-421, 2010.

FERREIRA, D. M. C. et al. Population genetic structure and species delimitation in the *Cryptanthus zonatus* complex (Bromeliaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 196, n. 1, p. 123-140, 2021.

FERREIRA, D.M.C; LOUZADA, R.B. A new species of *Cryptanthus* (Bromeliaceae, Bromelioideae) in the Brazilian Atlantic Forest north of the São Francisco River, and its contribution to the taxonomy of the genus. **Systematic Botany**, v. 45, n. 3, p. 460-465, 2020.

FERREIRA, J. V. A.; FABRICANTE, J. R.; SIQUEIRA-FILHO, J. A. Checklist preliminar de Bromeliaceae do Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil. **Natureza on line**, v. 13, n. 2, p. 92-97, 2015.

FORZZA, R. C. Bromeliaceae. In: Martinelli, G.; Moraes, M. A. Livro Vermelho da Flora do Brasil. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro: Andrea Jakobsson, p. 315- 396, 2013.

FORZZA, R.C et al. Bromeliaceae in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2015. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB16583>> Acesso em: 23 out. 2021.

FREITAS, L. Precisamos falar sobre o uso impróprio de recursos florais. **Rodriguésia**, v. 69, p. 2223-2228, 2018.

GERLACH, G.; SCHILL, R. Composition of orchid scents attracting euglossine bees. **Botanica Acta**, v. 104, n. 5, p. 379-384, 1991.

GIVNISH, T. J. et al. Phylogeny, adaptive radiation and historical biogeography in Bromeliaceae: hallmark of an eight-locus plastid phylogeny. **American Journal of Botany**, v. 98, n. 5, p. 872-895, 2011.

GIVNISH, T. J. et al. Adaptive radiation, correlated and contingent evolution, and net species diversification in Bromeliaceae. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 71, p. 55-78, 2014.

GONZALES, D.; HEMPEL DE IBARRA, N.; ANDERSON, K. Remote sensing of floral resources for pollinators—new horizons from satellites to drones. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 10, 2022.

GOUDA, E.J., BUTCHER, D. & DIJKGRAAF, L. (cont.updated) **Encyclopaedia of Bromeliads**, Version 5. Utrecht University Botanic Gardens, online <http://bromeliad.nl/encyclopedia/>(accessed: [30-01-2024]).

HE, X. et al. The effect of floral resources on predator longevity and fecundity: A systematic review and meta-analysis. **Biological Control**, v. 153, p. 104476, 2021.

HEINRICH, B. Energetics of pollination. **Annual review of ecology and systematics**, v. 6, n. 1, p. 139-170, 1975.

HENTRICH, H.; KAISER, R.; GOTTSBERGER, G. Floral scent collection at the perfume flowers of *Anthurium rubrinervium* (Araceae) by the kleptoparasitic orchid bee *Aglae caerulea* (Euglossini). **NATURAL RESERVE NOURAGUES, FRENCH GUIANA**, p. 73, 2007.

HILO DE SOUZA, E. et al. Volatile compounds profile of Bromeliaceae flowers. **Revista de Biología Tropical**, v. 64, n. 3, p. 1101-1116, 2016.

JASMIM, J. M. et al. Fibra de coco e adubação foliar no crescimento e na nutrição de *Cryptanthus sinuosus*. **Horticultura Brasileira**, v. 24, p. 309-314, 2006.

JIANG, Y.; MOUBAYIDIN, L. Floral symmetry: the geometry of plant reproduction. **Emerging Topics in Life Sciences**, v. 6, n. 3, p. 259-269, 2022.

JIMÉNEZ, P. D. et al. Reproductive biology of two *Spathiphyllum* (Araceae) species in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. **Flora**, v. 285, p. 151958, 2021.

JOHNSON, K. A. Are there pollination syndromes in the *Australian epacrids* (Ericaceae: Styphelioideae)? A novel statistical method to identify key floral traits per syndrome. *Annals of Botany*, v. 112, n. 1, p. 141-149, 2013.

JONES, L. et al. Shifts in honeybee foraging reveal historical changes in floral resources. **Communications biology**, v. 4, n. 1, p. 1-10, 2021.

KAMKE, R. et al. The importance of bees as pollinators in the short corolla bromeliad *Aechmea caudata* in southern Brazil. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, v. 206, n. 8, p. 749-756, 2011.

KESSLER, M.; KRÖMER, T. Patterns and ecological correlates of pollination modes among bromeliad communities of Andean forests in Bolivia. **Plant Biology**, v. 2, n. 06, p. 659-669, 2000.

KNUDSEN, J. T.; TOLLSTEN, L.; BERGSTRÖM, L. Gunnar. Floral scents—a checklist of volatile compounds isolated by head-space techniques. **Phytochemistry**, v. 33, n. 2, p. 253-280, 1993.

KNUDSEN, J. T.; GERSHENZON, J. The chemical diversity of floral perfume. **Biology of floral scent**, p. 57-78, 2020.

KRAHL, A. H. et al. Study of the reproductive biology of an *Amazonian Heterotaxis* (Orchidaceae) demonstrates the collection of resin-like material by stingless bees. **Plant Systematics and Evolution**, v. 305, p. 281-291, 2019.

KROEMER, T. et al. Nectar sugar composition and concentration in relation to pollination syndromes in Bromeliaceae. **Plant Biology**, v. 10, n. 4, p. 502-511, 2008.

LADINO, Geraldine et al. Ecosystem services provided by bromeliad plants: A systematic review. **Ecology and evolution**, v. 9, n. 12, p. 7360-7372, 2019.

LEME, E. MC. Three subtle new *Cryptanthus* species from Espinhaço Range, Minas Gerais, Brazil. **Journal of the Bromeliad Society**, v. 57, n. 6, p. 259-268, 2007.

LEME, E. MC. et al. New circumscription of *Cryptanthus* and new cryptanthoid genera and subgenera (Bromeliaceae: Bromelioideae) based on neglected morphological traits and molecular phylogeny. **Phytotaxa**, v. 318, n. 1, p. 1-88, 2017.

LEME, E. MC. et al. Miscellaneous new species in the “Cryptanthoid complex” (Bromeliaceae: Bromelioideae) from eastern Brazil. **Phytotaxa**, v. 430, n. 3, p. 157-202, 2020.

LEME, E. MC; KOLLMANN, L. JC; FONTANA, A. P. Three New *Cryptanthus* Species from Espírito Santo and Bahia, Brazil. **Journal of the Bromeliad Society**, v. 58, n. 1, p. 12-20, 2008.

LINDER, H. P.; RUDALL, P. J. Evolutionary history of Poales. **Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.**, v. 36, p. 107-124, 2005.

LIPÍŃSKA, M. M. et al. Floral attractants in the black orchid *Brasiliorchis schunkeana* (Orchidaceae, Maxillariinae): clues for presumed sapromyophily and potential antimicrobial activity. **BMC Plant Biology**, v. 22, n. 1, p. 1-23, 2022.

LIU, H. et al. The origin and evolution of carpels and fruits from an evo-devo perspective. **Journal of Integrative Plant Biology**, v. 65, n. 2, p. 283-298, 2023.

LIU, J. W. et al. Macroevolution of floral scent chemistry across radiations of male euglossine bee-pollinated plants. **Evolution**, p. qpad194, 2023.

LOUNIBOS. Insects and allies associated with bromeliads: a review. **Terrestrial arthropod reviews**, v. 1, n. 2, p. 125-153, 2009.

LOUZADA, R.B. et al. Molecular phylogeny of the Brazilian endemic genus *Orthophytum* (Bromelioideae, Bromeliaceae) and its implications on morphological character evolution. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 77, p. 54-64, 2014.

LUTHER, H. E. An alphabetical list of bromeliad binomials. The Sarasota Bromeliad Society and Marie Selby Botanical Garden, ed. 12, p.1–45, 2014.

MARTEL, C. et al. Pollination ecology of the Neotropical gesneriad *Gloxinia perennis*: chemical composition and temporal fluctuation of floral perfume. **Plant Biology**, v. 21, n. 4, p. 723-731, 2019.

MATALLANA, G. et al. Breeding systems of Bromeliaceae species: evolution of selfing in the context of sympatric occurrence. **Plant systematics and evolution**, v. 289, p. 57-65, 2010.

MILET-PINHEIRO, P. et al. Floral Scent Chemistry and Pollinators of a Sexually Dimorphic Neotropical Orchid. **Plants**, v. 12, n. 1, p. 17, 2022.

MILET-PINHEIRO, P. et al. A Semivolatile Floral Scent Marks the Shift to a Novel Pollination System in Bromeliads. **Current Biology**, v. 31, n. 4, p. 860-868. e4, 2021.

MILET-PINHEIRO, P.; GERLACH, G. Biology of the Neotropical orchid genus *Catasetum*: A historical review on floral scent chemistry and pollinators. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 27, p. 23-34, 2017.

MOUILLARD-LAMPLE, L. et al. Competition between wild and honey bees: Floral resources as a common good providing multiple ecosystem services. **Ecosystem Services**, v. 62, p. 101538, 2023.

NEVES, B. et al. Repeated evolution of pollination syndromes in a highly diverse bromeliad lineage is correlated with shifts in life form and habitat. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 203, n. 2, p. 111-122, 2023.

PAGGI, G. M.; PALMA-SILVA, C.; BERED, F. Pollination by hummingbirds of *Vriesea gigantea* (Bromeliaceae) populations in Southern Brazil. **Rodriguésia**, v. 72, 2021.

PALMA-SILVA, C.; FAY, M. F. Bromeliaceae as a model group in understanding the evolution of Neotropical biota. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 192, n. 4, p. 569-586, 2020.

PANSARIN, E. R.; MACIEL, Artur A. Evolution of pollination systems involving edible trichomes in orchids. **AOB Plants**, v. 9, n. 4, p. plx033, 2017.

PEMBERTON, R. W. Uso de recursos vegetais e padrão de uso pela abelha orquídea naturalizada (dilema Euglossa: Hymenoptera: Apidae) na Flórida. **Insetos**, v. 14, n. 12, p.1-28, 2023.

QUEIROZ, J. A. et al. Vertebrate mixed pollination system in *Encholirium spectabile*: a bromeliad pollinated by bats, opossum and hummingbirds in a tropical dry forest. **Journal of Arid Environments**, v. 125, p. 21-30, 2016.

RAMÍREZ, S. R. Orchid bees. **Current Biology**, v. 19, n. 23, p. R1061-R1063, 2009.

RAMÍREZ MORILLO, I. M. Pollinators in *Cryptanthus*: a hypothesis. **Journal of the Bromeliad Society**, v. 51, p. 65-70, 2001.

RAMÍREZ MORILLO, I. M. et al. It takes two to tango: self incompatibility in the bromeliad *Tillandsia streptophylla* (Bromeliaceae) in Mexico. **Revista de Biología Tropical**, v. 3, pág. 761-770, 2009.

RECH, A. R. et al. (Ed.). **Biologia da polinização**. Rio de Janeiro: Projecto Cultural, p. 524, 2014.

ROCHA-FILHO, L. C. et al. Floral resources used by Euglossini bees (Hymenoptera: Apidae) in coastal ecosystems of the Atlantic Forest. **Psyche**, v. 2012, 2012.

RAVEN, P. et al. **Biologia vegetal**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, p. 830, 2014.

RIBEIRO, F.F.; AOYAMA, E. M. Atributos foliares de *Cryptanthus beuckeri* E. Morren (Bromeliaceae) cultivados sob diferentes condições de luminosidade. **Natureza online**, v. 16, n. 1, p. 056-061, 2018.

SAZIMA, M. et al. The perfume flowers of *Cyphomandra* (Solanaceae): Pollination by euglossine bees, bellows mechanism, osmophores, and volatiles. **Plant Systematics and Evolution**, v. 187, n. 1, p. 51-88, 1993.

SCHMID, B. et al. Responses of nectar-feeding birds to floral resources at multiple spatial scales. **Ecography**, v. 39, n. 7, p. 619-629, 2016.

SIQUEIRA FILHO, J. A.; MACHADO, I. C. Flowering phenology and pollination ecology of *Cryptanthus diana* Leme: a case of floral fragrance-collecting by Euglossinae bees in Bromeliaceae. **Selbyana**, p. 226-232, 2008.

SOLTIS, D. E. et al. Origin and early evolution of angiosperms. **Annals of the New York Academy of Sciences**, v. 1133, n. 1, p. 3-25, 2008.

TEICHERT, H. et al. Abelhas macho euglossíneas coletoras de perfume como polinizadoras de uma angiosperma basal: o caso de *Unonopsis stipitata* (Annonaceae). **Biologia Vegetal**, v. 1, pág. 29-37, 2009.

TIMBERLAKE, T. P.; VAUGHAN, I. P.; MEMMOTT, J. Phenology of farmland floral resources reveals seasonal gaps in nectar availability for bumblebees. **Journal of Applied Ecology**, v. 56, n. 7, p. 1585-1596, 2019.

VAN NEST, B.N.; MOORE, D. Energetically optimal foraging strategy is emergent property of time-keeping behavior in honey bees. **Behavioral Ecology**, v. 23, n. 3, p. 649-658, 2012.

VERSIEUX, L.M.; MAGALHAES, R.; CALVENTE, A. Extension of the *Cryptanthus* range in Northeastern Brazil with new findings in the phenotypic variation including changes in the trichome's distribution, thus enhancing the understanding of the *Cryptanthus zonatus* complex (Bromeliaceae). **Phytotaxa**, v. 109, n. 1, p. 54-60, 2013.

VERSIEUX L. M et al. An illustrated checklist of Bromeliaceae from Parque Estadual do Rio Preto, Minas Gerais, Brazil, with notes on phytogeography and one new species of *Cryptanthus*. **Phytotaxa**, v. 10, p. 1-16, 2010.

VERSIEUX, L.M.; WENDT, T. Diversidade e conservação de Bromeliaceae no estado de Minas Gerais, Brasil. **Biodiversidade e Conservação**, v. 16, p. 2989-3009, 2007.

VOGEL, S. Parfümsammelnde bienen als bestäuber von orchidaceen und *Gloxinia*. **Österreichische Botanische Zeitschrift**, v. 113, n. 3/4, p. 302-361, 1966.

VOGEL, S. Floral ecology. In: **Progress in Botany/Fortschritte der Botanik**. Springer, Berlin, Heidelberg, p. 453-481, 1978.

VOGEL, S. Remarkable nectaries: structure, ecology, organophyletic perspectives III. Nectar ducts. **Flora**, v. 193, n. 2, p. 113-131, 1998.

ZANELLA, C. M. et al. Genetics, evolution and conservation of Bromeliaceae. **Genetics and molecular Biology**, v. 35, p. 1020-1026, 2012.

ZAPPI, D. C. et al. Growing knowledge: an overview of seed plant diversity in Brazil. **Rodriguésia**, v. 66, p. 1085-1113, 2015.

ZIMMERMANN, Y.; RAMÍREZ, S. R.; ELTZ, T. Chemical niche differentiation among sympatric species of orchid bees. **Ecology**, v. 90, n. 11, p. 2994-3008, 2009.

WANDERLEY, M.G.L. An illustrated checklist of Bromeliaceae from Parque Estadual do Rio Preto, Minas Gerais, Brazil, with notes on phytogeography and one new species of *Cryptanthus*. **Phytotaxa**, v. 10, p. 1-16, 2010.

WENDT, T. et al. Selfing facilitates reproductive isolation among three sympatric species of *Pitcairnia* (Bromeliaceae). **Plant Systematics and Evolution**, v. 232, p. 201-212, 2002.

WHITEHEAD, M. R.; PEAKALL, R. Integrating floral scent, pollination ecology and population genetics. **Functional Ecology**, v. 23, n. 5, p. 863-874, 2009.

WOLOWSKI, M.; FREITAS, L. An overview on pollination of the Neotropical Poales. **Rodriguésia**, v. 66, p. 329-336, 2015.

WOODCOCK, T. S. et al. Flies and flowers II: floral attractants and rewards. **Journal of Pollination Ecology**, v. 12, p. 63-94, 2014.

MANUSCRITO – NÉCTAR OU PERFUME? REVELANDO UMA ESTRATÉGIA DIFERENTE DE OFERECIMENTO DE RECURSO PARA POLINIZADORES NO GÊNERO *Cryptanthus* (BROMELIACEAE)

Artigo a ser submetido a Plant Biology

Néctar ou perfume? Revelando uma estratégia diferente de oferecimento de recurso para polinizadores no gênero *Cryptanthus* (Bromeliaceae)

Vitória da Fonseca Dias¹, Sinzinando Albuquerque-Lima^{1,2}, Daniela M.A.F. Navarro³, Paulo Milet-Pinheiro^{3,4}, Isabel Cristina Machado^{1*}

¹Departamento de Botânica, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco, 50670-901 Recife, Pernambuco, Brasil.

²Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, 123, Lanhei Road, Panlong District, Kunming 650201, China.

³Departamento de Química Fundamental, Universidade Federal de Pernambuco, 50670-901 Recife, Pernambuco, Brasil.

⁴Laboratório de Interações Ecológicas e Semioquímicos, Universidade de Pernambuco, Campus Petrolina, 56328-900 Petrolina, Brasil

*Autor Correspondente: icsmachado@yahoo.com - +55 (081) 2126-8845

Título Curto: Biologia floral e ecologia química da polinização em *Cryptanthus bahianus*

RESUMO

- Flores de perfume ofertam a polinizadores especializados voláteis florais como recurso. Embora este seja um sistema de polinização presentes em algumas famílias de Angiospermas Neotropicais, em Bromeliaceae é extremamente raro, tendo sido descrito para apenas três espécies de um único gênero, *Cryptanthus*. Aqui investigamos a biologia floral e o sistema de polinização de *C. bahianus*, verificando se suas flores também ofertariam perfume para seus polinizadores.
- Monitoramos o período de antese de indivíduos marcados de *C. bahianus*, descrevemos a morfologia floral, o sistema reprodutivo, e realizamos medidas de volume e concentração de néctar. Investigamos ainda as pistas visuais e olfativas, bem como o comportamento dos visitantes e a interação com as flores.
- *Cryptanthus bahianus* é andromonóica e tem antese diurna, iniciando às 5:00h, com néctar disponível. Suas flores são trímeras, alvas e tubulares, secretando em média $9\mu\text{l}\pm 2,8\ \mu\text{L}$ e concentração de $18,7\%\pm 6,96\%$. Álcool benzílico, (Z)- e (E)-3-Metil-4-ácido decenóico foram os compostos voláteis florais majoritários. Observamos um grande espectro de visitantes florais, incluindo machos e fêmeas de abelhas euglossines, em busca de néctar.
- Diferente do esperado, registramos que *C. bahianus* oferta apenas néctar como recurso floral aos seus visitantes. As análises químicas do perfume floral não revelaram presença de compostos voláteis de interesse para polinizadores especializados, como o copalol, recompensa floral em *C. burle-maxii*. Sugerimos que o fato de *C. bahianus* oferecer néctar como único recurso floral pode ser uma evidência de diferentes caminhos evolutivos na oferta de recursos no gênero *Cryptanthus*.

Palavras-chaves: andromonoiccia, Euglossini, néctar, perfume floral, recurso floral.

1. INTRODUÇÃO

As flores das Angiospermas apresentam uma ampla diversidade de características e/ou atributos (Fründ *et al.* 2010; Rocha *et al.* 2023). Em um cenário ideal, os vetores bióticos da polinização, se utilizam dos atributos florais, atrativos ou recursos, realizando assim de forma passiva o transporte de pólen entre as flores (Freitas 2018; Dellinger 2020; Liu *et al.* 2023). Teoricamente, os atrativos florais sinalizam aos animais a presença de recursos, e dessa forma instigam os mesmos a entrarem em contato com as flores, já que a atração precede a visita (Varassin & Amaral-Neto 2014; Woodcock *et al.* 2014). Desse modo, numa perspectiva funcional, as flores apresentam diferentes atrativos, tornando mais eficiente a interação com os polinizadores, o que pode garantir um melhor sucesso reprodutivo (Bai *et al.* 2010; Rocha *et al.* 2023). Entre os atrativos florais têm-se os sinais visuais como coloração, tamanho e formato, bem como os sinais químicos como os compostos orgânicos voláteis, que em conjunto formam o perfume floral (Varassin & Amaral-Neto 2014; Woodcock *et al.* 2014).

Tão essenciais quanto os atrativos, os recursos florais são investimentos produzidos pelas flores e geralmente usados pelos visitantes nas interações mutualísticas entre plantas e polinizadores (Varassin & Amaral-Neto 2014; Barônio *et al.* 2018; Freitas 2018). Para os visitantes, o recurso floral é de grande importância já que são utilizados principalmente na sua alimentação e de sua prole (néctar e pólen), garantindo assim sua sobrevivência e perpetuação (Freitas 2018). Os recursos florais, no entanto, também podem ser coletados para outros fins, como para a construção de ninhos, no caso de resinas florais (Carmo & Franceschinelli 2002; Hochwallner & Weber 2006; Gonçalves-Souza *et al.* 2018; Requier & Leonhardt 2020), bem como para a elaboração de “perfumes” envolvidos na atração de fêmeas durante a corte sexual, como é o caso dos perfumes florais coletados por machos de euglossine em flores de diversas famílias de Angiospermas na região Neotropical (Eltz *et*

al. 1999; Jones *et al.* 2021; Vogel 1966; Knudsen & Gershenzon 2020; Henske *et al.* 2023).

A família Bromeliaceae é uma das famílias mais ricas entre as Angiospermas da região Neotropical e contribuem com a manutenção das diversas comunidades biológicas, apresentando flores com uma grande variedade de atributos (Givnish *et al.* 2011; Palma-Silva & Fay 2020; Silva *et al.* 2022; Siqueira *et al.* 2023). A polinização na família é bastante diversa e pode ser mediada por diferentes vetores bióticos dentre eles, beija-flores, morcegos e insetos, embora não raramente haja registro de espécies com polinização mista e até mesmo autógamias (Ramírez Morillo 2001; Kessler & Krömer 2000; Canela & Sazima 2005; Siqueira Filho & Machado 2008; Schmid *et al.* 2011; Queiroz *et al.* 2016). Além disso, diferentes trabalhos têm evidenciado que várias bromélias de diversos gêneros são autoincompatíveis, o que significa que elas podem ser dependentes dos polinizadores para garantir a sua reprodução (Nara & Webber 2002; Ramírez Morillo *et al.* 2009; Milet-Pinheiro *et al.* 2021).

Cryptanthus Otto & A.Dietrich (subfamília Bromelioideae) é um dos gêneros nativos e endêmicos do Brasil (Maciel 2020), com 78 espécies restritas às regiões Nordeste e Sudeste do Brasil (Givnish *et al.* 2011). As informações sobre biologia floral e polinização no gênero ainda são escassas, com os poucos estudos realizados até o momento indicando que as suas flores são polinizadas principalmente por beija-flores e abelhas (Ramírez Morillo 2001; Siqueira Filho & Machado 2008; Milet-Pinheiro *et al.* 2021; Almeida *et al.* 2022). Até então, nos trabalhos de biologia floral, algumas poucas espécies de *Cryptanthus* foram classificadas como ofertando, além do néctar, perfume floral para machos da tribo Euglossini (Siqueira Filho & Machado 2008; Milet-Pinheiro *et al.* 2021; Almeida *et al.* 2022).

Na tentativa de ampliar o conhecimento sobre a biologia floral e reprodutiva de *Cryptanthus*, com foco nas diferentes ofertas de recurso, escolhemos *C. bahianus* L.B.Sm.

para investigar se essa seria mais uma espécie de flor de perfume. Dessa forma, nesse estudo visando entender melhor como se deu esta transição de flores de néctar para flores de perfume em Bromeliaceae, (I) descrevemos os atributos florais de *C. bahianus* juntamente com a análise da morfologia floral; (II) medimos o volume e a concentração do néctar; (III) averiguamos a reflectância das principais partes e caracterizamos composição química dos voláteis florais; (IV) avaliamos o sistema reprodutivo; e (V) registramos os visitantes florais e descrevemos seu comportamento em relação às flores da espécie.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1. Espécie e área estudada

Cryptanthus bahianus é uma erva de hábito terrícola, que mede cerca de 30cm, com populações que costumam ser encontradas em áreas de afloramentos rochosos (Maciel 2020). É endêmica do Nordeste do Brasil, encontrada especialmente em ambientes secos nos estados de Alagoas, Bahia, Pernambuco, Paraíba e Sergipe (Maciel 2020; Carvalho 2020). Em Pernambuco, populações de *C. bahianus* ocorrem principalmente na região do agreste, área de transição entre a Mata Atlântica e a Caatinga (Lima 2014).

O presente estudo foi conduzido no município de Sairé, Pernambuco (8°14'30"S, 35°40'18"W, 600 metros de altitude), onde foi acompanhado um adensamento de *C. bahianus* em um afloramento rochoso com um perímetro de aproximadamente 150m, em um terreno com relevo de cerca de 600m de altitude. A área de estudo fica situada na região rural da cidade em questão, em um remanescente da zona fitogeográfica de caatinga com uma vegetação mais densa, típico de floresta de agreste, que conta com exemplares arbóreos e herbáceos de espécies nativas (Lima 2014). Conforme a classificação de Köppen, o clima local se enquadra no tipo AS, caracterizado por ser quente e úmido, com chuvas no inverno e período secos no verão, tendo uma precipitação anual de 500 a 700 mm/ano (Lima 2014; Medeiros *et al.* 2018; Silva *et al.* 2022).

2.2. Biologia floral e reprodutiva

2.2.1. *Floração e atributos florais*

A população de *C. bahianus* foi acompanhada mensalmente ao longo dos meses de março de 2022 a dezembro de 2023 para identificar o período de floração, e assim melhor desenvolver os protocolos de biologia floral e reprodutiva. Em campo, foi feito um monitoramento do horário, sequência e duração da antese, usando um total de 30 botões florais marcados em pré-antese (n=15/flores estaminadas e n=15/flores hermafroditas) de 30 diferentes indivíduos. A receptividade do estigma foi verificada em 15 flores de diferentes indivíduos, usando uma solução de permanganato de potássio e água destilada, protocolo que mede a atividade celular ou enzimática na região estigmática (Dafni *et al.* 2005). Para observação de áreas florais com possível presença de osmóforos foi usada a técnica de coloração com vermelho neutro, em um total de 30 flores (n=15/flores estaminadas e n=15/flores hermafroditas). As flores foram ensacadas previamente para evitar ao máximo a possibilidade de injúrias e posteriormente as mesmas foram imersas em uma solução de vermelho neutro e água destilada por 20min (Dafni *et al.* 2005).

2.2.2. *Morfometria floral*

Para a descrição da morfologia floral, 30 flores estaminadas e 30 hermafroditas de 30 diferentes indivíduos de *C. bahianus* (n=2 flores/indivíduo) foram coletadas e fixadas em álcool 70%. Posteriormente, foram feitas as medidas de largura e comprimento das pétalas e das sépalas, diâmetro da corola e do cálice, bem como altura do estilete. As medidas foram realizadas utilizando-se um paquímetro digital manual (King Tools 150mm/6”, São Paulo, SP, Brazil), e tabeladas para análise estatística.

2.2.3. *Medições de néctar*

O volume e a concentração de néctar foram medidos com o auxílio de uma microseringa graduada (Hamilton Company, 710SNR 5µl, EUA) e refratômetro de bolso

(MASTER-100H, Atago, Japan), respectivamente (Galetto & Bernardello 2005; Milet-Pinheiro *et al.* 2021). As flores foram ensacadas ainda em estágio de botão, para evitar que os visitantes florais consumissem o néctar. As medidas do volume e concentração de néctar foram aferidas logo após a completa abertura da flor, por volta das 06h00, em 15 flores estaminadas e 15 hermafroditas de diferentes indivíduos. Os dados foram anotados em um caderno de campo, tabeladas e compartilhadas estatisticamente.

2.3. Sinais visuais e olfativos

2.3.1. Medidas de reflectância floral e modelo de visão das abelhas

Foram tomadas medidas das principais partes florais (pétalas, anteras e estigma), bem como das folhas, para comparação, usando um espectrofotômetro de campo (Jaz, Ocean Optics, Dunedin, FL USA), acoplado com uma sonda de fibra óptica posicionada em um ângulo de 45°, após calibração em um WS -1 Padrão de reflectância difusa. Todas as medidas de reflectância das estruturas foram retiradas nos comprimentos de onda entre 300 e 700nm (Schulze-Albuquerque *et al.* 2020).

Posteriormente, a reflexão média foi usada para determinar o locus de cor de cada parte floral no modelo de visão das abelhas, utilizando o hexágono para visão de *Apis* (Chittka 1992), que é um modelo amplamente utilizado para entender como as flores são percebidas por abelhas na totalidade. Mediante as análises dos pontos, foi possível determinar o contraste acromático, relevante para os visitantes detectarem as flores à distância, bem como os contrastes cromáticos, que podem ser calculados a partir das distâncias euclidianas entre cada loci ocupado pelas estruturas florais e centro (folhas) do espaço de cor no modelo hexágono (Chittka 1992; Chittka & Kevan 2005).

Por fim, para avaliar se as diferentes estruturas florais são facilmente discriminadas pelas abelhas, é necessário verificar se as distâncias euclidianas dentro do modelo do hexágono de cor da visão das abelhas são $> 0,1$ (Chittka & Kevan 2005). A partir dos dados

coletados com espectrofotômetro de campo e auxílio do pacote “pavo” software R - 4.3.1, foi possível fazer as curvas de reflectância, bem como plotar as estruturas no hexágono, diagrama de visão das abelhas.

2.3.2. Amostragem do perfume floral

Para caracterizar quimicamente o perfume floral de *C. bahianus*, inicialmente foram feitas amostras (n = 10) a partir da técnica de *headspace* dinâmico padrão. Para isso, as flores foram individualmente removidas e colocadas dentro de um saco de poliéster para forno (9 x 6 cm). Após isso, o ar no interior do saco, enriquecido com o perfume floral foi sugado por 30min com o auxílio de uma bomba de membrana (G12/01 EB, Rietschle Thomas, Puchheim, Alemanha), conectada a um filtro adsorvente para termodessorção (TD) através de tubos de silicone. Os filtros TD consistiam em tubos de vidro (comprimento: 30 mm; diâmetro interno: 2,5 mm) preenchidos com 3 mg de uma mistura 1:1 de Tenax-TA (malha 60-80; Supelco, Bellefonte, Pensilvânia, EUA) e Carbotrap B (malha 20–40, Supelco, Bellefonte, Pensilvânia, EUA), que foi mantida nos tubos com lã de vidro.). Para detectar os voláteis não florais (vegetativos) e os voláteis liberados por danos nos tecidos (uma vez que as flores foram excisadas), assim como contaminantes ambientes, amostras de headspace de indivíduos de plantas das quais as flores foram removidas foram coletadas (Milet-Pinheiro *et al.* 2021).

Amostras dos perfumes florais também foram extraídas a partir da imersão das pétalas de diferentes indivíduos (n = 6 flores/18 pétalas) em hexano. Essa é uma técnica mais eficiente do que a de headspace quando as substâncias em questão são pouco voláteis (Milet-Pinheiro *et al.* 2021). Para este propósito, as pétalas foram inseridas por 2 min em um frasco com tampa de rosca (2 mL; Uniglas) contendo 1,5 mL de hexano (99,5%, Sigma-Aldrich). As amostras em solvente foram pré-concentradas com um fluxo de Nitrogênio até atingir 0.1 mL antes. As amostras de headspace e de solvente foram mantidas em freezer a

uma temperatura de -20°C até as análises químicas.

2.3.3. Caracterização dos compostos florais

As amostras de headspace e de lavagem foram analisadas em um equipamento de cromatografia gasosa acoplada à espectrometria de massa (Quadrupole 5975C, Agilent, Palo Alto, CA, EUA) acoplado a um cromatógrafo gasoso Agilent (HP 7890A), equipado com um Agilent Coluna HP-5ms não polar J&W (30 mx 0,25 mm id.; espessura de filme de 0,25 µm) e uma sonda de separação térmica (TSD; tecnologias Agilent). Os filtros de termodessorção com as amostras de headspace, assim como alíquotas das amostras de lavagem com solvente (1 µL) (disponibilizadas em um microtubo de quartzo) foram carregados na sonda e inserido no injetor GC modificado. O injetor GC funcionou a uma temperatura de 250°C em modo split (1:1). A temperatura do forno GC foi ajustada a 60°C durante 2 min, depois aumentada a uma taxa de 10°C min⁻¹ até 300°C, depois mantida estável durante 5 min. O controle eletrônico de fluxo foi empregado para manter um fluxo constante de gás de arraste hélio de 1,0 mL min⁻¹. O fluxo do gás de arraste hélio (He) foi mantido a uma pressão constante de 7,0 psi. As temperaturas da fonte MS e do quadrupolo foram fixadas em 230°C e 150°C, respectivamente. Os espectros de massa foram obtidos a 70 eV (no modo EI) com uma velocidade de varredura de 1,0 varredura -s de m/z 35–350.

Os compostos foram identificados comparando-se com os espectros de massa e índices de retenção de bibliotecas de espectros de massa disponíveis comercialmente (MassFinder 4, NIST11, Adams e Wiley Registry 9th Edition), integrados ao software Agilent MSD Productivity ChemStation (Agilent Technologies, Palo Alto, EUA). A confirmação da identidade de alguns dos compostos foi obtida pela comparação do espectro de massa e do índice de retenção de GC com os padrões autênticos disponíveis na coleção de compostos. As áreas dos picos (compostos) nos cromatogramas foram integradas para obter a corrente total de ions (TIC) e os seus valores foram utilizados para determinar a

quantidade relativa (percentuais) dos compostos em cada amostra.

2.4. Visitantes florais

O comportamento dos visitantes florais de *C. bahianus* foi observado diretamente no campo em flores estaminadas e hermafroditas. A quantidade de visitas foi contabilizada e registrada em cerca de 1m² de uma área da população que tinha em média 14 indivíduos. As observações foram feitas durante todo o período de antese da flor. A frequência de visitas foi registrada continuamente das 6h às 17h, em 17 dias não consecutivos, totalizando 122h de observações focais. As observações foram complementadas com filmagens e registros fotográficos, para uma descrição mais detalhada do comportamento dos visitantes florais. Exemplos dos insetos visitantes foram capturados com rede entomológica e eutanasiados em campo com acetato de etila. No laboratório, esses insetos foram montados a seco, etiquetados, identificados por especialistas e armazenados na Coleção de Insetos do Laboratório de Biologia Floral e Reprodutiva (POLINIZAR), como espécimes testemunho.

2.5. Sistema reprodutivo

Foram feitos experimentos usuais de polinização controlada para avaliar o sistema reprodutivo, utilizando protocolos descritos em Dafni *et al.* (2005). I - autopolinização espontânea (n=30), II - autopolinização manual (n=30), III - polinização cruzada (n=60), IV - polinização natural (n=30) e V - agamospermia (n=30). Para os protocolos de polinização cruzada foram usados como doadoras de pólen flores hermafroditas e estaminadas de indivíduos diferentes. Importante relatar, que para os protocolos de autopolinização, agamospermia e polinização cruzada as flores foram ensacadas no dia anterior ao protocolo e identificadas por fitilhos de cores diferentes. Após 30 dias foi contabilizado os números de frutos formados para cada tratamento.

2.6. Análises estatísticas

Em relação a morfologia floral de *C. bahianus*, com o intuito de investigar se as

flores hermafroditas, que eram visualmente maiores que as estaminadas, as médias das medidas morfométricas dos dois tipos florais, foram comparadas para verificar a existência de diferenças significativas entre elas ($p < 0,05$), a partir de teste T. O mesmo foi realizado para comparar as medidas de volume e concentração de néctar de flores hermafroditas e estaminadas. Enquanto que para averiguar o sucesso nos tratamentos do sistema reprodutivo foi observado as diferença no número de frutos formados, cujos valores foram comparados entre os tratamentos por meio de testes ANOVA. Importante ressaltar que para execução de todas as análises estatísticas do presente trabalho foi utilizado o software R na versão 4.3.1.

3. RESULTADOS

3.1. Biologia floral

3.1.1. Floração e Atributos florais

A floração de *C. bahianus* dura cerca de três meses, iniciando em Maio e se estendendo até o final de Julho, coincidindo com o período chuvoso na área de estudo. As inflorescências de *C. bahianus* emergem na área central apical da planta (Fig. 1A), com as flores estaminadas localizadas na parte central e as hermafroditas na periferia (Fig. 1B). *Cryptanthus bahianus* é andromonóica, uma vez que um mesmo indivíduo pode produzir flores estaminadas e hermafroditas sem separação temporal da abertura de cada tipo floral (Fig. 1C). Foi observado que cada indivíduo abre cerca de uma a três flores diariamente, podendo ser tanto flores estaminadas quanto hermafroditas, sem haver um padrão definido para cada tipo floral.

A espécie tem antese diurna e as flores ficam abertas por quase 12h. A abertura floral inicia por volta das 05:00h, com os primeiros raios de sol, horário em que as flores já se encontram com o estigma receptivo, permanecendo desse modo até as 17:00h, quando as pétalas começam a murchar e se deslocar para cima. As flores fecham por completo por volta das 18:00h (Fig. 1B). Em relação à presença de osmóforos, foi possível observar que

as pétalas e anteras das flores estaminadas e hermafroditas coraram, e no caso das flores hermafroditas, observamos que o estigma também corou. É importante ressaltar que nas pétalas o vermelho neutro impregnou de maneira esparsa, ocorrendo na forma de pontos diminutos e dispersos, especialmente nas partes periféricas e em poucos pontos na parte central (Figura Suplementar 1).

3.1.2. *Morfologia floral*

Os dois tipos de flores são trímeras, actinomorfas, heteroclamídeas, com corola infundibuliforme, formando um tubo estreito na base que se alarga a partir da metade de seu comprimento. A corola é composta por três pétalas livres e o cálice por três sépalas soldadas com coloração rosa claro (Fig. 1C). As sépalas ficam imperceptíveis durante o período em que a flor está aberta, uma vez que são menores e mais basais que as pétalas, sendo mais visíveis durante a fase de botão (Fig. 1A). Tanto nas flores estaminadas quanto nas hermafroditas, foi possível observar seis estames homodínamos. O pistilo das flores hermafroditas apresenta um estigma com três lobos (Fig. 1C). O ovário é ínfero com três lóculos, apresentando em média 53 ± 8 óvulos.

A partir da análise dos atributos em comum da morfologia dos dois tipos florais de *C. bahianus*, foi possível evidenciar que, à exceção da altura dos filetes, todos os atributos morfométricos avaliados foram significativamente maiores ($p < 0,05$) nas flores hermafroditas do que nas estaminadas (Tabela 1).

3.1.3. *Néctar*

O néctar é produzido no início da antese, tanto nas flores estaminadas quanto nas hermafroditas, acessado facilmente pelos polinizadores quando esses inserem sua probóscide ou língua na base do tubo da corola, onde está situada a câmara nectarífera. A quantidade de néctar no tubo floral vai diminuindo e cessando ao longo da antese, após as contínuas visitas. Mediante de medidas feitas no início da antese, evidenciou-se que cada

flor estaminada produz em média $9,5 \pm 3,3$ μL de néctar, com uma concentração de açúcar de $19,6 \pm 7,2\%$, enquanto as hermafroditas produzem $8,5 \pm 2,3$ μL de néctar, com uma concentração de $17,9 \pm 6,8\%$. Não foi evidenciada diferença significativa entre essas medidas.

3.2. Sinais visuais e olfativos

3.2.1. Reflectância floral e modelo de visão das abelhas

As curvas de reflectância das mesmas partes (anteras e pétalas) nos dois tipos florais de *C. bahianus* foram similares (Fig. 2A e B). As pétalas das flores estaminadas e hermafroditas, possuem coloração branca e brilhante, sendo a estrutura com maior percentual de reflectância, superior aos 60% (Fig. 2A e B). Já o estigma das flores hermafroditas e as anteras das flores estaminadas e hermafroditas, apesar de também terem tons esbranquiçados, apresentaram coloração menos brilhante e com menor percentual de reflexão quando comparado às pétalas, 40% para o estigma e 50% para as anteras (Fig. 2A e B). As folhas, por serem as estruturas com uma tonalidade verde escuro, apresentaram menor reflectância, chegando no máximo a 10% (Fig. 2A e B).

Com relação aos pontos de inflexão das flores estaminadas e hermafroditas, estes aconteceram na faixa violeta-azul (400-500nm), ficando contante até 700nm (Fig. 2A e B). As anteras das flores estaminadas e hermafroditas, bem como o estigma das flores hermafroditas, tiveram seus pontos de inflexão faixa violeta-azul (400-500nm) (Fig. 2A e B). Por sua vez, as folhas, ou seja, o plano de fundo, tiveram uma menor reflectância (Fig. 2B), como três pontos de inflexão, entre a região violeta-azul (400-500nm), na faixa verde-amarelo (500-600nm) e laranja-vermelho (>680nm). A modelagem das cores das estruturas estudadas no hexágono para visão de abelhas revelou que todas as estruturas estão plotadas na região azul – verde (Fig. 2C), com as distâncias euclidianas superiores a 0,1 (Tabela 2).

3.2.2. Perfume floral

O perfume floral de *C. bahianus* foi caracterizado por apenas 10 compostos voláteis, dentre os quais quatro não foram identificados (Tabela 4). Álcool benzílico e (*Z*)- e (*E*)- 3-Metil-4-ácido decenóico foram os compostos majoritários em relação às contribuições relativas no perfume floral da espécie. Com relação às amostras de lavagem das pétalas em solução de hexano, foram encontrados hidrocarbonetos na sua maioria hidrocarbonetos alcanos e alcenos (Tabela 5).

3.3. Visitantes florais

Durante o período de observação, foi contabilizado um total de 5223 visitas a flores estaminadas e hermafroditas, realizadas por insetos das ordens Hymenoptera (96,6% das visitas), Lepidoptera (3%) e Diptera (0,4%) (Fig. 3). As visitas iniciavam logo após a abertura das flores, por volta das 05h30 – 06:00h, com visitas muito esporádicas no período da tarde. O horário de maior frequência de visitas foi às 7h00, as quais começavam a diminuir significativamente a partir das 10h00 e cessavam por volta das 12h00 (Fig. 4). Os insetos observados apresentavam comportamento variado nas flores de *C. bahianus*, em busca principalmente de néctar, porém as abelhas *Apis mellifera* e *Trigona spinipes* também coletavam pólen (Fig. 3B e 3E).

Trigona spinipes e *Apis mellifera* foram juntas responsáveis por mais de 70% do total das visitas. Além de mais frequentes, ambas espécies eram as primeiras visitantes, logo após a abertura floral. Operárias de *Trigona spinipes* visitavam as flores em média por 2min por visita, deslocando-se pela flor, coletando pólen e tomando néctar. Apesar do seu pequeno porte, durante sua movimentação nas flores, elas tocavam as estruturas reprodutivas (Fig. 3E). Em várias oportunidades, foi observado ainda que *T. spinipes* abria os botões que por algum motivo não abriram por completo no início da manhã. *Apis mellifera* apresentou comportamento similar ao de *T. spinipes*, porém realizava visitas mais

rápidas e com uma abordagem mais brusca, muitas vezes se dependurando no estigma ao pousar (Fig. 3B).

Abelhas da tribo Euglossini, representadas por indivíduos de *Euglossa spp.* e *Eulaema nigrita*, bem como as da família Halictidae, começavam a visitar as flores de *C. bahianus* de forma mais frequente algum tempo após a abertura floral, a partir das 7h00 (Fig. 4). As espécies de *Euglossa* faziam visitas extremamente rápidas, demorando no máximo 3 segundos, sempre em busca do néctar floral e tocando nas estruturas reprodutivas em quase todas as visitas. *Eulaema nigrita* foi a abelha menos frequente durante o estudo, no entanto, sempre contactava as estruturas reprodutivas em ambos os tipos de flores, devido ao seu maior porte (Fig. 1A). Todas as espécies de abelhas observadas durante o estudo voavam entre flores de indivíduos diferentes na população de forma sequencial e repetidas vezes.

Diversos representantes das ordens Lepidoptera e Diptera (Fig. 3F, 3G e 3H) também visitaram as flores estaminadas e hermafroditas, em busca do néctar, como, por exemplo, a borboleta *Euptoieta hegesia*, que ocasionalmente ao abordar as flores contactavam com as estruturas reprodutivas (Fig. 3F). Entretanto, de modo geral, esses insetos, em especial as moscas, além de pouco frequentes, não contactavam de forma direta as estruturas reprodutivas de ambos os tipos florais (Fig. 3G e H).

3.4. Sistema reprodutivo

Os tratamentos realizados para verificar o sistema reprodutivo mostraram que *C. bahianus* é autoincompatível, uma vez que não houve formação de frutos nem por agamospermia, nem por autopolinização espontânea e manual. Em contrapartida, observamos a frutificação da espécie a partir de polinização cruzada (com ambos os tipos florais sendo doadores de pólen) e na polinização natural (Tabela 3). Não foi evidenciada diferença estatística significativa entre esses tratamentos. Foi possível perceber também que

os indivíduos de *C. bahianus* apresentam reprodução vegetativa, uma vez que suas gemas laterais formam 2 ou 3 rebrotas que irão formar novos indivíduos “clones” da planta mãe, os quais irão crescer e florescer no próximo ciclo de floração.

4. DISCUSSÃO

4.1. Adaptações à polinização por abelhas e conservatismo floral em *Cryptanthus*

A antese floral de *C. bahianus* ocorre com os primeiros raios de sol, por volta das 5h00, apresentando padrão muito semelhante com outras espécies investigadas, tais como *C. euglossini* (Almeida *et al.* 2022), *C. diana*e (Siqueira Filho & Machado 2008) e *C. burlemarxii* (Milet-Pinheiro *et al.* 2021), que possuem um período de abertura floral que inicia ao amanhecer e se estende até o final da tarde. Esse padrão de abertura das flores de *Cryptanthus* reflete sua guilda de polinizadores, sendo suas espécies polinizadas principalmente por abelhas e beija-flores (Siqueira Filho & Machado 2008; Milet-Pinheiro *et al.* 2021; Almeida *et al.* 2022).

Em *C. bahianus* as flores estaminadas ficam localizadas principalmente no centro da inflorescência, enquanto as hermafroditas estão concentradas nas partes periféricas, seguindo o padrão para o gênero (Leme *et al.* 2010). Além disso, a abertura de poucas flores por dia se mostra similar ao padrão encontrado em *C. euglossini* e *C. diana*e (Siqueira Filho & Machado 2008; Almeida *et al.* 2022). Esse padrão pode estar associado à síndrome reprodutiva da espécie, uma vez que a abertura de poucas flores por dia, durante um longo período de floração favorece a ocorrência de mais visitas florais e polinização cruzada, acarretando em um maior sucesso reprodutivo (Siqueira Filho & Machado 2001; Van Doorn & Van Meeteren 2003; Devaux *et al.* 2014).

Apesar da família Bromeliaceae contar com uma grande variedade de características florais (Palma-Silva & Fay 2020; Siqueira *et al.* 2023), de forma geral, observamos muitas similaridades a respeito dos atributos florais de *C. bahianus* em relação a outras espécies de

Cryptanthus (Siqueira Filho & Machado 2008; Milet-Pinheiro *et al.* 2021; Almeida *et al.* 2022). Sobre a morfologia floral neste gênero, suas espécies apresentaram flores actinomorfas, com três pétalas livres e alvas, três sépalas basalmente fusionadas e seis estames nas flores estaminadas e nas flores hermafroditas, sendo que esse último tipo floral contém também um pistilo (Siqueira Filho & Machado 2008; Milet-Pinheiro *et al.* 2021; Almeida *et al.* 2022). No entanto, é importante destacar que apesar desse padrão conservado, no caso de *C. bahianus*, esse conservatismo não reflete na mesma forma de recompensa floral, encontrada nas demais espécies estudadas (Siqueira Filho & Machado 2008; Milet-Pinheiro *et al.* 2021). Apesar disso, esse padrão conservado nos aspectos analisados, demonstra que mesmo por diferentes vias de recompensa floral, as espécies do gênero podem manter a guilda de polinizadores similar (Siqueira Filho & Machado 2008; Milet-Pinheiro *et al.* 2021).

4.2 Disponibilidade de recursos e dependência de polinizadores em *Cryptanthus bahianus*

Cryptanthus bahianus é uma flor de néctar, uma vez que oferta apenas esse recurso para seus visitantes florais e polinizadores, em especial insetos, dentre os quais abelhas e borboletas, fauna polinizadora comum em plantas que se enquadram nessa classificação (Corbet 2003, Duara & Kalita 2013). O néctar floral é uma solução rica em açúcares, que é uma recompensa nutritiva disponibilizada por diversas plantas a fim de suprir a demanda energética dos seus polinizadores (Varassin & Amaral-Neto 2014). Destaca-se também que, muitos representantes da família Bromeliaceae ofertam néctar com características determinadas pela preferência dos polinizadores (Krömer *et al.* 2008).

Seguindo um padrão já relatado para outras espécies do gênero *Cryptanthus*, o néctar é produzido no início da antese, nas flores estaminadas e hermafroditas (Siqueira Filho & Machado 2008; Milet-Pinheiro *et al.* 2021). Além disso, o padrão de comportamento dos

visitantes e polinizadores de *C. bahianus* ao acessarem o néctar é similar aos cogêneneros que inserem sua probóscide na câmara nectarífera. Não foi observada uma diferença no volume e concentração do néctar nas flores estaminadas e hermafroditas de *C. bahianus*.

Mediante às observações focais de que há uma ampla diversidade de insetos visitando as flores de *C. bahianus*, podemos concluir que esta é uma espécie generalista. Vázquez *et al.* (2023) relacionam tendência para a polinização generalista das espécies com certos atributos florais tais como simetria actinomorfa, formato de corola em disco e coloração branca, características observadas em *C. bahianus*. Vale ressaltar que a família Bromeliaceae apresenta sistemas reprodutivos diversos com a presença ou não de vetores de polinização (Kessler & Krömer 2000; Canela & Sazima 2005; Siqueira Filho & Machado 2008; Schmid *et al.* 2011; Queiroz *et al.* 2016).

O fato da espécie ser autoincompatível faz com que a polinização mediada por agentes polinizadores seja imprescindível para a sua reprodução, bem como para os demais membros de *Cryptanthus* (Siqueira Filho & Machado 2008; Milet-Pinheiro *et al.* 2021; Almeida *et al.* 2022). No caso de *C. bahianus*, as abelhas são os principais responsáveis pelo transporte de pólen de indivíduo para outro, promovendo a polinização cruzada (Siqueira Filho & Machado 2008; Milet-Pinheiro *et al.* 2021), já que diversos representantes das ordens Lepidoptera e Diptera também visitaram as flores, em busca do néctar. Contudo, esses insetos, além de pouco frequentes, por vezes não contactavam diretamente, como caso das borboletas, ou até nem ao menos tocavam as estruturas reprodutivas, como as moscas, que apenas pousavam nas pétalas.

4.3 Sinais visuais e olfativos de *Cryptanthus bahianus*

A coloração esbranquiçada das flores de *C. bahianus* segue o padrão de outros representantes de *Cryptanthus* (Siqueira Filho & Machado 2008; Milet-Pinheiro *et al.* 2021; Almeida *et al.* 2022). A espécie estudada apresenta flores alvas tendo as pétalas com a maior

índice de reflectância, porém sem reflexão na faixa ultravioleta. Após a modelagem das cores das estruturas estudadas no hexágono para visão de abelhas, evidenciou-se que todas as estruturas estão plotadas na região azul – verde, mesmo apresentando uma tonalidade esbranquiçada ao olho humano. As flores que parecem brancas aos insetos são muito raras, além de que a tonalidade pálida da estrutura não significa dizer que a parte amostrada é imperceptível, inclusive para representantes do grupo Hymenoptera (Chittka *et al.* 1994; Kevan *et al.* 1996).

Na família Bromeliaceae existe uma grande diversidade de coloração em suas flores (Ramírez Morillo 2001; Canela & Sazima 2005; Kroemer *et al.* 2008; Palma-Silva & Fay 2020). Contudo, vale ressaltar que as flores brancas se destacam em relação a um plano de fundo escuro (Kevan *et al.* 1996), como o chão da floresta, padrão ocorrente nas espécies de *Cryptanthus*. Representantes desse gênero têm hábito terrícola e esse contraste com o plano de fundo otimiza a sinalização visual das flores, as quais se tornam mais conspícuas aos visitantes e potenciais polinizadores. Além disso, levando em consideração as distâncias euclidianas entre as partes florais de *C. bahianus* e as folhas, que também integram o plano de fundo, as duas estruturas se mostram distinguíveis na percepção das abelhas, já que as anteras, estigma e pétalas das flores estaminadas tiveram distâncias euclidianas superiores a 0,1. As diversas colorações são atrativos florais relevantes para mediar a interação entre os visitantes, tendo como finalidade principal destacar as flores em meio a paisagem natural (Chittka 1992; Varassin & Amaral-Neto 2014).

Os voláteis emitidos pelas flores também desempenham atribuições importantes como agentes sinalizadores que medeiam as interações entre plantas e animais (Raguso 2008; Dötterl & Vereecken 2010; Liu *et al.* 2023). Apesar das flores de *C. bahianus* produzirem alguns voláteis florais, esses compostos não desempenham a função de recurso floral, como foi relatado para outros representantes do gênero *Cryptanthus*, tais como *C.*

dianae (Siqueira Filho & Machado 2008), *C. burle-marxii* (Milet-Pinheiro *et al.* 2021) e *C. euglossini* (Almeida *et al.* 2022), que produzem perfume floral, além de néctar como recurso para machos de abelhas da Tribo Euglossine. Apesar de termos observado machos de três espécies de euglossine nas flores, *Eulaema nigrita* e duas espécies do gênero *Euglossa*, não observamos o comportamento estereotipado de coleta de perfume (Vogel 1966), o que não deixa dúvidas de que néctar é o único recurso floral ofertado por *C. bahianus*.

O resultado encontrado da coloração de osmóforos pelo vermelho neutro também é um indicativo de ausência de odor como atrativo, uma vez que a solução de vermelho neutro reage apenas com regiões pontuais nas pétalas de *C. bahianus*, quando comparado ao esquema demonstrado em flores de *C. diane* (Siqueira Filho & Machado 2008). Nas análises químicas do perfume floral de *C. bahianus* não foi detectado o semivolátil copalol, composto responsável pela atração de machos de *Eulaema nigrita* por flores de *C. burle-marxii* (Milet-Pinheiro *et al.* 2021). Nas flores de *C. bahianus*, encontramos dois compostos majoritários, o (Z)- e (E)- 3-Metil-4-ácido decenóico, cujos papéis como recurso para machos de euglossine permanecem completamente desconhecidos. Em contrapartida, foram detectados outros dois compostos, álcool benzílico e acetato de benzila, que são encontrados em várias espécies de flores de perfume de outras famílias (Milet-Pinheiro & Gerlach 2017, Arriaga-Osnaya 2017, Sazima *et al.* 2003) e que sabidamente atraem machos de abelhas euglossine, sendo acetato de benzila inclusive coletado ativamente por *Eulaema nigrita* (Ramirez *et al.* 2002). Embora estes achados possam parecer contraditórios, é importante lembrar que vários compostos encontrados em flores de perfume também fazem parte do buquê do perfume floral de outras angiospermas não polinizadas por machos de euglossine (Knudsen *et al.* 2006, Arriaga-Osnaya 2017, Sazima *et al.* 2003), mas em concentrações bem menores. Para machos de euglossine, a concentração de uma determinada substância parece ser essencial para que um determinado composto não seja

apenas um atrativo floral, mas passe a desempenhar o papel de recurso e seja ativamente coletado (Brandt *et al.* 2021). Assim, embora *C. bahianus* produza dois compostos que em teoria podem ser explorados por machos de euglossine como recurso, a ausência do comportamento de raspagem nas pétalas das flores indica que eles são produzidos em concentrações muito baixas para desempenhar tal papel.

O interessante cenário apresentado acima nos sugere um sistema de flor de perfume evoluindo a partir de um sistema de flor de néctar. Se algum tipo de mutação resultar em uma produção aumentada desses compostos (Amrad *et al.* 2016) levando a uma maior atração de machos de euglossine e conseqüentemente a um maior sucesso reprodutivo da planta, o caminho para o estabelecimento de um novo sistema de polinização estará aberto. A ocorrência de flores de perfume produzindo néctar em *C. burle-marxii*, *C. dianae* e *C. euglossini* sugere que isso ocorreu (ou está ocorrendo) no gênero *Cryptanthus*.

4.4 Diferentes estratégias de recompensa floral em *Cryptanthus*

Apesar de representantes de abelhas Euglossine também visitarem as flores de *C. bahianus*, não foi observado o comportamento estereotipado de raspagem das pétalas para coleta de perfume floral (Vogel 1966) por nenhuma das espécies observadas, diferente de outros estudos com foco na polinização de espécies do gênero (Siqueira Filho & Machado 2008; Milet-Pinheiro *et al.* 2021; Almeida *et al.* 2022). Dessa forma, com a ausência de indícios do uso dos voláteis florais como recurso, é possível afirmar que a espécie não se enquadra na síndrome das flores de perfume como as outras três previamente estudadas (Siqueira Filho & Machado 2008; Milet-Pinheiro *et al.* 2021; Almeida *et al.* 2022).

Em estudos de análises moleculares e filogenéticas do gênero, *C. bahianus* pertence a uma linhagem que teria divergido antes das linhagens de espécies que ofertam perfume como recurso floral, como *C. dianae* e *C. burle-marxii* (Leme *et al.* 2022). Nesse sentido, é possível que em *Cryptanthus* ofertar néctar como recurso floral seja uma característica

plesiomórfica ao longo da história evolutiva da linhagem do gênero, mostrando que as espécies que ofertam perfume (Givanish *et al.* 2014; Milet-Pinheiro *et al.* 2021) provavelmente evoluíram a partir de flores de néctar.

AGRADECIMENTOS

À Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco (FACEPE) e ao CNPq pelas bolsas fornecidas a Vitória Dias (IBPG-1752-2.03/21), Paulo Milet-Pinheiro (PQ 313948/2021-6) e Isabel Machado (PQ 310508/2019-3). Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq/Universal: n.º processo 422647/2021-7 para PMP). A Isadora Schulze e Ana Carolina Sabino pela ajuda nos protocolos de cor e odor e análises estatísticas. Ao gerente do Condomínio Bromélia da Terra (Seu Luciano) por viabilizar o acesso às plantas durante todas as idas a campo.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Almeida E.D.S., Siqueira Filho J.A., Leme E.M.C. (2022). *Cryptanthus euglossinii* (Bromeliaceae: Bromelioideae), a new species from Chapada Diamantina, Bahia. *Rodriguésia*, **73**, 1-7.
- Amrad, A., Moser, M., Mandel, T., de Vries, M., Schuurink, R. C., Freitas, L., & Kuhlemeier, C. (2016). Gain and loss of floral scent production through changes in structural genes during pollinator-mediated speciation. *Current Biology*, **26**, 3303-3312.
- Arriaga-Osnaya, B. J., Contreras-Garduño, J., Espinosa-García, F. J., García-Rodríguez, Y. M., Moreno-García, M., Lanz-Mendoza, H., Godínez-Álvarez, H., Cueva del Castillo, R. (2017). Are body size and volatile blends honest signals in orchid bees?. *Ecology and evolution*, **7**, 3037-3045.
- Bai Y.P., Zhang Y.W., Gituru R.W., Zhao, J.M., Li, J.D. (2011). Sexual differences in reproductive characters and pollinator attractiveness in gynodioecious *Glechoma longituba* (Lamiaceae). *Plant Species Biology*, **26**, 33-42.
- Barônio G.J., Cunha Guimarães B.M., Oliveira L. C., Melo L.R.F., Antunes P.R., Cardoso R. K.D.O.A., Araújo T.N. (2018). Entre flores e visitantes: estratégias de disponibilização e coleta de recursos florais. *Oecologia Australis*, **22**, 390–409.
- Brandt K., Dötterl S., Ramírez S.R., Etl, F., Machado I. C., Navarro D.M.D.A. F., Dobler D., Reiser O., Ayasse M., Milet-Pinheiro P. (2021) Unraveling the Olfactory Biases of Male Euglossine Bees: Species-Specific Antennal Responses and Their Evolutionary Significance for Perfume Flowers. *Frontiers in Ecology and Evolution*, **9**, 1–15.
- Canela M.B.F., Sazima M. (2005). The pollination of *Bromelia antiacantha* (Bromeliaceae) in Southeastern Brazil: ornithophilous versus melittophilous features. *Plant Biology*, **7**, 411-416.

- 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. *Brazilian Journal of Botany*, **25**, 351-360.
- Carvalho A.J.A., Souza E.H., Costa G.M., Aona L.Y.S., Soares A.C.F. (2020). Vascular epiphytes on licuri palms (*Syagrus coronata* (Mart.) Becc.) in a toposequence: Caatinga conservation indicator species. *Brazilian Journal of Botany*, **43**, 1061-1075.
- Chittka L. (1992). The colour hexagon: a chromaticity diagram based on photoreceptor excitations as a generalized representation of colour opponency. *Journal of Comparative Physiology*, **170**, 533-543.
- Chittka, L., Shmida, A. V. I., Troje, N., Menzel, R. (1994). Ultraviolet as a component of flower reflections, and the colour perception of Hymenoptera. *Vision research*, **34**, 1489-1508.
- Chittka L., Kevan P.G. (2005). Flower colour as advertisement. In: Dafni A, Kevan PG, Husband BC, eds. Practical pollination biology. Cambridge: Enviroquest Ltd, 157–196.
- Corbet S.A. (2003). Butterfly nectaring flowers: butterfly morphology and flower form. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **96**, 289-298.
- Cruz G.A., Zizka G., Silvestro D., Leme E.M., Schulte K., Benko-Iseppon A.M. (2017) Molecular phylogeny, character evolution and historical biogeography of *Cryptanthus* Otto & A. Dietr. (Bromeliaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **107**, 152-165.
- Dafni A., Kevan P.G., Husband B.C. (2005) Practical pollination biology. *Enviroquest*, Cambridge, Ontario, Canada, 590pp.
- Dellinger, A.S. (2020). Pollination syndromes in the 21st century: where do we stand and where may we go?. *New Phytologist*, **228**, 1193-1213.
- Devaux, C., Lande, R., Porcher, E. (2014). Pollination ecology and inbreeding depression control individual flowering phenologies and mixed mating. *Evolution*, **68**, 3051-3065.

- Dötterl S., Vereecken J.N. 2010. The chemical ecology and evolution of bee-flower interactions: a review and perspectives. *Canadian Journal of Zoology*, **88**, 668–697.
- Duara P., Kalita J. (2013) An investigation on the pollinating insects of medicinally important plants. *International Journal of Life Science Biotechnology and Pharma Research*, **2**, 318-324.
- Eltz T., Whitten W.M., Roubik D.W., Linsenmair K.E. (1999) Fragrance collection, storage, and accumulation by individual male orchid bees. *Journal of Chemical Ecology*, **25**, 157-176.
- Freitas L. (2018). Precisamos falar sobre o uso impróprio de recursos florais. *Rodriguésia*, **69**, 2223-2228.
- Fründ J., Linsenmair K.E., Blüthgen, N. (2010). Pollinator diversity and specialization in relation to flower diversity. *Oikos*, **119**, 1581-1590.
- Galetto L., Bernardello G. Rewards in flowers: nectar. In: Dafni A., Kevan P. G., Husband B. C. (2005). *Practical Pollination Biology*. Cambridge: Enviroquest, 261-313.
- Givnish T.J., Barfuss M.H., Van E B., Riina R., Schulte K., Horres R., Gonsiska P.A., Jabaily R.S., Crayn D.M., Smith J.A.C., Winter K., Brown G.K., Evans T.M., Holst B.K., Luther H., Till W., Zizka G., Berry P.E., Sytsma, K.J. (2011). Phylogeny, adaptive radiation and historical biogeography in Bromeliaceae: hallmark of an eight-locus plastid phylogeny. *American Journal of Botany*, **98**, 872-895.
- Givnish T.J., Barfuss M.H., Van E B., Riina R., Schulte K., Horres R., Gonsiska P.A., Jabaily R.S., Crayn D.M., Smith J.A.C., Winter K., Brown G.K., Evans T.M., Holst B.K., Luther H., Till W., Zizka G., Berry P.E., Sytsma, K.J. (2014). Adaptive radiation, correlated and contingent evolution, and net species diversification in Bromeliaceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **71**, 55-78.

- Gonçalves-Souza P., Schlindwein C., Paiva EAS. 2018. Floral resins of *Philodendron adamantinum* (Araceae): secretion, release and synchrony with pollinators. *Acta Botânica Brasilica*, **32**, 392-401.
- Gouda, E. J., Butcher, D. & Gouda, C.S. (2023 [atualização contínua]) Encyclopaedia of Bromeliads, versão 5. Jardim Botânico da Universidade de Utrecht. Disponível em: <http://encyclopedia.florax.nl/> (Acessado em 15 de Maio de 2023).
- Henske J., Saleh N. W., Chouvenec T., Ramírez S. R., Eltz T. (2023). Function of environment-derived male perfumes in orchid bees. *Current Biology*, **3**, 2075-2080.
- Hochwallner, H., Weber, A. 2006. Flower development and anatomy of *Clusia valerioi*, a Central American species of Clusiaceae offering floral resin. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, **201**, 407-418.
- Jones L., Brennan G.L., Lowe A., Creer S., Ford C.R., Vere N. (2021). Shifts in honeybee foraging reveal historical changes in floral resources. *Communications Biology*, **4**, 1-10.
- Kessler M., Krömer T. (2000). Patterns and ecological correlates of pollination modes among bromeliad communities of Andean forests in Bolivia. *Plant Biology*, **2**, 659-669.
- Kevan, P., Giurfa, M., Chittka, L. (1996). Why are there so many and so few white flowers?. *Trends in Plant Science*, **1**, 252.
- Knudsen, J. T., Eriksson, R., Gershenzon, J., Ståhl, B. (2006). Diversity and distribution of floral scent. *The botanical review*, **72**, 1-120.
- Knudsen J. T., Gershenzon J. (2020). The chemical diversity of floral scent. *Biology of Plant Volatiles*, **2**, 57-78.
- Krömer T., Kessler M., Lohaus G., Schmidt-Lebuhn A. N. (2008). Nectar sugar composition and concentration in relation to pollination syndromes in Bromeliaceae. *Plant Biology*, **10**, 502-511.

- Leme E., Fraga C.N.D., Kollmann L.J., Brown, G.K., Till W., Ribeiro O.B, Machado M.C, Monteiro F.J.S. Fontana A.P. (2010). Novas espécies diversas em Bromeliaceae brasileira. *Rodriguésia*, **61** , 21-67.
- Leme E.M., Ribeiro O.B., Souza F.V.D., Souza E.H., Kollmann L.J., Fontana A.P. (2020). Miscellaneous new species in the “Cryptanthoid complex” (Bromeliaceae: Bromelioideae) from eastern Brazil. *Phytotaxa*, **430**, 157-202.
- Leme E.M., Zizka G., Souza, E.H., Paule J., Carvalho, J.D., Mariath J.E., Mariath J. EA., Halbritter H., Ribeiro, O.BC. (2022). New genera and a new species in the “Cryptanthoid Complex” (Bromeliaceae: Bromelioideae) based on the morphology of recently discovered species, seed anatomy, and improvements in molecular phylogeny. *Phytotaxa*, **544**, 128-170.
- Lima, D. de A. (2014). Estudos Fitogeográficos de Pernambuco. *Anais da Academia Pernambucana de Ciência Agronômica*, **4**, 243–274.
- Liu, J.W., Milet-Pinheiro, P., Gerlach, G., Ayasse, M., Nunes, C.E.P., Alves-dos-Santos, I., & Ramírez, S.R. (2024). Macroevolution of floral scent chemistry across radiations of male euglossine bee-pollinated plants. *Evolution*, **78**, 98-110.
- Maciel J.R. (2020) *Cryptanthus*. in Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB5991>>. Acesso em: 13 mai. 2023;
- Medeiros R. M., Holanda R. M., Alexandre M. (2018). Climate classification in Köppen model for the state of Pernambuco-Brazil. *Revista de Geografia (Recife)*, **35**, 219-234.
- Melo M.L.A., Carneiro M.C. (2021). Florística e fenologia de dez espécies do extrato arbustivo-arbóreo em torno do Apiário-Escola da Universidade Estadual de Alagoas (UNEAL). *Diversitas Journal*, **6**, 1748–1776.

- Milet-Pinheiro P., Domingos-Melo A., Oliveira Junior J.B., Albuquerque N.S.L., Costa A.C.G., Lima S.A., Silva M.F.R., Navarro D.M.A.F., Maia A.C.D., Gundersen L., Schubert M., Dotterl S., Machado I.C. (2021). A semivolatile floral scent marks the shift to a novel pollination system in Bromeliads. *Current Biology*, **31**, 860–868.
- Milet-Pinheiro, P., & Gerlach, G. (2017). Biology of the Neotropical orchid genus *Catasetum*: A historical review on floral scent chemistry and pollinators. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **27**, 23-34.
- Nara A. K., Webber A. C. (2002). Floral biology and pollination of *Aechmea beeriana* (Bromeliaceae) in vegetation along stream margins in Central Amazonia. *Acta Amazônica*, **32**, 571-571.
- Palma-Silva, C., & Fay, M. F. (2020). Bromeliaceae as a model group in understanding the evolution of Neotropical biota. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **192**, 569-586.
- Queiroz, J. A., Quirino, Z. G. M., Lopes, A. V., & Machado, I. C. (2016). Vertebrate mixed pollination system in *Encholirium spectabile*: a bromeliad pollinated by bats, opossum and hummingbirds in a tropical dry forest. *Journal of Arid Environments*, **125**, 21-30.
- Raguso R. A. (2008). Wake up and smell the roses: the ecology and evolution of floral scent. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, **39**, 549-569
- Ramírez Morillo, I.M. (2001). Pollinators in *Cryptanthus*: a hypothesis. *Journal of the Bromelia Society*, **51**, 65-70.
- Ramírez-Martínez A., Mondragón D., Rivera-García R. (2021). Vascular epiphytes: The ugly duckling of phenological studies. *Acta Biologica Colombiana*, **26**, 247-261.
- Ramírez Morillo I. M., Chi May F., Carnevali G., May Pat F. (2009). It takes two to tango: self incompatibility in the bromeliad *Tillandsia streptophylla* (Bromeliaceae) in Mexico. *Revista de Biología Tropical*, **57**, 761-770.

- Requier, F., Leonhardt, S. D. 2020. Beyond flowers: including non-floral resources in bee conservation schemes. *Journal of Insect Conservation*, **24**, 5-16.
- Rocha A.R., Silva J.V.S., Silva L.M.A., Carneiro M.C., Silva J.F., Correia C.C. (2023). Osmophore patterns in *Asarifolia* species (Desr.) Roem. & Schult. (Convolvulaceae). *Diversitas Journal*, **8**, 692 – 697.
- 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.
- Schmid S., Schmid V. S., Zillikens A., Harter-Marques, B., & Steiner, J. (2011). Bimodal pollination system of the bromeliad *Aechmea nudicaulis* involving hummingbirds and bees. *Plant Biology*, **13**, 41-50.
- Schulze-Albuquerque I., Costa A.C.G.D., Milet-Pinheiro P., Navarro D.M.D.A.F., Thomas W.W., Machado I.C. (2020). Visual and olfactory floral cues related to ambophilous pollination systems in Poaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **192**, 242-257.
- Silva, M.R., Barbosa, B.C., Faria, A.P.G. (2022). Reproductive biology and flower-visitor interactions of two bromeliad species from the Brazilian Atlantic Forest. *Plant Ecology and Evolution*, **155**, 16-28.
- Siqueira, S. F. H., da Costa, A. F., & De Toni, K. L. (2023). Beyond SEM: Stigmatic margins in Bromeliaceae. *Flora*, **298**, 1-10.
- Siqueira Filho J.A., Machado I.C. (2008) Flowering phenology and pollination ecology of *Cryptanthus diana* Leme: a case of floral fragrance-collecting by Euglossinae bees in Bromeliaceae. *Selbyana*, **29**, 226-232.
- Souza E.H., Carvalho A.J.A., Gama E.V.S., Hora Neto A.R., Aona L.Y.S. (2021). Macambiras and sympatric species of Serra do Jatobá, Milagres, Bahia, Brazil. *Revista Macambira*, **5**, 1-16.

- Van Doorn, W. G., Van Meeteren, U. (2003). Flower opening and closure: a review. *Journal of Experimental Botany*, **54**, 1801-1812.
- Varassin I.G., Amaral-Neto L.P. Atrativos *in*: Rech A.R., Agostini K., Oliveira P.E., Machado, I.C. (2014). *Biologia da polinização Rio de Janeiro: Projecto Cultural*. 524pp.
- Vázquez, D.P., Vitale, N., Dorado, J., Amico, G., Stevani, E.L. (2023). Phenological mismatches and the demography of solitary bees. *Proceedings of the Royal Society B*, **290**, 20221847.
- Vogel S. (1966). Parfümsammelnde bienen als bestäuber von orchidaceen und *Gloxinia*. *Österreichische Botanische Zeitschrift*, **113**, 302-361.
- Woodcock T.S., Larson B.M., Kevan P.G., Inouye D.W., Lunau K. (2014). Flies and flowers II: floral attractants and rewards. *Journal of Pollination Ecology*, **12**, 63-94.
- Zimmermann Y., Ramírez S.R., Eltz T. (2009). Chemical niche differentiation among sympatric species of orchid bees. *Ecology*, **90**, 2994-3008.

LEGENDAS DAS FIGURAS

Tabela 1. Médias e dos desvios padrões dos tipos florais de *Cryptanthus bahianus*, (flores estaminadas e hermafroditas) em diferentes indivíduos (n=30, para cada tipo floral) em Sairé, Pernambuco, Brasil.

Tabela 2. Medidas das distâncias euclidianas entre as estruturas analisadas de *Cryptanthus bahianus* em Sairé, Pernambuco, Brasil, no modelo hexagonal para visão de abelha.

Tabela 3. Resultado dos diferentes tratamentos para investigar o sistema reprodutivo de *Cryptanthus bahianus*, em Sairé, Pernambuco, Brasil, indicando número de flores hermafroditas utilizadas para cada tratamento, número de frutos formados e consequentemente o sucesso reprodutivo (SR).

Tabela 4. Listagem e contribuição relativa dos compostos orgânicos voláteis florais (COVs) emitidos por flores em amostras headspace de flores de *Cryptanthus bahianus* (n=10). * Identificação baseada em padrões autênticos.

Tabela 5. Compostos químicos presentes nas flores de *Cryptanthus bahianus* encontrados a partir da lavagem das pétalas em solução de hexano (n=5flores/15pétalas por amostra). * Identificação baseada em padrões autênticos.

Figura 1: *Cryptanthus bahianus* (A) Indivíduo com botões emergindo na área central e apical da inflorescência, (B) Flores próximas ao final da antese, murchas e começando a fechar, e (C) Inflorescência com os dois tipos de flores, estaminadas e hermafroditas.

Figura 2: Espectro de cores das estruturas florais de *Cryptanthus bahianus*, Sairé, Pernambuco, Brasil. Em cada um dos espectros, a linha do meio indica a refletância média e as áreas sombreadas representam o desvio padrão (DP): (A) Curvas de reflectância das estruturas florais nas flores estaminadas (B) e nas flores hermafroditas; (C) Modelo hexagonal para visão de abelhas aplicado às partes principais das flores estaminadas e hermafroditas de *C. bahianus*.

Figura 3: Polinizadores e visitantes florais de *Cryptanthus bahianus*: (A) *Eulaema nigrita*, (B) *Apis mellifera*, (C) fêmea de *Euglossa sp1*, (D) macho de *Euglossa sp2*, (E) *Trigona spinipes*, (F) *Euptoieta hegesia*, (G) Representante não identificado da ordem Lepidoptera, e (H) Representante não identificado da ordem Diptera.

Figura 4: Registro gráfico da frequência de visitas da população de *Cryptanthus bahianus* em 1m² de área com plantas em floração, durante o período de 6h00-12h00, em Sairé, Pernambuco, Brasil.

Figura Suplementar 1: Flores hermafroditas (A-C) e estaminadas (E-G) de *Cryptanthus bahianus* após imersão em solução de vermelho neutro para identificação da presença de osmóforos.

FIGURAS



Figura 1: *Cryptanthus bahianus* (A) Indivíduo com botões emergindo na área central e apical da inflorescência, (B) Flores próximas ao final da antese, murchas e começando a fechar, e (C) Inflorescência com os dois tipos de flores, estaminadas e hermafroditas.

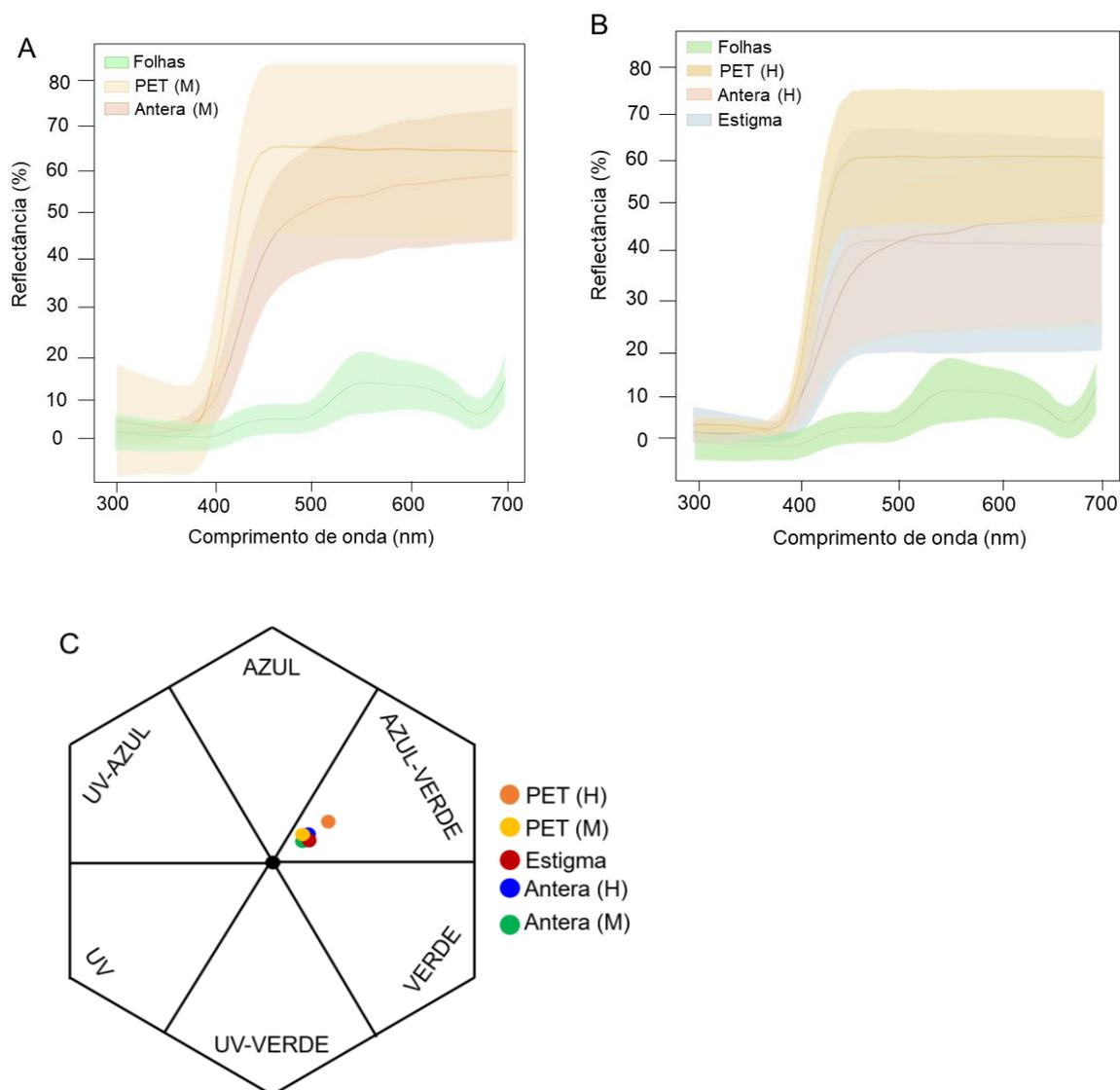


Figura 2: Espectro de cores das estruturas florais de *Cryptanthus bahianus*, Sairé, Pernambuco, Brasil. Em cada um dos espectros, a linha do meio indica a refletância média e as áreas sombreadas representam o desvio padrão (DP): (A) Curvas de reflectância das estruturas florais nas flores estaminadas (B) e nas flores hermafroditas; (C) Modelo hexagonal para visão de abelhas aplicado às partes principais das flores estaminadas e hermafroditas de *C. bahianus*.



Figura 3: Polinizadores e visitantes florais de *Cryptanthus bahianus*: (A) *Eulaema nigrita*, (B) *Apis mellifera*, (C) fêmea de *Euglossa sp1*, (D) macho de *Euglossa sp2*, (E) *Trigona spinipes*,

(F) *Euptoieta hegesia*, (G) Representante não identificado da ordem Lepidoptera, e (H) Representante não identificado da ordem Diptera.

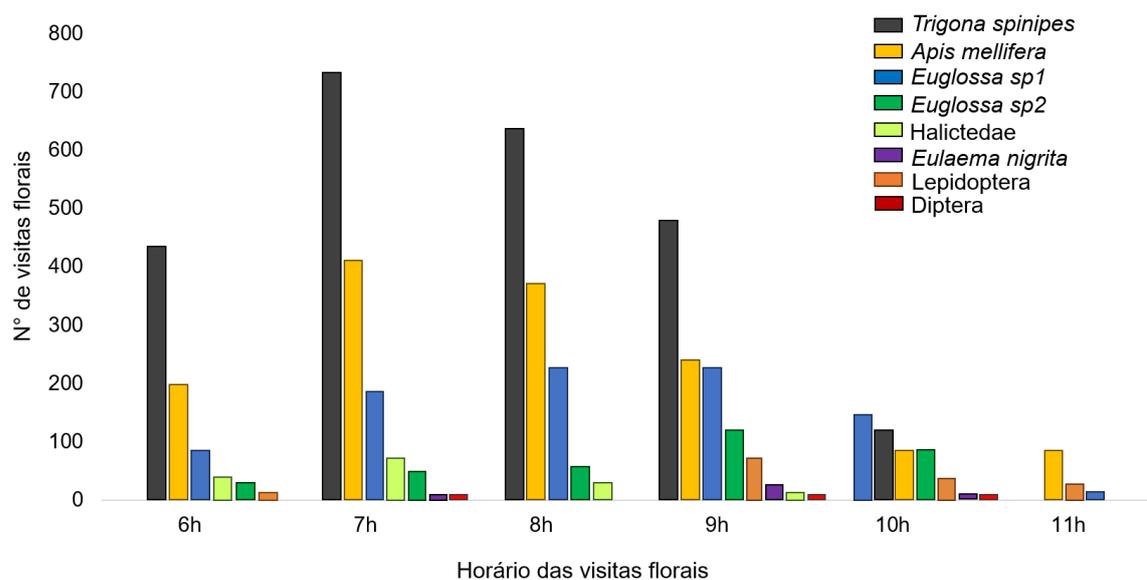


Figura 4: Registro gráfico da frequência de visitas da população de *Cryptanthus bahianus* em 1m² de área com plantas em floração, durante o período de 6h00-12h00, em Sairé, Pernambuco, Brasil.

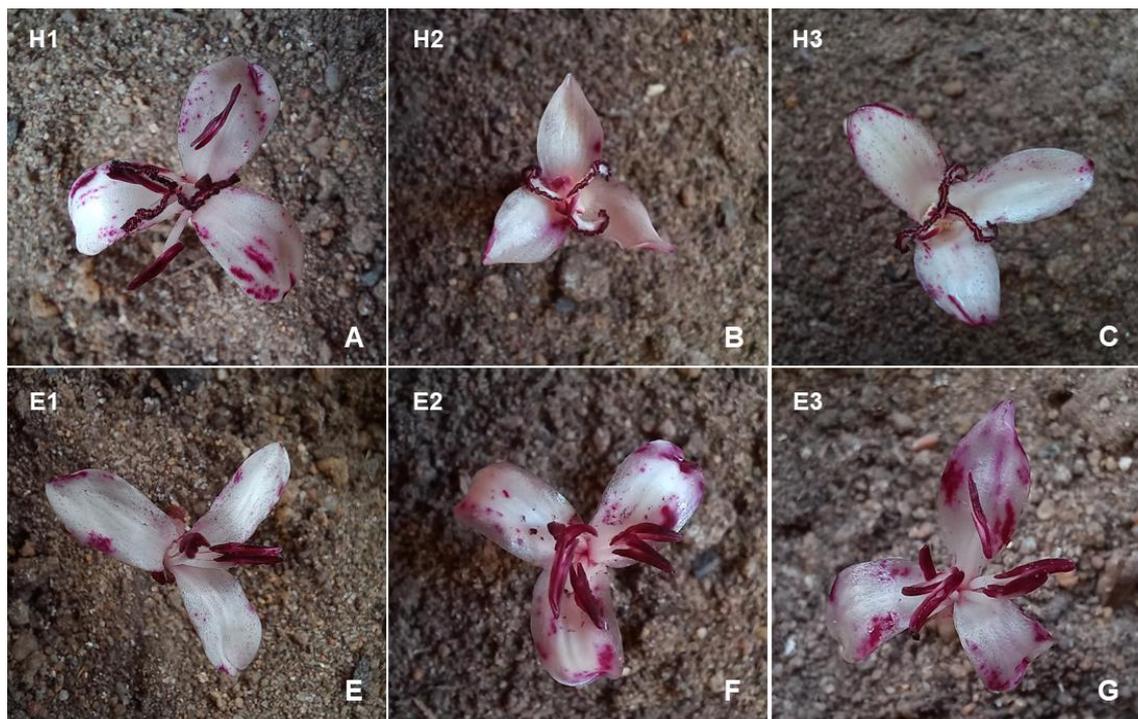


Figura Suplementar 1: Flores hermafroditas (A-C) e estaminadas (E-G) de *Cryptanthus bahianus* após imersão em solução de vermelho neutro para identificação da presença de osmóforos.

TABELAS

Tabela 1. Médias e dos desvios padrões dos tipos florais de *Cryptanthus bahianus*, (flores estaminadas e hermafroditas) em diferentes indivíduos (n=30, para cada tipo floral) em Sairé, Pernambuco, Brasil.

Atributos morfológicos florais	Flores Estaminadas	Flores Hermafroditas
Abertura da corola	2,04 ± 0,34 cm	2,54 ± 0,42 cm
Altura da flor	3,26 ± 0,41 cm	3,62 ± 0,38 cm
Altura dos filetes	0,9 ± 0,22 cm	0,94 ± 0,13 cm
Comprimento das anteras	0,42 ± 0,08 cm	0,47 ± 0,05 cm
Comprimento das pétalas	1,38 ± 0,19 cm	1,66 ± 0,23 cm
Largura das pétalas	0,47 ± 0,08 cm	0,54 ± 0,08 cm
Comprimento das sépalas	2,15 ± 0,26 cm	2,47 ± 0,27 cm
Altura do estilete	-	1,55 ± 0,26 cm
Comprimento do estigma	-	0,54 ± 0,11 cm
Diâmetro do ovário	-	0,47 ± 0,08 cm
Número de óvulos	-	53 ± 8 óvulos

Tabela 2. Medidas das distâncias euclidianas entre as estruturas analisadas de *Cryptanthus bahianus* em Sairé, Pernambuco, Brasil, no modelo hexagonal para visão de abelha.

Ponto A – Inicial	Ponto B -Final	Distância euclidiana
Pétala (hermafrodita)	Folhas (plano de fundo)	0,30
Pétala (estaminada)	Folhas (plano de fundo)	0,17
Estigma	Folhas (plano de fundo)	0,17
Antera (hermafrodita)	Folhas (plano de fundo)	0,18
Antera (estaminada)	Folhas (plano de fundo)	0,18
Pétala (estaminada)	Pétala (hermafrodita)	0,13
Estigma	Pétala (hermafrodita)	0,13
Antera (hermafrodita)	Pétala (hermafrodita)	0,12
Antera (estaminada)	Pétala (hermafrodita)	0,14
Estigma	Pétala (estaminada)	0,00
Antera (hermafrodita)	Pétala (estaminada)	0,01
Antera (estaminada)	Pétala (estaminada)	0,01
Antera (hermafrodita)	Estigma	0,01
Antera (estaminada)	Estigma	0,01
Antera (hermafrodita)	Antera (estaminada)	0,02

Tabela 3. Resultado dos diferentes tratamentos para investigar o sistema reprodutivo de *Crypthantus bahianus*, em Sairé, Pernambuco, Brasil, indicando número de flores hermafroditas utilizadas para cada tratamento, número de frutos formados e consequentemente o sucesso reprodutivo (SR).

Tratamentos	Flores hermafroditas (n)	Frutos formados (n)	Sucesso reprodutivo (%)
Agamospermia	30	0	0%
Autopolinização Espontânea	30	0	0%
Autopolinização Manual	30	0	0%
Polinização Cruzada (flores estaminadas como doadoras)	30	24	80%
Polinização Cruzada (flores hermafroditas como doadoras)	30	28	93%
Controle	30	27	90%

Tabela 4. Listagem e contribuição relativa dos compostos orgânicos voláteis florais (COVs) emitidos por flores em amostras headspace de flores de *Cryptanthus bahianus* (n=10). * Identificação baseada em padrões autênticos.

Compostos	IR	% Média ± DP
Álcool benzílico	1036	24.57 ± 16.62
Acetato de benzila	1165	1.18 ± 3.75
(Z)-3-Metil-4-ácido decenóico	1340	32.01 ± 23.22
Dauceno	1383	0.29 ± 0.61
(E)-3-Metil-4-ácido decenóico	1394	38.91 ± 17.55
Álcool homovanílico	1534	1.54 ± 4.86
Composto não identificado ¹	1936	0.69 ± 0.38
Composto não identificado ²	1983	0.42 ± 1.33
Composto não identificado ³	2405	0.18 ± 0.57
Composto não identificado ⁴	2509	0.21 ± 0.68

Tabela 5. Compostos químicos presentes nas flores de *Cryptanthus bahianus* encontrados a partir da lavagem das pétalas em solução de hexano (n=5flores/15pétalas por amostra). * Identificação baseada em padrões autênticos.

Compostos	IR	% Média ± DP
<i>n</i> -Heneicosano	2,100	5.08 ± 1.51
<i>n</i> -Docosane	2,200	1.21 ± 0.31
(Z)-9-Tricoseno	2,275	0.50 ± 0.14
1-Tricoseno	2,282	0.69 ± 0.19
<i>n</i> -Tricosano	2,300	14.43 ± 4.02
<i>n</i> -Tetracosano	2,400	1.08 ± 0.21
1-Pentacoseno	2,484	0.34 ± 0.26
<i>n</i> -Pentacosano	2,500	5.95 ± 1.59
<i>n</i> -Hexacosano	2,600	0.40 ± 0.18
1-Heptacoseno	2,685	0.69 ± 0.18
<i>n</i> -Heptacosano	2,700	3.28 ± 0.96
<i>n</i> -Octacosano	2,800	1.41 ± 0.25
1-Nonacoseno	2,886	6.30 ± 1.73
<i>n</i> -Nonacosano	2,900	9.61 ± 2.71
<i>n</i> -Triacontano	3,000	3.05 ± 0.91
1-Hentriaconteno	3,088	5.98 ± 1.54
<i>n</i> -Hentriacontane	3,100	14.69 ± 4.36
<i>n</i> -Dotriacontano	3,200	1.76 ± 0.42
1-Tritriaconteno	3,288	0.66 ± 0.10
<i>n</i> -Tritriacontano	3,300	2.18 ± 0.55
Composto não identificado ¹	2089	0.02 ± 0.05
Composto não identificado ²	2271	2.12 ± 0.86
Composto não identificado ³	2,472	0.70 ± 0.31
Composto não identificado ⁴	2,486	0.10 ± 0.22
Composto não identificado ⁵	2,493	0.24 ± 0.61
Composto não identificado ⁶	2,562	0.07 ± 0.15
Composto não identificado ⁷	2,674	0.76 ± 0.20
Composto não identificado ⁸	2,776	8.90 ± 18.80
Composto não identificado ⁹	2,877	1.75 ± 0.39

Composto não identificado ¹⁰	2,977	0.08 ± 0.17
Composto não identificado ¹¹	3,080	4.58 ± 0.98
Composto não identificado ¹²	3,210	0.16 ± 0.37
Composto não identificado ¹³	3,280	0.88 ± 0.15
Composto não identificado ¹⁴	3615	0.19 ± 0.63

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Nesta dissertação estudamos a biologia floral, bem como a ecologia química da polinização de *Cryptanthus bahianus* (Bromeliaceae), realizando protocolos que buscassem responder se essa espécie seria outro exemplar do gênero que ofertaria perfume floral como recurso aos polinizadores. Ao comparar as muitas características florais tais como, período de antese, morfologia floral, coloração das flores, volume e concentração de néctar, além do sistema reprodutivo de *C. bahianus* com dados de outros representantes de *Cryptanthus*, foi possível observar muitas similaridades, demonstrando que os atributos florais do gênero são conservados em muitos aspectos. No entanto, indo na contramão do que hipotetizamos, foi possível evidenciar que as flores de *C. bahianus* se enquadram na classificação de flores de néctar, uma vez que este é o recurso floral ofertado pela espécie estudada, diferente de outros representantes do gênero, que ofertam perfume floral para as abelhas machos euglossines além de néctar. Tal fato ficou ainda mais evidente após as análises de perfume floral da espécie estudada, já que dentre os compostos voláteis florais não foi encontrado diterpenos, como o copalol, diretamente responsáveis pela mediação da interação entre flores de perfume e abelhas macho da tribo Euglossini. Embora haja registro do álcool benzílico e acetato de benzila na listagem de compostos voláteis de *C. bahianus*, bem como de algumas espécies de flor de perfume, essa substância em questão parece ser fruto da via de síntese dos compostos principais, já que é comumente encontrado em diversas flores sejam elas “flores de perfume” ou não. Além disso, apesar de *C. bahianus* produzir compostos atrativos a machos euglossines, a quantidade relativa emitida desse composto provavelmente se encontra abaixo do necessário para atrair machos em busca de perfume. A falta de evidências sólidas nas amostras de odor, a ausência do comportamento estereotipado de coleta de perfume por parte de visitantes florais especializados (abelhas machos da tribo Euglossini), possibilita descartar *C. bahianus* como uma flor de perfume. Ademais, a posição mais basal de *C. bahianus* em relação a outras espécies congênicas que produzem perfume como recompensa sugere que a polinização por machos de euglossines é uma estratégia recente e derivada dentro do gênero. Finalmente, a dissertação amplia os conhecimentos acerca da biologia floral e reprodutiva do gênero em questão, e se faz essencial para melhor inferir a evolução da síndrome de flores de perfume no gênero *Cryptanthus*.

6 ANEXO A – NORMAS PARA PUBLICAÇÃO NO PERIÓDICO PLANT BIOLOGY

AUTHOR GUIDELINES

Editorial Policy

Plant Biology publishes research results from all fields of plant science. Manuscripts must be of general interest, not only addressed to a specialized readership. The journal encourages publications with an interdisciplinary approach.

Plant Biology accepts

1. Problem-oriented original research articles (maximum 9000 words)
 2. Problem-oriented short research articles (maximum five typeset pages)
 3. Concise review articles
 4. Viewpoints, i.e., comments on actual problems and provocative opinion articles.
 5. Short review articles (4,000 words excluding references and figures).
- Purely descriptive papers will not be accepted. The Editors welcome contributions from all over the world.

Preprints

Plant Biology will consider articles previously available on preprint servers. Authors may also post the submitted version of their manuscript to preprint servers at any time. Authors are requested to update any pre-publication versions with a link to the final published article.

Data Sharing and Data Accessibility

Plant Biology encourages authors to share the data and other artefacts supporting the results in the paper by archiving them in an appropriate public repository. Authors should include a data accessibility statement, including a link to the repository they have used, in order that this statement can be published alongside their paper.

Submission of Manuscripts

Please submit your manuscript online at [ScholarOne Manuscripts](#).

To submit a manuscript through ScholarOne Manuscripts, please follow these instructions:

1. If you do not yet have an account, go to <http://mc.manuscriptcentral.com/plabio> and click on 'Create Account'. You will then be sent a password by e-mail. If you already have an account, enter your user ID and password and click on 'Log In'. (Note: if necessary you can change your password under 'Edit My Account'.)
2. On the welcome page, click on 'Corresponding Author Center'.
3. You then reach the 'Author Center Dashboard', click on the star icon for manuscript submission.
4. Follow the steps 1-7 until manuscript submission is completed. The main document including title, abstract, key words (MS Word file), tables (MS Word files) and figures (*.eps, *.tif or *.jpg files) are loaded onto the system as individual files. The text should be written double spaced and with line numbering. (Note: you may also interrupt the

online submission and continue at a later time.) Authors are encouraged to provide additional information as Supporting Information that will be accessible online.

5. Fast-Track Publication: *Plant Biology* offers special handling of manuscripts that have been rejected from very high-level journals. Authors are encouraged to enclose the original manuscript, the reviews plus the comments from the editor, and the revised manuscript of previously reviewed manuscripts to expedite their handling as your manuscript may be accepted based on the previous reviews. Please also include a letter with a point by point response to the concerns raised by the reviewer(s). You will receive a final decision from the Managing Editor within a few days of submitting manuscripts with reviews.

6. Authors should address the following points in their cover letter. 1. What are the aims and hypothesis of their paper?; 2. What new achievements or innovations do they present?; 3. What is the general significance of their paper and why is it timely?

7. Submission of your manuscript will be confirmed by an e-mail that will give you the 'Manuscript ID Number'. Please refer to this number in all correspondence with the editorial office. With your submission, you guarantee that all co-authors agree with the submission of the manuscript.

Should you encounter difficulties submitting a manuscript to ScholarOne Manuscripts, please contact the editorial office by e-mail at annette.schlierenkamp@ctp.uni-freiburg.de. Help is also available on the introductory page of ScholarOne Manuscripts in the form of an 'Online User's Guide'. To access the guide, click on 'Get Help Now' in the top right-hand corner.

Online production tracking is now available for your article through Wiley's Author Services

Author Services enables authors to track their article - once it has been accepted - through the production process to publication online. Authors can check the status of their articles online and choose to receive automated e-mails at key stages of production. The author will receive an e-mail with a unique link that enables them to register and have their article automatically added to the system. Please ensure that a complete e-mail address is provided when submitting the manuscript. Visit <http://authorservices.wiley.com/bauthor> for more details on online production tracking and for a wealth of resources including FAQs and tips on article preparation, submission and more.

Conditions for Publication

Research articles may be submitted that have not been published previously, even as a summary. Concise presentation is required. Although the non-specialist reader should be kept in mind when abstracts, introductions and discussions are written, lengthy review type introductions and speculative discussions should be avoided. Experimental methods should be explained in detail except for standard procedures. Diffuse and repetitive style should be avoided. Illustrations and tables should be limited to the truly essential material.

Plant Biology preferentially publishes **short research articles** (five typeset pages maximum) that will be reviewed with high priority.

Concise review articles that synthesize the state of the art in an original way are highly desirable for this journal.

Viewpoint contributions should contain brief comments on an actual problem (2-3 typeset pages).

Short review articles should be 4,000 words in length excluding references and figures.

CrossCheck for plagiarism: All submissions will be run through CrossCheck to identify any plagiarism. If an author is found to have plagiarized all or parts of his or work, the author's institute will be notified of the breach of scientific conduct.

Article Preparation Support

[Wiley Editing Services](#) offers expert help with English Language Editing, as well as translation, manuscript formatting, figure illustration, figure formatting, and graphical abstract design – so you can submit your manuscript with confidence. Also, check out our resources for [Preparing Your Article](#) for general guidance about writing and preparing your manuscript

Length of Papers

Papers should not exceed 8 printed pages. One typeset page in the journal (without figures and tables, with about 3 subheads and paragraphs) usually contains roughly 6200 characters. The number of figures plus tables should not exceed 9 (usually not more than 4 sub-figures) and should be factored into the page count, as should the reference list. Appendices will be published as Supporting Information rather than in the main text.

References: About 40 to 50 references usually fill one printed page.

Supporting Information: Authors are encouraged to provide additional materials as Supporting Information that will be accessible online. Please identify the Supporting Information as such and include appropriate figure and table captions at the end of the manuscript.

Page Charges: Original research papers longer than the guidelines given above when in proof are subject to a page charge at a rate of €125 per page above the 8-page limit (first 8 pages are free of charge). An invoice will be sent to authors for these charges upon publication of their article in an issue. Review articles are excluded from this rule. Waiving of page charge will not be accepted.

Arrangement

Research articles

Title page: The first page of each paper should indicate: The title, the authors' names and affiliations, a short title for use as running head, the name, address, e-mail address, phone and fax number of the corresponding author, 3 to 7 keywords, and a one-sentence summary of the key message of the paper.

Abbreviation: List with abbreviations where appropriate.

Abstract: The abstract must be usable as a stand-alone document and must not exceed 250 words. For all papers submitted from 2016 onwards, a structured abstract is required using four bullet points to indicate (1) the research conducted including its rationale, (2) central methods applied, (3) key results, and (4) main conclusions including key points of discussion. It should not contain citations of other papers. For reviews, bullet points do not apply.

The following sections cover the usual contents: Introduction, Materials and Methods, Results, Discussion, Acknowledgements, References (see below), Tables (see below), Figure legends (see below), Illustrations (see below).

In Materials and Methods, Results and Discussion subheadings are possible. If an author chooses to combine sections Results and Discussion, an additional section Conclusions can be added, but this must be brief.

Concise review articles

Choose subheadings as appropriate but do not use a numbering system. Title page, Key words, Abstract and other items as for full length papers.

Tables

Tables must be serially numbered in Arabic numerals and each must carry a brief descriptive heading. Tables reproduced from other publications must state their precise source. Only signs that can be typeset should be used in the tables and legends. Please provide Tables in Word and include them at the end of the manuscript after the References, each on a separate page. Refrain from using both tables and graphs to demonstrate the same results.

Figures and Graphics

Electronic artwork

It is essential that all artwork is provided in electronic format. Please save vector graphics (e.g. line artwork) in Encapsulated Post-script (EPS) format, and bitmap files (e.g. half-tones) in Tagged Image Format (TIFF). The journal does not accept figures in PDF format.

Please do not embed any tables and/or figures in the text document.

If you should encounter difficulties upon submitting figures and graphics, please contact the editorial office by e-mail under annette.schlierenkamp@ctp.uni-freiburg.de or by telephone under ++ 49/(0)761/203-8300.

References

The list of references must include all (but no additional) references quoted. A maximum of 100 references are allowed. Arrange references alphabetically according to author name, not chronologically. The name of the journals containing the cited papers should be given in full. Town/city and country names should be provided for non-journal refs.

Each article reference should be given as in the following example:

Alfano J.R., Collmer A. (2004) Type III secretion system effector proteins: double agents in bacterial disease and plant defence. *Annual Review Phytopathology*, **42**, 385–414.

Books or other non-serial publications which are quoted in the references must be cited as follows: Gage J.D., Tyler P.A. (1991) *Deep-sea Biology: A Natural History of Organisms at the Deep-sea Floor*. Cambridge University Press, Cambridge, UK: 504 pp.

Lester R.N., Hasan S.M.Z. (1991) Origin and domestication of the brinjal eggplant, *Solanum melongena*, from *S. incanum*, in Africa and Asia. In: Hawkes J.G., Lester R.N., Nee M., Estrada N. (Eds), *Solanaceae III: Taxonomy, Chemistry, Evolution*. Royal Botanic Gardens, Kew; London, UK: 369-387.

Articles not yet published may only be cited if they have definitely been accepted for publication. They must be denoted by the expression 'in press'.

We recommend the use of a tool such as EndNote or Reference Manager for reference management and formatting.

Data Citations

In recognition of the significance of data as an output of research effort, Wiley has endorsed the FORCE11 Data Citation Principles and is implementing a mandatory data citation policy. *Plant Biology* requires data to be cited in the same way as article, book, and web citations and authors are required to include data citations as part of their reference list.

Data citation is appropriate for data held within institutional, subject focused, or more general data repositories. It is not intended to take the place of community standards such as in-line citation of GenBank accession codes.

When citing or making claims based on data, authors must refer to the data at the relevant place in the manuscript text and in addition provide a formal citation in the reference list. We recommend the format proposed by the Joint Declaration of Data Citation Principles:

[dataset] Authors; Year; Dataset title; Data repository or archive; Version (if any); Persistent identifier (e.g. DOI)

Graphical abstracts

Plant Biology is excited to offer Graphical Abstracts to authors to introduce and expand on their research in a more visual and dynamic way. Upon acceptance of the manuscript, the authors should be prepared to submit a self-explanatory graphical abstract to the editorial office and to deposit the original data in a data repository or archive and provide the persistent identifier (eg DOI). This is an essential requirement before the manuscript can be forwarded to production.

o Instructions on how to submit a Graphical Abstract:

Immediately after acceptance of a manuscript, the authors should:

- prepare a .doc file which includes:
 - the article title;
 - the authors' names (corresponding author indicated by an asterisk); and
 - a 1-sentence summary (maximum 200 characters) summarizing the key findings presented in the paper.
- Submit a figure that:
 - best represents the scope of the paper;
 - o is in .tiff or .eps file formats;
 - o is within the dimensions of 50mm x 60mm; and
 - o has a minimum resolution of 300 dpi.
- Avoid graphs and other figures with fine detail due to the relatively small size of this image.
- Entitle the .doc file and figure file 'Graphical Abstract' and upload to ScholarOne Manuscript (S1M) during the manuscript submission process.

Without this information the manuscript will not be forwarded to production.

Units

Plant Biology will follow the system of SI units (Système International d'Unités). Within a given paper chosen units must be uniform.

Abbreviation

Note that common abbreviations can be used without explanation. Others must be explained. In case of doubt always give an explanation. Use FW = fresh weight and DW = dry weight.

Scientific Names

Scientific names should be cited in their complete form when first mentioned with genus - species - authority - cultivar (cv.) or subspecies (ssp.) where appropriate. Latin names should be underlined or typed in italics. Subsequently the generic names should be abbreviated, but avoid confusion: e.g. use *A. comosus* if the only genus with a first letter A in your paper is *Ananas*; but use unambiguous abbreviations if you have more than one genus with the same first letter, e.g. *Ananas comosus*, *Aechmea nudicaulis* = *A. comosus*, *Ae. nudicaulis*, etc. Common names of organisms must be accompanied by the correct scientific name when first mentioned. For rare or exotic genera it may be useful to give the name of the family and/or higher taxon in brackets when first mentioned.

Copyright

Authors will be required to assign copyright of their paper to the German Society for Plant Sciences, Royal Botanical Society of the Netherlands and Wiley. Copyright assignment is a condition of publication and papers will not be passed to the publisher for production unless copyright has been assigned. (Papers subject to government or Crown copyright should tick relevant box on the form). The publishers will not refuse any reasonable request by authors for permission to reproduce their contributions to the journal.

Reprints

A PDF offprint of the online published article will be provided free of charge to the corresponding author, and may be distributed subject to the Publisher's terms and conditions. The corresponding author will be asked to provide up to seven email addresses for early distribution of a PDF offprint by the publisher. Paper offprints of the printed published article may be purchased if ordered via the method stipulated on the instructions that will accompany the proofs. Printed offprints are posted to the correspondence address given for the paper unless a different address is specified when ordered. Note that it is not uncommon for the printed offprints to take up to 8 weeks to arrive after publication of the journal. For further information please contact C.O.S. Printers PTe Ltd, 9 Kian Teck Crescent, Singapore 628875; Fax: +65 6265 9074; E-mail: offprint@cosprinters.com.

Author material archive policy

Please note that unless specifically requested, the Publisher will dispose of all hardcopy or electronic material submitted 2 months after publication. If you require the

return of any material submitted, please inform the editorial office or production editor as soon as possible after the final decision about publication.

Production

You will receive a proof of your article approximately 4 weeks after acceptance. The proof will contain instructions on how to return corrections and answers to the queries listed at the end of the proof.

Article Promotion Support for Plant Biology Authors

Wiley Editing Services offers professional video, design, and writing services to create shareable video abstracts, infographics, conference posters, lay summaries, and research news stories for your research – so you can help your research get the attention it deserves.