



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO**  
**CENTRO ACADÊMICO DE VITÓRIA**

**Cristina Adriane de Souza Pontes**

**INTERFERÊNCIA DE PÓLEN EXÓGENO EM UM SISTEMA DE POLINIZAÇÃO  
ESPECIALIZADO: O CASO DE *JACARANDA RUGOSA* A. H. GENTRY  
(BIGNONIACEAE)**

**Vitória de Santo Antão**

**2017**



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO**  
**CENTRO ACADÊMICO DE VITÓRIA**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM SAÚDE HUMANA E MEIO AMBIENTE**

**Cristina Adriane de Souza Pontes**

**INTERFERÊNCIA DE PÓLEN EXÓGENO EM UM SISTEMA DE POLINIZAÇÃO  
ESPECIALIZADO: O CASO DE JACARANDA RUGOSA A. H. GENTRY  
(BIGNONIACEAE)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Saúde Humana e Meio Ambiente da Universidade Federal de Pernambuco como requisito para obtenção do título de Mestre em **Saúde Humana e Meio Ambiente.**

Orientadora: Prof. Dra. Tarcila Correia de Lima Nadia  
Coorientadora: Profa. Dra. Isabel Cristina Machado

**Vitória de Santo Antão**  
**2017**

Catálogo na Fonte  
Sistema de Bibliotecas da UFPE. Biblioteca Setorial do CAV.  
Bibliotecária Jaciane Freire Santana, CRB4/2018

P814i Pontes, Cristina Adriane de Souza  
Interferência de pólen exógeno em um sistema de polinização especializado:  
o caso de jacaranda rugosa A. H. Gentry (Bignoniaceae) / Cristina Adriane de  
Souza Pontes. - Vitória de Santo Antão, 2017.  
66 folhas; il., color.

Orientadora: Tarcila Correia de Lima Nadia.  
Coorientadora: Isabel Cristina Machado  
Dissertação ( Mestrado em Saúde Humana e Meio Ambiente) - Universidade  
Federal de Pernambuco, CAV, Programa de Pós-Graduação em Saúde Humana e  
Meio Ambiente, 2020.  
Inclui referências.

1. Especialização floral. 2. Pólen interespecífico. 3. Abelha. I. Nadia,  
Tarcila Correia de Lima (Orientadora). II. Machado, Isabel Cristina  
(Coorientadora). III. Título.

570.07 CDD (23.ed.)

BIBCAV/UFPE-034/2020

**CRISTINA ADRIANE DE SOUZA PONTES**

**INTERFERÊNCIA DE PÓLEN EXÓGENO EM UM SISTEMA DE POLINIZAÇÃO  
ESPECIALIZADO: O CASO DE JACARANDA RUGOSA A. H. GENTRY  
(BIGNONIACEAE)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação Saúde Humana e Meio Ambiente da Universidade Federal de Pernambuco, Centro Acadêmico de Vitória, como requisito para a obtenção do título de Mestre em Saúde Humana e Meio Ambiente.

Aprovado em: 24/08/2017

**BANCA EXAMINADORA**

---

Prof. Dra. Tarcila Correia de Lima Nadia (Orientadora)  
Universidade Federal de Pernambuco

---

Prof. Dr. Artur Maia Wanderley (Examinador Interno)  
Universidade Federal de Pernambuco

---

Prof. Dr. Paulo Milet-Pinheiro (Examinador Externo)  
Universidade Federal de Pernambuco



À minha mainha (In memoriam)

Mulher de uma força inigualável,

ensinava com seu exemplo.

## AGRADECIMENTOS

Ao autor e consumidor da minha fé, que esteve comigo em todos os momentos difíceis, me orientando, me guiando, me ajudando a superar cada obstáculo e mostrando sempre um novo caminho a seguir, e em momentos em que eu pensava que não havia mais saída... Ele fazia tudo novo! Toda a honra e toda glória, ao Senhor Jesus Cristo, sem Ele, a realização desse trabalho não seria possível.

Aos meus pais, Marcos e Valdineis (*In Memoriam*), expresso toda a minha gratidão pelo amor, educação, força, princípios adquiridos ao longo de uma vida, e principalmente por compreender a minha ausência em decorrência de atividades e compromissos diários.

Ao meu esposo Antônio, e meus filhos Álef e Archiley, que sempre me incentivaram a prosseguir, me apoiando em cada passo, cada degrau a ser alcançado.

À Prof. Dra. Tarcila Correia de Lima Nadia, minha Orientadora, a quem tenho muita admiração e respeito, que me ajudou a superar medos e vencer desafios, agradeço pelos ensinamentos, pela confiança depositada e principalmente pela paciência durante a construção desse trabalho.

À Prof. Dra. Isabel Cristina Machado, minha Co-Orientadora, agradeço por me receber no laboratório de Biologia Floral e estar sempre presente quando precisei, agradeço também pela credibilidade, paciência e ensinamentos.

Ao Dr. Paulo Milet-Pinheiro, pela solicitude na identificação das abelhas, colaboração valiosa para a conclusão desse trabalho.

Ao Laboratório de Biodiversidade do Centro Acadêmico de Vitória, da Universidade Federal de Pernambuco pela infraestrutura disponibilizada.

À FACEPE (Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia de Pernambuco), pelo apoio financeiro.

Enfim, ao M.Sc. Arthur Domingos de Melo, por se mostrar sempre solícito na realização das análises estatísticas, paciência e ajuda no trabalho de campo; especialmente aqueles realizados nas madrugadas geladas da Chapada de São José (Serrinha) no PARNA Catimbau.

## RESUMO

A especialização floral é uma estratégia utilizada por algumas plantas para garantir eficiência na interação com seus polinizadores. As flores bilabiadas do gênero *Jacaranda* têm-se desenvolvido para evitar a perda de pólen por abelhas coletoras de pólen e garantir maior precisão na transferência de pólen. Esse trabalho buscou conhecer a morfologia floral de *Jacaranda rugosa* e identificar possíveis interferências de pólen interespecífico na polinização dessa espécie vegetal. O trabalho foi desenvolvido entre os meses de março de 2015 a fevereiro de 2017, no Parque Nacional do Catimbau, Buíque, Pernambuco, Brasil. *Jacaranda rugosa* A. H. Gentry (Bignoniaceae) é uma espécie rara e endêmica do Nordeste brasileiro, suas flores possuem uma curvatura na parte superior da corola que permite a transferência de pólen no dorso do polinizador. A especialização morfológica de suas flores foi testada nesse trabalho como um atributo eficiente que garante maior precisão na transferência de pólen. Para tanto, analisamos em conjunto os atributos florais, bem como em detalhe o atributo de ajuste ao polinizador, por meio da exposição do display floral, medidas de espectrofotometria, medidas de *headspace* dinâmico, e a acurácia na transferência de pólen. Avaliamos a eficiência do sistema, medindo o sucesso reprodutivo através de experimentos de polinização e análise de pólen nos estigmas, visando quantificar o pólen interespecífico que chega aos estigmas de *Jacaranda rugosa* no ambiente natural. Por fim, verificamos o efeito dessa deposição para a espécie. Concluímos que o estaminódio de *J. rugosa* é o centro morfológico da flor, e atua como uma estrutura multifuncional na polinização de *J. rugosa*, indicando, que a morfologia floral especializada de *Jacaranda rugosa* restringe o acesso às estruturas reprodutivas sendo eficiente na redução de pólen interespecífico.

**Palavras-chave:** Especialização. Pólen interespecífico. Abelha.

## ABSTRACT

Floral specialization is a strategy used by some plants to ensure efficiency in interaction with their pollinators. The bilayer flowers of the genus *Jacaranda* have been developed to avoid the loss of pollen by pollen collecting bees and to guarantee greater precision in the transfer of pollen. This work sought to know the floral morphology of *Jacaranda rugosa* and to identify possible interferences of interspecific pollen in the pollination of this vegetal species. The work was developed in the period from March 2015 to February 2017, in the Catimbau National Park, Buíque, Pernambuco, Brazil. *Jacaranda rugosa* A. H Gentry (*Bignoniaceae*) is a rare and endemic species of Brazilian Northeast, its flowers have a curvature in the upper part of the corolla that allows the transfer of pollen on the back of the pollinator and the staminode causes the reduction of the space inside the floral tube, Favor the contact of the bees with the reproductive organs. The morphological specialization of its flowers was tested in this work as an efficient attribute that guarantees greater precision in the transfer of pollen. For this, the behavior of the floral visitors was registered, the morphometry of *Jacaranda rugosa* flowers was performed; Pollen analysis of the pollen grains deposited on the pollinators body and *Jacaranda rugosa* stigmas; Manual pollination experiments (natural, cross, mixed); Distance from reproductive structures to the site of pollen deposition on the bee's body. The results showed that Centris bees had a higher frequency of visits to *Jacaranda rugosa* flowers followed by Euglossa; Staminodes act as a pathway for trichomes, which terminate at the height of reproductive structures; There was no equivalence between the distances of the reproductive structures and the place of deposition of pollen in the body of the bee; The floral morphology of *Jacaranda rugosa* showed to be an efficient specialized system against the deposition of interspecific pollen.

**Keywords:** Specialization. Interspecific pollen. Bee.

## LISTA DE FIGURAS

- Figura1. Fenologia reprodutiva de *Jacaranda rugosa* durante no período de agosto de 2015 a julho de 2016, na Chapada de São José (Serrinha), Parque Nacional do Catimbau, Buíque/Pernambuco, Brasil .....32
- Figura 2. Coloração das flores de *Jacaranda rugosa* (Bignoniaceae) em área de Caatinga, PARNA Catimbau – PE, Brasil.. .....34
- Figura 3. **M**orfologia floral e acurácia na deposição de pólen de *Jacaranda rugosa* (Bignoniaceae) no corpo de abelhas polinizadoras. ....36

## LISTA DE TABELAS

|                                                                                                                                                                      |    |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Tabela 1. Estatísticas circulares sobre a sazonalidade na fenologia de <i>Jacaranda rugosa</i> (Bignoniaceae) no Parque Nacional do Catimbau, Brasil .....           | 33 |
| Tabela 2. Compostos voláteis emitidos pela corola e estaminódio de <i>Jacaranda rugosa</i> .....                                                                     | 35 |
| Tabela 3. Morfometria e relações entre medidas de estrutura floral de <i>Jacaranda rugosa</i> (Bignoniaceae) no Parque Nacional Catimbau, Brasil.....                | 37 |
| Tabela 4. Acurácia reprodutiva das estruturas reprodutivas de <i>Jacaranda rugosa</i> (Bignoniaceae).....                                                            | 38 |
| Tabela 5. Efeito da inacurácia das abelhas sobre a capacidade de remoção do pólen de <i>Jacaranda rugosa</i> (Bignoniaceae).....                                     | 39 |
| Tabela 6. Componentes femininos do sucesso reprodutivo nos níveis de deposição de grãos de pólen e formação de frutos de <i>Jacaranda rugosa</i> (Bignoniaceae)..... | 40 |

## SUMÁRIO

|                                 |    |
|---------------------------------|----|
| 1 INTRODUÇÃO.....               | 12 |
| 2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA.....    | 14 |
| 3 OBJETIVOS.....                | 19 |
| 3.1 Objetivos gerais.....       | 19 |
| 3.2. Objetivos específicos..... | 19 |
| 4 ARTIGO.....                   | 20 |
| REFERÊNCIAS.....                | 61 |



## 1 INTRODUÇÃO

As interações planta-polinizador envolvem diferentes definições que são atribuídas às interações generalistas e especialistas. A especialização floral, como classificada por Ollerton et al.(2007), pode ser compreendida por um aspecto da biologia e ecologia da flor, além de sua interação com os polinizadores. Ou seja, na visão dos autores, um sistema “especializado” ou “generalizado” pode envolver interações ecológicas (referindo-se ao número permanente de interações entre a planta e seus polinizadores), interações funcionais (referindo-se à diversidade de polinizadores que interagem com a planta que não são relacionados filogeneticamente, mas são semelhantes na morfologia e no comportamento), e características fenotípicas, esta última referindo-se às adaptações florais como período de floração, horário de antese, simetria floral, aroma, recompensas (tecidos florais, secreções do estigma, néctar, pólen, óleo), guia de néctar, apresentação secundária de pólen, mecanismo de polinização explosiva, glândulas de óleo, produção de resina, cálice e corola carnosos que forma uma de câmara de polinização, etc. As flores com especializações fenotípicas podem atrair um espectro estreito de visitantes florais e selecionar possíveis polinizadores, podendo ser entendida como uma estratégia para se evitar a retirada de grãos de pólen por visitantes que não irão transportá-lo até outro indivíduo da mesma espécie (JUNKER; BLÜTHGEN, 2010; RECH, et al., 2014). De modo particular, cada espécie vegetal busca atrair polinizadores para efetivar a polinização garantindo o sucesso reprodutivo da espécie. A atração para a polinização é uma estratégia utilizada pelas flores, de modo que, a diversificação floral é uma condição positiva que distingue os potenciais polinizadores, garantindo a planta sua preferência polinizadora, considerando que pilhadores também podem contribuir para a deposição imprópria de pólen (FUMERO- CABÁN; MELÉNDEZ-ACKERMAN, 2007; SANTOS et al., 2016). A diversificação e especializações das flores têm evoluído em resposta à polinização por animais (AIGNER, 2006), como as flores bilabiadas do gênero *Jacaranda*, caracterizadas pela polinização nototribica, devido à curvatura na parte superior da corola que permite a transferência de pólen no dorso do polinizador. Essas flores têm-se desenvolvido para evitar a perda de pólen por abelhas forrageando por este recurso e garantir maior precisão na transferência de pólen. Há registros que essa característica se desenvolveu várias vezes nas angiospermas, com destaque para Lamiales, ordem com maior número de espécies que possui flores labiadas (WESTERKAMP; CLABEN– BOCKHOFF, 2007).

A polinização nas angiospermas ocorre em detrimento da contaminação do vetor pelo pólen quando o animal visita as flores em busca de alimento. O pólen apresenta funções relevantes, por um lado, é o principal alimento de larvas de abelhas, e por outro lado, é o veículo que conduz o gametófito masculino da planta (WESTERKAMP, 1996). Diante do dilema de disponibilizar grãos de pólen como atrativo para os visitantes florais, e a responsabilidade de transporte de grãos que implica na perpetuação da espécie vegetal, algumas plantas evoluíram para evitar a exploração intensa de pólen por vetores que não irão realizar a polinização.

Milet-Pinheiro e Schlindwein (2009) realizaram um trabalho com a espécie *Jacaranda rugosa*, em que aborda a ecologia da polinização e o efeito de pilhadores de uma população de *Jacaranda rugosa* no Parque Nacional do Catimbau em Pernambuco. Para verificar o sistema reprodutivo de *Jacaranda rugosa*, os autores realizaram experimentos em campo e observaram que os visitantes florais de *Jacaranda rugosa* preferiam flores com a presença do estaminódio em vez de flores sem estaminódios, evidenciando que a presença dessa estrutura é notada pelas abelhas.

As flores de *Jacaranda rugosa* são polinizadas por abelhas e apresenta dois picos de floração, em abril-maio e em outubro-dezembro (MILET-PINHEIRO; SCHLINDWEIN, 2009a). Este último período coincide com o pico de floração das espécies melitófilas para a região (COSTA, 2013), podendo, dessa forma, haver partilha de vetores de pólen com outras espécies vegetais. Diante disso, decidimos investigar se a especialização floral (flores bilabiadas) de *Jacaranda rugosa*, associada a grupos de polinizadores, se torna eficaz contra a transferência de pólen interespecífico.

Portanto, decidimos testar a seguinte hipótese: A especialização fenotípica das flores de *Jacaranda rugosa* reduz a deposição de pólen interespecífico. Nós consideramos dois níveis de abordagens: A primeira envolve a caracterização de atributos florais, no qual determinamos o papel do estaminódio como atrativo visual e olfativo, bem como atributo de ajuste ao polinizador. Na segunda abordagem mensuramos a eficiência do sistema, medindo o sucesso reprodutivo através de experimentos de polinização e análise de pólen nos estigmas, para quantificar o pólen interespecífico que chega aos estigmas de *J. rugosa* no ambiente natural, e verificar o efeito dessa deposição para a espécie.

## 2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

### Interação planta-polinizador

A polinização em maior parte das angiospermas ocorre por agentes bióticos (OLLERTON et al., 2011) e desde o período cretáceo, os polinizadores iniciaram sua busca por alimentos em visita às flores, proporcionando a estas, um aumento no fluxo de pólen e consequentemente, um aumento na reprodução das espécies vegetais. Esse sucesso reprodutivo se dá através de visitas repetidas dos polinizadores que contatam as estruturas reprodutivas das flores, transferindo grãos de pólen das anteras de uma flor, para o estigma da mesma flor ou de outra flor da mesma espécie, caracterizando a polinização (CORBET et al., 1991).

A eficiência na polinização ocorre por meio da fertilização, que acontece quando grãos de pólen depositados no estigma da flor germinam e fertilizam o (s) óvulo (s) presente (s) no ovário da flor, e, quanto maior for o número de grãos de pólen viáveis e compatíveis no estigma, maior será a competição entre eles para fecundar o (s) óvulo (s) e maior será a percentagem de fertilização e taxa de formação de sementes (FREITAS, 1997a, b). O sucesso na transferência de pólen é essencial para reprodução e manutenção de uma população vegetal, devido às interações planta-polinizador que desempenham um papel significativo na manutenção da integridade funcional da maioria dos ecossistemas terrestres. Essas interações proporcionam às plantas maiores eficiências na polinização cruzada, tornando possíveis novas combinações genéticas e reforçando sua resiliência em condições inesperadas e evolução de suas populações (BARRETT, 2010).

### O paradoxo do pólen

A polinização ocorre em detrimento da contaminação dos visitantes florais pelo pólen quando o animal vai à busca do alimento. Para o visitante floral, o pólen tem um significado importante, por ser fonte de proteína e nitrogênio indispensável para alimentar as larvas, já para a planta, o pólen apresenta um significado importante na reprodução, por realizar o transporte dos gametófitos masculinos que irá proporcionar a subsistência da espécie vegetal (WESTERKAMP, 1996). Segundo o autor, o transporte dos gametas é realizado pelos visitantes florais sem que eles percebam, ou seja, a abelha transporta grãos de pólen de anteras que foram depositados em seu corpo para os estigmas de flores involuntariamente.

Sabendo que cada flor possui um número de grãos de pólen restrito, assim como o seu fornecimento, algumas flores evoluíram e desenvolveram estratégias para esconder o pólen da

percepção dos visitantes florais que realizam a absorção ativa de pólen que não serão destinados à polinização (WESTERKAMP, 1987). Então, por um lado, há a necessidade de apresentar o pólen como transporte de gametófitos para perpetuar a espécie, e por outro lado, as flores precisam ocultá-lo da presença de abelhas coletoras de pólen para reduzir o índice de exploração, embora o interesse das abelhas pelo pólen seja de fundamental importância para as flores (WESTERKAMP, 1996).

### Sistemas de polinização especializados

A especialização floral aumenta a precisão na transferência de grãos de pólen e diminui a atuação de antagonistas, evitando o desperdício de gametas por deposição imprópria dos mesmos (RECH et al., 2014). Os sistemas de polinização especializados passaram por um processo de evolução de características florais que favorecem as visitas por polinizadores e dificultam visitas por outros animais que não sejam os agentes de polinização mais eficientes (WILSON; THOMSON, 1996; AIGNER, 2004). De acordo com o princípio do polinizador mais efetivo (STEBINS, 1970), uma planta deve especializar-se no polinizador mais eficaz e mais abundante quando a disponibilidade deste é confiável, de forma que a especialização do sistema de polinização é uma vantagem para a planta, já que promove maior eficiência na polinização e fidelidade dos polinizadores, com consequente aumento no fluxo de pólen (JOHNSON; STEINER, 2000). Além disso, outra vantagem é que no sistema especializado, há um risco menor de interferência de pólen interespecífico na polinização, já que o sistema seleciona seus possíveis polinizadores efetivos.

Algumas interações especializadas são resultado de um processo de co-evolução (FEINSINGER, 1983) no qual a evolução de uma espécie influencia mudanças evolutivas em outra espécie. Espécies vegetais simpátricas podem competir por espaço, recurso, dispersão de sementes e por visitas de polinizadores (CAMPBELL; MOTTEN, 1985). Além disso, a recompensa floral tem uma importância fundamental na especialização, sobretudo, as diferentes recompensas químicas que causaram divergência das plantas em resposta a seleções geradas pelas diversas preferências nutricionais e reprodutivas dos polinizadores (FENSTER, 2004). Diante disso, algumas plantas evoluíram decorrentes de especializações e, através das modificações nos sistemas de polinização das espécies vegetais, desenvolveram-se as especializações ecológicas, funcionais e fenotípicas (OLERTON et al., 2007).

### Especialização Ecológica

A especialização ecológica se refere a uma única espécie de polinizador que interage com uma determinada espécie de planta (OLLERTON et al., 2007), como a orquídea malgaxe *Angraecum sesquipedale* Thouars que é polinizada por *Xanthopan morganii praedicta*, uma mariposa de probóscide longa o suficiente para acessar a câmara nectarífera da flor (DARWIN, 1862 a, b; WASSERTHAL, 1997; ARDITHI, et al., 2012). O estado de estreita especialização ecológica é extremamente raro (OLLERTON, 1996), porém algumas relações podem apresentar-se mais especializadas do ponto de vista ecológico se comparadas com outras existentes na mesma família, como é o caso da tribo *Stapelieae* (Asclepiadaceae) que é significativamente mais especializada do ponto de vista ecológico do que outras tribos da família (OLLERTON; LIEDE, 1997).

### Especialização Funcional

Na especialização funcional, as espécies vegetais são visitadas por polinizadores de um mesmo nível taxonômico (OLLERTON et al., 2007), como a interação entre as orquídeas *Satyrium pumilum* que emitem perfume floral pútrido de pequena intensidade atraindo moscas da família *Sarcophagidae*, reduzindo assim, a competição intraespecífica entre espécies de moscas de outras famílias que são atraídas à perfumes florais pútridos de grande intensidade (VAN DER NIET, 2011). Outro exemplo é o da espécie *Dalechampia fragrans*, por secretar fragância na superfície estigmática da flor (AMBRUSTER, 1992), atrai pelo menos, treze espécies de machos de euglossine que coletam perfume nas flores.

Os grupos funcionais de plantas e polinizadores podem exercer pressões seletivas recíprocas e ainda requisitar pré-adaptações para poder interagirem (FENSTER, 2004). A especialização funcional em termos de polinização por táxons específicos é explicada pelos aromas florais que imitam fontes de alimento, sítios de oviposição e local de acasalamento, os quais, juntamente com os traços morfológicos das flores, desempenham uma função importante na atração de polinizadores-alvo (HEIDUCK, et al., 2016).

### Especialização Fenotípica

A especialização fenotípica se refere às adaptações exibidas pela flor (OLLERTON et al., 2007) para atrair polinizadores potenciais e restringir a presença de visitantes florais que não irão realizar a polinização, como o observado em Vargas et al. (2010). Além desse, há vários registros na literatura de adaptações florais que evoluíram como resultados das interações entre a planta e seu polinizador e que contribuem para a polinização reduzindo a taxa de pólen interespecífico (SCHIEST et al., 1999; SINGER, 2002; SINGER et al., 2004;

BLANCO; BARBOZA, 2005; SCHIEST, 2005; CIOTEK et al., 2006; JERSÁKOVÁ et al., 2006; VEREECKEN, 2009; SCHIEST; COZZOLINO, 2009; ELLIS; JONHSON, 2010; PEAKALL et al., 2010; VEREECKEN et al., 2010; GASKETT, 2011; XU et al., 2012).

A especialização fenotípica pode ter surgido através de algumas competições entre as espécies vegetais para evitar a interferência polínica. Diante disso, algumas plantas evoluíram, decorrendo de especializações fenotípicas das flores, como uma estratégia para evitar a retirada de grãos de pólen por visitantes que não irão potencialmente transportá-lo até outro indivíduo da mesma espécie, evitando a perda de pólen (JUNKER; BLÜTHGEN, 2010; RECH, et al., 2014).

#### Interferência de pólen interespecífico

Plantas que convivem em uma mesma área e apresentam atributos florais semelhantes podem partilhar os mesmos vetores de pólen e, dessa forma, experimentar uma competição interespecífica por interferência de pólen interespecífico sobre o estigma da flor (CAMPBELL, 1985). Essa interferência polínica é um processo que limita a polinização, por ocorrer transferência de pólen entre espécies diferentes de plantas, cobrindo o estigma da flor e evitando que o pólen de uma planta da mesma espécie entre em contato com ele (DUFFY, STOUT, 2008). Nesse caso, será afetada tanto a espécie doadora, que perderá o pólen quando colocado sobre estigmas de outras espécies (MURCIA; FEINSINGER, 1996), como a espécie destinatária, que terá a fertilização de seus óvulos limitada devido ao congestionamento dos estigmas com pólen impróprio (CAMPBELL, 1985; MAUÉS, et al., 2013).

#### Família Bignoniaceae Juss. e o gênero *Jacaranda*

A família *Bignoniaceae* está representada por cerca de 100 gêneros e 860 espécies (FISCHER et al., 2004), distribuídas principalmente nas regiões tropicais e subtropicais do mundo (CAMARINHA et al., 2015), e são caracterizadas por árvores, arbustos ou trepadeiras (SANTOS et al., 2013). As bignoniáceas possuem grande diversidade no Brasil, com 32 gêneros e aproximadamente 391 espécies (LOHMANN, 2013). As bignoniáceas possuem um amplo espectro de polinizadores efetivos para dez diferentes tipos florais com morfologia distinta (GENTRY, 1974a, 1992). A família possui alto potencial econômico, com registros de espécies utilizadas na horticultura, culinária, artesanato, corantes em rituais religiosos, como recurso madeireiro e medicinal (GENTRY, 1992b). As flores são dispostas em

inflorescências axilares, terminais ou caulifloras, bissexuadas, zigomorfas, diclamídeas, gamossépala e com androceu composto por estames didínamos, epipétalos (CAMARINHA et al., 2015).

A família pertence à ordem Lamiales e sofreu grande diversificação estando correlacionada com a interação de grupos de polinizadores (ALCÂNTARA; LOHMAN, 2010). A polinização por abelhas de médio e grande porte (GENTRY, 1974 a, b; BITTENCOURT JR; SEMIR, 2006; YANAGIZAWA; MAIMONI-RODELLA, 2007), é predominante, embora também possa ser polinizada por aves e morcegos (LOPES et al., 2002, MACHADO; VOGEL, 2004). Algumas características presentes na família Bignoniaceae como flores com simetria zigomorfa, corola tubular e achatada dorso-ventralmente apontam para um sistema de polinização especialista, como mostra a especialização fenotípica descrita em *Tabebuia impetiginosa* (MILET-PINHEIRO, 2009) e em *Anemopaegma laeve* (CARVALHO et al., 2007).

*Jacaranda* Juss. é considerado um dos gêneros mais importantes da família Bignoniaceae com ampla distribuição nas regiões tropicais (MARTINS et al., 2008), e possui elevado valor ornamental devido à beleza de suas flores de cores exuberantes (EMER et al., 2011). Além disso, o gênero possui espécies que são utilizadas como fitoterápicos, como as espécies *Jacaranda caroba* (CARVALHO et al., 2008), *J. decurrens* (OLIVEIRA et al., 2003), *J. mimosaeifolia* (SUBRAMANIAN et al., 1973), *J. caucana* (OGURA et al., 1976, 1977) e *J. copaia* (TAYLOR et al., 2006).

A interferência polínica pode causar consequências ecológicas e evolutivas importantes (WASER, 1978a), visto que a polinização de plantas pode diminuir se houver a transferência de pólen interespecífico (RATHCKE, 1983, BORGES, 2017). Aqui apresentamos resultados da interação dos polinizadores com a flor, e como a especialização floral (caracterizando uma especialização fenotípica) de *Jacaranda rugosa* é fundamental para evitar a transferência de pólen interespecífico.

### 3 OBJETIVOS

#### 3.1 Objetivos gerais

Identificar possíveis interferências de pólen interespecífico na polinização de *Jacaranda rugosa* H. A Gentry (Bignoniaceae).

#### 3.2. Objetivos específicos

- Registrar as fenofases de *Jacaranda rugosa*;
- Realizar a morfometria das flores de *Jacaranda rugosa*;
- Listar as espécies de visitantes florais de *Jacaranda rugosa*;
- Fixar botões florais, confeccionar lâminas histológicas e realizar análise do pólen das espécies vegetais que ocorrem na mesma rota de forrageamento de *Jacaranda rugosa*, bem como, grãos de pólen depositados em áreas do dorso das abelhas visitantes às flores e analisar o conteúdo polínico;
- Realizar a extração de voláteis florais por meio da técnica de *headspace* dinâmico;
- Realizar medidas de espectrofotometria reflectância espectral das flores de *Jacaranda rugosa*;
- Realizar um experimento com manipulação do estaminódio e quantificação do *fitness* masculino;
- Realizar os tratamentos de polinização manual cruzada, mista e natural;
- Coletar estigmas de flores de diferentes indivíduos de *Jacaranda rugosa*, confeccionar lâminas histológicas dos grãos de pólen contidos nos estigmas e verificar se há deposição de pólen interespecífico;
- Indicar se há grãos de pólen interespecíficos nos estigmas de *Jacaranda rugosa*, se ocorre interferência polínica na polinização da espécie vegetal e identificar os vetores responsáveis pelo transporte de pólen interespecífico;
- Realizar análises estatísticas.

#### 4 ARTIGO

Manuscrito a ser submetido à Revista Flora

### ***Jacaranda rugosa* (Bignoniaceae) reúne atributos morfofisiológicos em uma especialização funcional da polinização de Apidae**

Pontes, C. A. S<sup>ab</sup>, Domingos-Melo, A<sup>b</sup>, Milet-Pinheiro, P<sup>c</sup>, Navarro, D. M. A. F<sup>d</sup>, Machado, I. C<sup>b</sup>, Nadia, T. C. L<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Universidade Federal de Pernambuco, Centro Acadêmico de Vitória, Laboratório de Biodiversidade, 55608-680, Vitória de Santo Antão, Pernambuco, Brasil

<sup>b</sup>Universidade Federal de Pernambuco, Instituto de Biociências, Departamento de Botânica, Laboratório de Biologia Floral e Reprodutiva Polinizar, 50670-420, Recife, Pernambuco, Brasil

<sup>c</sup>Universidade de Pernambuco, Campus Petrolina, Laboratório de Solo e Tecido Vegetal - Embrapa Semiárido, 56328-903, Petrolina, Pernambuco, Brasil

<sup>d</sup>Universidade Federal de Pernambuco, Departamento de Química Fundamental, - 50670-901. Recife, Pernambuco, Brasil

Resumo: A presença de adaptações estruturais no sistema reprodutivo das plantas otimiza a escolha de parceiros, podendo determinar a efetividade na remoção e deposição do pólen. O objetivo desse trabalho foi investigar se a especialização fenotípica de *Jacaranda rugosa* é eficiente na deposição e remoção de pólen. Para isso, analisamos em conjunto os atributos florais, bem como em detalhe o atributo de ajuste ao polinizador, por meio da exposição do display floral, medidas de espectrofotometria, medidas de *headspace* dinâmico, e a acurácia na transferência de pólen. Avaliamos a eficiência do sistema, medindo o sucesso reprodutivo através de experimentos de polinização e análise de pólen nos estigmas, visando quantificar o pólen interespecífico que chega aos estigmas de *Jacaranda rugosa* no ambiente natural. Por fim, verificamos o efeito dessa deposição para a espécie. Concluimos que o estaminódio de *J. rugosa* é o centro morfológico da flor, e atua como uma estrutura multifuncional na polinização de *J. rugosa*, indicando, que a morfologia floral especializada de *Jacaranda rugosa* restringe o acesso às estruturas reprodutivas sendo eficiente na redução de pólen interespecífico.

Palavras-chave: Abelhas; Bignoniaceae; Estaminódio; Funcional; *Jacaranda*; Polinização

## Introdução

As interações planta-polinizador podem variar desde generalistas até especialistas (Fenster; Martén-Rodríguez, 2007). A especialização de um sistema de polinização pode ser definida inicialmente a partir de suas características fenotípicas expressas por caracteres morfofisiológicos que determinam os atributos florais (Fenster; Martén-Rodríguez, 2007; Ollerton et al., 2007). Estas podem repercutir as especializações ecológicas (i.e. número permanente de interações entre a planta e seus polinizadores), e funcionais (i.e. número de espécies de polinizadores não relacionadas filogeneticamente, porém, similares na morfologia e comportamento, com o qual uma espécie de planta interage) (Ollerton et al., 2007). Além desses, atributos florais como cor e odor intermedeiam as interações entre plantas e polinizadores por atuarem como atrativos aos polinizadores ao indicarem a presença e qualidade do recurso floral (Faegri e Van der Pijl, 1979; Lunau et al., 2007; Domingos-Melo et al., 2020). Adicionalmente, a morfologia floral pode promover o ajuste mecânico determinando como cada um desses visitantes é capaz de acessar adequadamente o mecanismo de polinização (De Jager; Peakall, 2018; Minaar et al., 2019).

Nesse contexto, a família Bignoniaceae destaca-se por possuir diferentes padrões de atributos florais relacionados a diferentes sistemas especializados de polinização como cinco grupos de vetores de pólen (morcegos, beija-flores, mariposas, borboletas e abelhas), embora os sistemas especializados para polinização por abelhas de médio e grande porte sejam preponderantes (Gentry, 1974a, 1974b, 1976; Alcantara e Lohmann, 2010, 2011). Essas abelhas conseguem voar grandes distâncias e possuem aparelhos bucais longos, capazes de alcançar o néctar nos tubos das flores bilabiadas das bignoniáceas (Gottsberger e Silberbauer-Gottsberger, 2006), sendo as tribos Centridini e Euglossini os principais grupos polinizadores mais efetivos (Gottsberger e Silberbauer-Gottsberger, 2006; Milet-Pinheiro e Schlindwein, 2009).

Dentre os diversos atributos das bignoniáceas capazes de determinar a especialização na polinização podemos destacar as características de seu androceu. Na maior parte das espécies que compõe a família Bignoniaceae, um dos cinco estames que compõe a configuração ancestral da flor foi perdido ou convertido em um estaminódio, geralmente de tamanho reduzido (Santos et al., 2013). Contudo, no gênero *Jacaranda* há um caso muito particular, o estaminódio tem tamanho avantajado (Gentry, 1980, 1992) e é geralmente

coberto por tricomas secretores Gentry, 1980, 1992). A essa estrutura, várias funções vem sendo atribuídas nas interações com os polinizadores, tanto como atrativo secundário (como por exemplo: guia pela emissão de odor e orientação visual pelo contraste de cor com a corola (Vieira et al, 1992; Rando e Sersic, 2004; Bittencourt e Semir, 2006; Guimarães et al., 2008; Milet-Pinheiro e Schlindwein, 2009), como atributo de ajuste mecânico e barreira contra pilhadores de pólen (Rando e Sersic, 2004). Contudo, vários aspectos seguem ainda pouco esclarecidos sobre o funcionamento desta notável estrutura.

Uma das primeiras características que chamam atenção nos estaminódios do gênero *Jacaranda* é a sua cor. Tal condição parece enquadrar-se no conceito de mimetismo de pólen proposto por Lunau (2000). Isso ocorre pois, a coloração das flores foi detectada pelos primeiros insetos polinizadores, quando perceberam sinais de cor em pólen, porque a visão tricromática das cores nos insetos é filogeneticamente mais antiga que o hábito de visitar flores (Chittka, 1996). A partir daí, flores zigomorfas evoluíram e passaram a usar sinais miméticos de pólen em estames como atrativos, anunciando alimentação na antera, mas oferecendo o néctar, como recompensa (Lunau, 2000). Alguns estames podem apresentar superfícies elevadas e até desenvolvidas em estruturas tridimensionais, e ainda, sinais táteis e/ou olfativos (Osche, 1979, 1983a, b), e estruturas adicionadas aos filetes que promovem a sinalização olfativa, por aumentar a área de superfície para a emissão de substâncias voláteis (Lunau, 2000).

Algumas espécies do gênero *Jacaranda* produzem compostos voláteis que são liberados através dos tricomas glandulares presentes no estaminódio (Sérsic e Rando, 2004; Guimarães et al., 2008). Os aromas florais geralmente são misturas complexas de substâncias voláteis (Knudsen e Gershenzon, 2006), em que vários compostos servem conjuntamente como atrativos ou repelentes (Schiestl et al., 2011), ou compostos individuais são responsáveis por essas funções (Riffell et al., 2009). O odor floral representa um sinal honesto aos polinizadores (Dötterl e Jürgens, 2005), e pode diferir qualitativamente e quantitativamente entre diferentes partes das flores, de maneira que modificações como a adição de um único volátil, pode adicionar novas funções a ele, como exemplo, alterar o caráter atraente ou repelente do odor floral (Bischoff et al., 2015; Larue et al., 2016).

Também é importante considerar as relações que o estaminódio pode estabelecer com as demais partes da flor. Uma flor pode ser definida como um módulo fenotípico, e suas estruturas florais, os respectivos componentes do módulo. A determinação desse módulo é

dada pela correlação entre as estruturas que fazem parte de uma única unidade funcional relacionadas em um organismo (Berg, 1960; Courtney e Murren, 2002). Como unidades modulares, as flores de angiospermas podem manter um grau de independência fenotípica da variação no resto da planta, permitindo adaptabilidade em resposta à seleção por diferentes polinizadores (Armbruster et al., 2014a). A seleção pode atuar favorecendo alguns caracteres no desempenho eficiente de suas funções, como a atração de polinizadores e a dispersão de pólen (Berg, 1960; Armbruster et al., 1999). Além disso, a forte correlação entre os módulos, denominada de integração fenotípica, pode contribuir para uma maior precisão na polinização entre indivíduos coespecíficos.

A partir destas relações com as demais estruturas florais, podemos obter pistas do papel do estaminódio das espécies de *Jacaranda* no ajuste mecânico aos polinizadores. Nesse contexto, a acurácia adaptativa das flores pode ser usada para abordar a precisão do ajuste mecânico na polinização, pois essa métrica integra relações variáveis entre o fenótipo e o fitness (Armbruster, 2014). A acurácia adaptativa considera propriedades ecológicas e funcionais de organismos (Armbruster et al., 2004, 2006, 2009, 2014a), e envolve dois aspectos no contexto da polinização: (1) acurácia e precisão fundamentais e (2) acurácia e precisão realizadas (Armbruster, 2014; et al., 2014a). O primeiro, corresponde às características morfométricas das flores. O segundo, considera as interações das partes florais com o próprio polinizador (Armbruster, 2014). Nesse sentido, a acurácia dos fenótipos (anteras ou estigmas) é considerada alta, quando há uma correspondência entre o local onde a maioria das anteras deposita o pólen no corpo do polinizador, com o local onde a maioria dos estigmas o remove (Palacios et al., 2019). No entanto, se existir variações na morfologia floral e no comportamento dos polinizadores, a otimização e a acurácia floral podem ser afetadas, resultando na inacurácia adaptativa, métrica que indica a má adaptação do fenótipo, partindo de um ótimo pré-estabelecido (Armbruster et al., 2004, 2009).

A importância da precisão na entrega e recepção do pólen, é a garantia de uma polinização bem-sucedida, reduzindo as chances de interferência polínica, que é o efeito negativo que o pólen heteroespecífico pode causar no sucesso reprodutivo de uma espécie vegetal (Kyogoku, 2015). Quando isso ocorre, dificulta a aderência e a germinação do pólen intraespecífico, afetando diretamente o processo de fertilização e impedindo a polinização (Morales e Traveset, 2008). Consequentemente, a produção de sementes é reduzida, o que pode provocar consequências ecológicas e evolutivas importantes (Waser, 1978a; Alonso et

al., 2010; Arceo-Gómez; Ashman, 2011). Diante disso, algumas angiospermas desenvolveram especializações que funcionam como atributos de ajuste físico ideal ao corpo do polinizador, otimizando a polinização (Palacios et al., 2019).

Diante do exposto, tomamos como modelo a espécie *Jacaranda rugosa*, a fim de investigar a eficiência das estruturas reprodutivas na deposição e remoção de pólen, bem como, os atributos florais de sinalização e de ajuste na interação com os polinizadores. Em *Jacaranda rugosa*, além do estaminódio se destacar pelo seu tamanho proeminente, possui perfume levemente adocicado ao olfato humano, e tricomas glandulares que chamam a atenção pela coloração amarela contrastante com o lilás da corola (Milet-Pinheiro e Schlindwein, 2009). *Jacaranda rugosa* é polinizada por abelhas de médio e grande porte sendo as tribos Centridini e Euglossini os seus polinizadores efetivos (Gottsberger e Silberbauer-Gottsberger, 2006; Milet-Pinheiro e Schlindwein, 2009). Estas abelhas conseguem voar grandes distâncias e possuem aparelhos bucais longos capazes de alcançar o néctar nos tubos das flores bilabiadas das bignoniáceas (Gottsberger e Silberbauer-Gottsberger, 2006). Nós consideramos dois níveis de abordagens: A primeira envolve a caracterização de atributos florais, no qual determinamos o papel do estaminódio como atrativo visual e olfativo, bem como atributo de ajuste ao polinizador. Na segunda abordagem mensuramos a eficiência do sistema, medindo o sucesso reprodutivo através de experimentos de polinização e análise de pólen nos estigmas, para quantificar o pólen interespecífico que chega aos estigmas de *J. rugosa* no ambiente natural, e verificar o efeito dessa deposição para a espécie.

## **2. - Material e Métodos**

### **2.1. Espécie modelo**

*Jacaranda rugosa* A. H. Gentry (Bignoniaceae) é uma espécie rara e endêmica da região de Buíque, Nordeste do Brasil, onde se desenvolve em solos arenosos e pedregosos (Gentry, 1992; Milet-Pinheiro e Schlindwein, 2009). Possui porte arbustivo e pode alcançar até 4 m de altura (Gentry, 1982). Suas flores bilabiadas, lilases possuem quatro estames didínamos e um estaminódio maior que os estames férteis, com tricomas glandulares (Milet-Pinheiro e Schlindwein, 2009). É polinizada por abelhas de médio e grande porte (Gentry, 1974a; 1974b; 1976; 1990; 1992; Milet-Pinheiro e Schlindwein, 2009a).

## 2.2. Local de estudo

As observações de campo foram realizadas no Parque Nacional do Catimbau, em Buíque/Pernambuco-Brasil (8°30'57"S; 37°20'59"W), com vegetação predominantemente de Caatinga e elementos arbustivos (Rodal et al., 1998, Andrade, et al., 2004). O clima é semi-árido (Santos et al., 2013; Cavalcanti e Corrêa, 2014) com temperatura média de 21,6 °C e pluviosidade média anual de 415,7 mm (APAC, 2017).

## 2.3. Fenologia

Foram selecionados quinze indivíduos de *Jacaranda rugosa* com DAS  $\geq 3$  cm e altura  $\geq 1$  m, distantes entre si de 5 a 10 metros, garantindo tratar-se de indivíduos diferentes. Todos os indivíduos foram devidamente etiquetados e monitorados mensalmente para acompanhamento de suas fenofases (botão, flor, fruto verde e fruto em dispersão), no período de julho de 2015 a junho de 2016. Para analisar a intensidade de cada evento fenológico, utilizamos um índice semiquantitativo variando entre 0 e 1 (ausência e presença), uma adaptação do índice de Fournier (1974). Para estudar a sazonalidade de cada evento fenológico, aplicamos estatística circular com o registro de atividades fenológica das fases reprodutivas de *Jacaranda rugosa* em cada mês, (Morellato et al., 2010), e testamos a significância da sazonalidade, a partir de testes de Rayleigh (Z) para cada fenofase, executados através do pacote “circular” (Lund et al., 2017). Estas e as demais análises apresentadas neste trabalho foram realizadas no software R v.3.4.4 (R Core Team, 2018).

## 2.4. Atrativos florais

### 2.4.1. Medidas de cor na visão das abelhas

A fim de determinarmos como a cor das estruturas florais de *J. rugosa* atua como sinal visual, nós realizamos medidas de espectrofotometria reflectância espectral entre 300 e 700 nm . Os picos espectrais foram estimados em 347, 424 e 539 nm, para os receptores UV, azul e verde, respectivamente (Skorupski e Chittka, 2010), utilizando um espectrofotômetro óptico (JAZEL200, Ocean Optics, EUA). Para isso, ramos com flores de *J. rugosa* foram colocados em frascos com água e em caixas térmicas, e transportados rapidamente para o alojamento do PELD (Pesquisas Ecológicas de Longa Duração) onde, em no máximo uma hora após a coleta, foi medida a reflectância da corola e do estaminódio (n=15 flores, uma por

indivíduo). As medidas foram feitas de forma exploratória ao longo de diferentes locais da corola, e do estaminódio e folhas. Ambas as estruturas florais foram colocadas em um fundo preto e a reflectância foi medida usando uma fibra posicionada em um ângulo de 45°, tendo sido adequadamente calibrada no espectrofotômetro a partir de um WS-1 Diffuse Reflectance Standard, PTFE Ocean Optics.

Para testar possíveis diferenças nas cores das flores de acordo com o sistema visual das abelhas, plotamos cores das flores (loci das cores) no modelo do hexágono para visão tricromática que representa o espaço de cores percebido por esses animais (Menzel e Backhaus, 1991; Chittka, 1992; Lunau et al., 2011). Para tanto, aplicamos o espectro de irradiância da luz do dia D65 como padrão e usamos a sensibilidade espectral de fotorreceptores de abelhas (Chittka e Kevan, 2005). Para as análises referentes à corola, assumimos o background como sendo as próprias folhas de *J. rugosa*, enquanto para o estaminódio o *background* foi a corola. Utilizamos o pacote 'pavo' no software R (Maia et al., 2017) para realizar as análises dos espectros e contrastes de refletância da cor da flor.

A partir dessas análises, nós indicamos os contrastes acromático e cromático. O contraste cromático, também conhecido como contraste verde, corresponde à excitação do fotorreceptor verde adaptada ao background e é importante para a detecção de flores à distância (Chittka, 1992; Spaethe et al., 2001; Dyer et al., 2008). A posição dos loci das cores mostram como as abelhas percebem as flores (ou estruturas de flores) através dos seus fotorreceptores ultravioleta (UV), azul (UB) e verde (UG) e através do processamento adicional de sinais receptores no sistema nervoso central (Raine e Chittka, 2007). Assim, o hexágono é dividido em seis segmentos, cada um correspondendo a diferentes categorias de cores subjetivas das abelhas, UV, UV-azul, azul, azul-verde, verde e UV-verde, sendo que, o centro do hexágono representa o espaço acromático. A partir da distância entre pares de loci de cores em cada parte do hexágono e as distâncias de cada locus de cor ao fundo é possível indicar o contraste cromático entre eles (folhas verdes) (Chittka e Kevan, 2005), para comparar as cores percebidas pelas abelhas das diferentes estruturas florais. Experimentos comportamentais com abelhas treinadas para visitar flores artificiais demonstraram que distâncias de cor de hexágono 0,05 unidades são pouco discriminadas, enquanto as distâncias <0,1 são facilmente discriminados (Dyer e Chittka, 2004), embora a capacidade de discriminação pode ser reduzida para pelo menos <0,2 unidades hexagonais em condições naturais (Spaethe et al., 2001; Dyer e Chittka, 2004). Além de indicar os contrastes cromáticos

e acromáticos, nós também comparamos os contrastes cromáticos de pétalas e estaminódios sobre seus respectivos backgrounds a partir de testes t pareados.

#### 2.4.2. Compostos orgânicos voláteis florais (VOCs)

Para obtermos amostras de perfume para dessorção térmica (TD), os VOCs de *Jacaranda rugosa* foram coletados por meio de *headspace* dinâmico (Dötterl; Wolfe e Jürgens, 2005). Para isso, coletamos flores de *J. rugosa* (n=25 flores, uma por indivíduo). Em seguida, foram feitas cinco amostragens, cada uma contendo cinco flores de *J. rugosa*. As flores foram envolvidas em sacos plásticos de polietileno (sacos de forno), nos quais os VOCs florais foram acumulados durante 25 minutos (cada amostra). Logo após, o ar enriquecido com voláteis florais foi sugado durante 15 minutos (cada amostra), através de filtros adsorventes com o auxílio de uma bomba de sucção (G12/01 EB, Rietschle Thomas, Puchheim, Alemanha). A bomba operou com um fluxo de ar de 200 ml/min. Posteriormente, coletamos outras flores de *J. rugosa* (n=25 flores, uma por indivíduo), e o mesmo procedimento citado acima, foi realizado com os estaminódios isolados (n=25) das flores para investigar se havia alguma diferença na emissão de odores entre estaminódios e estames férteis, e entre estaminódios e a corola. As flores foram coletadas entre 7:00 h e 8:30 h da manhã. Realizamos também uma amostra de *headspace* das partes vegetativas (folhas) (n=5), amostras do ambiente (n=2) (controle). Todas as amostras de TD foram armazenadas em frascos transparentes (2 ml) com tampa de rosca a -24°C, até posterior análise química. O ar enriquecido com VOCs florais dentro das sacolas ficou preso em um Filtro TD (comprimento: 3,0 mm; diâmetro interno: 2,5 mm) contendo polímero adsorvente (3 mg), constituído por Mistura 1: 1 de Tenax TA (malha 80/100, Supelco, EUA) e Carboxen X (malha 20/40, Supelco, EUA).

Para identificar os VOCs de *J. rugosa*, as amostras de TD foram analisadas em um cromatógrafo a gás acoplado a um espectrômetro de massa (GC – MS; cromatógrafo a gás Agilent 7890A, espectrômetro de massa Agilent 5975C série MSD; Agilent Technologies, Palo Alto, CA, EUA), equipado com uma coluna HP-5 ms não polar (Agilent JW; 30 m × 0,25 mm, id 0,25 µm de espessura de filme) e uma sonda de separação térmica (TSP, Agilent Technologies). As amostras de TD foram carregadas no TSP, que foi então inserido no injetor de GC modificado. O injetor trabalhou no modo dividido (1: 1) com uma temperatura de 250°C. A temperatura do forno GC foi fixado em 40°C por 2 min, depois aumentado a uma

taxa de 4°C min<sup>-1</sup> até atingir a temperatura final de 230°C, que foi mantida estável por 5 min. O fluxo de gás portador de hélio (He) foi mantido a uma pressão constante de 7,0 psi.

As temperaturas da fonte e do quadrupolo foram fixadas em 230 e 150°C, respectivamente. Os espectros de massa foram obtidos a 70 eV (no modo de ionização eletrônica) com uma velocidade de varredura de 1,0 varredura-s de m/z 35-350. Os compostos foram identificados comparando seus espectros de massa e índices de retenção com os disponíveis na literatura (MassFinder 4, NIST11 e Wiley Registry 9th Edition, Adams, 2007), integradas no software Agilent MSD Productivity Chem Station (Agilent Technologies, Palo Alto, EUA).

Sempre que possível, a identidade dos compostos foi verificada usando tempos de retenção e espectros de massa de padrões autênticos. As áreas de pico nos cromatogramas foram integradas para obter o sinal total de corrente de íons, que foi usado para determinar as porcentagens relativas de cada composto. Os compostos encontrados nas amostras de estruturas vegetativas foram excluídos da lista de VOCs florais. Os perfis florais de VOCs de *J. rugosa* foi comparado utilizando testes qualitativos (presença / ausência de compostos) e semiquantitativos (quantidade relativa de compostos em relação à área total do pico). Para comparações qualitativas e semi-quantitativas, calculamos a similaridade de Sørensen e os índices de Bray - Curtis, respectivamente. Esses índices determinam pares de semelhanças entre as amostras individuais. As proporções relativas de compostos foram transformadas em raiz quadrada para a análise semi-quantitativa.

## 2.5. Ajuste

### 2.5.1. Morfometria das flores

Para determinar se a morfologia floral de *J. rugosa* confere precisão na transferência de pólen entre indivíduos medimos a morfometria das estruturas florais às 6:00 h da manhã, horário em que as flores já estavam abertas. Utilizamos 100 flores de 50 indivíduos, sendo feito um corte longitudinal em cada corola, de forma que suas estruturas reprodutivas ficassem expostas. Em seguida, foram feitas fotos com escala para mensuração do comprimento das estruturas florais. Todas as medidas foram obtidas sempre partindo da base do nectário até a extremidade de cada estrutura, sendo os comprimentos obtidos: a largura da câmara de néctar, centro do tubo floral e entrada de tubo floral; bem como a distância a partir do nectário para a entrada da câmara de néctar, primeiro par de anteras, segundo par de anteras, estigma e

extremidade do estaminódio. As fotos foram feitas no formato JPEG, com uma câmera Nikon Coolpix P 530, e as medições foram realizadas no Software Image J. (Abràmoff et al., 2004).

Para testar as relações entre as estruturas florais, nós construímos uma matriz de correlações de Pearson a partir das medidas obtidas utilizando o pacote “Hmisc” (Harrell e Harrell, 2017). A fim de determinar a precisão do sistema, utilizamos índices de inacurácia adaptativa com base em Armbruster et al. (2009a, 2009b). Segundo estes autores, a inacurácia adaptativa estima a ausência de precisão em um determinado sistema, considerando as médias e variâncias de um fenótipo de interesse em uma população, permitindo verificar o quanto o fenótipo de interesse varia a partir de um ótimo esperado. Nesse sentido, a acuraria adaptativa (i) pode ser calculada como:  $i = (M_f - M_o)^2 + V_o + V_f$ , onde  $M_f$  é a média do fenótipo em questão,  $M_o$  é a média do ótimo determinado,  $V_o$  é a variância desse ótimo e  $V_f$  é a variância do fenótipo. Para fins comparativos, é importante também considerar os coeficientes de variação (desvio padrão/média) tanto do fenótipo de interesse, quanto do ótimo e escalonar os valores de inacurácia obtidos dividindo-os pelo quadrado da média do fenótipo analisado ( $i/M_f^2$ ). Nós consideramos como nossos fenótipos de interesse as distâncias de anteras e estigmas a partir do néctário. Dado que a localização ideal da colocação de pólen em um polinizador deve estar relacionada à localização esperada do contato do polinizador com estigmas de outras flores coespecíficas (Armbruster et al. 2009a), entendemos que nossos fenótipos de interesse são ótimos recíprocos um do outro.

#### 2.5.2. Comportamento dos polinizadores e Efeito da deposição de pólen sobre seus corpos

A fim de verificar o ajuste mecânico das abelhas às flores de *J. rugosa* e sua eficiência no transporte de pólen, nós analisamos diferentes partes do corpo das abelhas em relação ao número de grãos de pólen transportados, bem como realizamos a morfometria destes animais. Inicialmente, amostramos a deposição de pólen no corpo das abelhas polinizadoras, e alguns indivíduos (n=12) de diferentes espécies foram capturados logo após visitarem uma flor de *J. rugosa*. A captura foi feita com o auxílio de câmara mortífera (utilizando potes individuais para cada visitante floral) contendo acetato de etila. Essas abelhas foram levadas diretamente à sede do PELD onde montamos lâminas histológicas com os grãos de pólen depositados. Usamos lâminas histológicas distintas e devidamente etiquetadas, sendo feita uma lâmina para cada parte do corpo das abelhas que continha pólen de *J. rugosa* (cabeça; tórax; segundo par de pernas; primeiro par de asas e segundo par de asas). A remoção dos grãos de pólen foi realizada sob estereomicroscópio, raspando-se o local com agulhas de seringas e gotejando-se

álcool 95%. Após a evaporação do álcool, os grãos de pólen foram corados com a solução de Calberla, à base de fucsina básica e as lamínulas foram seladas com esmalte incolor para unhas, seguindo indicações de Bernhardt (2005). As lâminas foram analisadas sob microscópio óptico, e a análise polínica se deu a partir da observação da presença ou ausência de grãos de pólen interespecíficos depositados em cada parte do corpo das abelhas.

Esses mesmos indivíduos foram mensurados, considerando as distâncias desde a ponta da língua estendida da abelha até os locais onde foi mensurada a deposição de pólen no corpo das abelhas. Para isso, utilizamos um paquímetro digital. Logo após, as abelhas foram montadas, colocadas em estufa de esterilização para secagem durante 48 horas em temperatura de 46°C para posterior identificação. Os exemplares foram comparados com material coletado no Parque Nacional do Catimbau e, depositado na coleção de insetos do Centro de Biociências (CB) da Universidade Federal de Pernambuco (UFPE).

A fim de testar o efeito da morfometria das abelhas sobre a eficiência na remoção de pólen, nós retratamos a precisão de cada parte do corpo em tocar as estruturas reprodutivas. Para isso calculamos medidas de inacurácia seguindo Armbruster et al. (2009), como indicado acima. Para esse cálculo nós assumimos que a distância ótima de cada parte do corpo da abelha em relação a ponta de sua língua deveria ser igual à distância entre o nectário e ponto central entre os dois níveis de anteras de *Jacaranda rugosa*. Em seguida testamos o efeito dessa inacurácia sobre a quantidade de grãos de pólen amostrados. Como muitas partes do corpo das abelhas não apresentaram registro de deposição de pólen, testamos o efeito da inacurácia de cada parte do corpo das abelhas sobre a deposição de pólen com um GLMM inflado a zero (Reitan e Nielsen, 2016). Este modelo distingue entre um processo binomial (indicado se a inacurácia afeta a presença ou ausência de grãos de pólen nas diferentes partes do corpo das abelhas) e um processo de Poisson (indicado se a inacurácia afeta a quantidade de grãos depositados nas diferentes partes do corpo das abelhas). Para esta análise, a quantidade de grãos de pólen contabilizada sobre cada parte da abelha foi a variável de resposta e a inacurácia foi a variável explicativa, as espécies de abelhas e o local do corpo das abelhas foram inseridos como variável offset. Essa análise foi implementada com a função `zerosinfl()` no pacote R 'pscl' (Zeileis et al., 2008; Jackman et al. 2020; R Core Team, 2017).

## 2.6. Eficiência do sistema

### 2.6.1. Papel do estaminódio no fitness masculino

Com o intuito de testar o papel do estaminódio sobre componentes do sucesso reprodutivo masculino, realizamos um bioensaio com manipulação do fenótipo e quantificação do *fitness* masculino. Para tanto, 28 indivíduos de *J. rugosa*, tiveram um par de flores ensacadas um dia anterior à antese para manutenção da carga total de pólen. No dia seguinte, cada indivíduo teve o estaminódio de uma das flores removido. Nós então, simulamos visitas de polinizadores às flores (com e sem estaminódio), introduzindo um êmbolo de látex de largura análoga (7 mm) ao tamanho da abelha *Centris fuscata*, um dos polinizadores efetivos da espécie (Milet-Pinheiro et al., 2009a). Após a inserção, o pólen foi retirado do êmbolo com auxílio de fitas adesivas transparentes. As fitas contendo os grãos de pólen foram levadas ao laboratório para quantificação dos grãos existentes sob microscópio óptico, com a utilização de um contador manual. A quantidade de grãos de pólen depositada foi comparada entre os tratamentos através de um teste t pareado.

#### 2.6.2. Contagem de pólen no estigma (Fitness feminino) e efeito do pólen heteroespecífico na formação de frutos

Com o propósito de saber qual a proporção de pólen interespecífico depositado nos estigmas de *J. rugosa*, coletamos estigmas das flores para posterior contagem dos grãos. A coleta foi realizada ao final de cada tarde, durante 10 dias consecutivos, no mês de junho/2016. Os estigmas foram retirados aleatoriamente de indivíduos diferentes (1 estigma/1 indivíduo), sendo coletados (13/estigmas/dia) de flores que estavam expostas aos polinizadores, com o auxílio de uma pinça manual, totalizando 130 estigmas. Ao serem retirados das flores, os estigmas eram colocados em um recipiente fechado contendo solução de agarose, para preservar as propriedades dos tecidos vegetais (Armisen e Galatas, 2009), enquanto eram imediatamente transportados até o alojamento do PELD. No alojamento, foram montadas lâminas histológicas sob estereomicroscópio, e para isso, utilizamos o mesmo procedimento citado anteriormente no item 2.4.3. Em seguida, as lâminas foram analisadas sob microscópio óptico para quantificação de pólen, o qual foi classificado em intra e interespecífico. Posteriormente, foi calculada a proporção de estigmas com pólen intraespecífico e interespecífico através de um teste  $\chi^2$ .

Para sabermos se a deposição de pólen interespecífico afeta a produção de frutos e sementes, medimos o efeito da deposição de pólen interespecífico na formação de frutos e sementes de *J. rugosa*, através de experimentos de polinização manuais (cruzada, mista e natural/controle). Para o experimento de polinização cruzada manual, ensacamos 50 botões

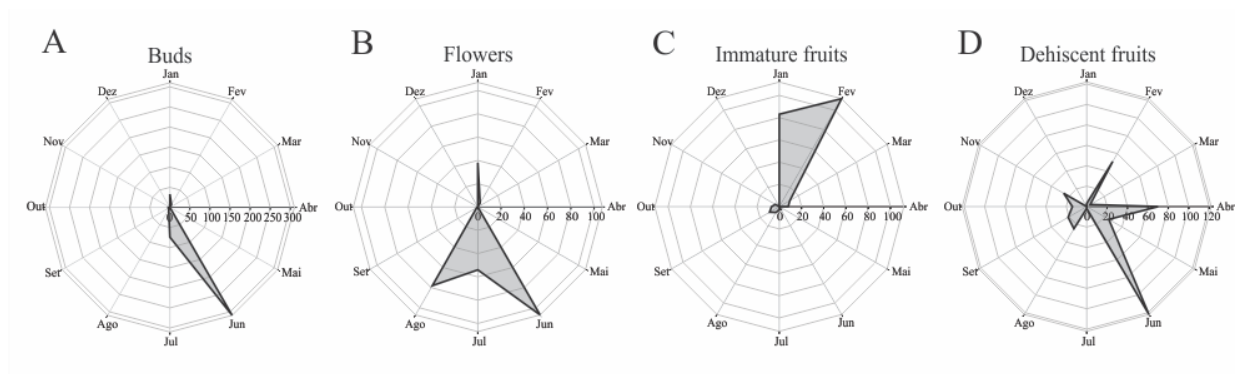
florais um dia anterior a antese. Ao abrirem no dia seguinte, os estigmas dessas flores receberam pólen oriundo de anteras de diferentes indivíduos de *J. rugosa*. Para o experimento de polinização mista manual, foram ensacados outros 50 botões em pré-antese, e após a antese, além do pólen de outros indivíduos de *J. rugosa*, os estigmas receberam um mix de pólen das espécies da área que foram avistadas sendo visitadas pelas mesmas abelhas: *Ipomoea rosea* - Convolvulaceae, *Chamaecrista hispidula* - Fabaceae, *Stigmaphyllon paralias* - Malpighiaceae, *Passiflora edulis* - Passifloraceae, e *Piriqueta sidifolia* - Turneraceae.

A carga polínica foi misturada em um recipiente plástico, e depositada no estigma receptivo de cada flor com o auxílio de uma pinça. Para a polinização natural (controle), botões florais (n=100) em pré-antese foram apenas marcados e deixados expostos sem manipulação para posterior verificação de formação de frutos sob condições naturais. O desenvolvimento dos frutos foi monitorado por três meses após a polinização experimental. Em seguida, os frutos foram coletados para contagem do número de sementes. A formação de frutos em cada experimento de polinização foi comparada através do teste  $\chi^2$ , enquanto para formação de sementes, a comparação foi feita através do teste t pareado.

### 3. - Resultados

#### 3.1. Fenologia

O período de floração de *J. rugosa* ocorreu nos meses de julho e agosto de 2015, e janeiro e junho de 2016 (Fig. 1). A espécie apresenta um display floral com poucas flores que ocorre durante apenas quatro a cinco semanas. O pico da floração (botões e flores) ocorreu no mês de junho de 2016, enquanto os picos de frutos imaturos e dehiscentes ocorreram nos meses de fevereiro e junho de 2016, respectivamente. Em geral, a população não mostrou alta produção diária de flores e frutos.



**Figura 1** - Gráficos circulares sobre a sazonalidade na fenologia de *Jacaranda rugosa* (Bignoniaceae) no Parque Nacional do Catimbau, Brasil, de acordo com cada fenofase: (A) botões, (B) flores, (C) frutos imaturos e (D) frutos deiscentes.

A estatística circular mostrou que, a fenologia de *J. rugosa* é sazonal para todas as fenofases (Tabela 1). Botões e flores apresentaram ângulo e mês médios em junho, e os frutos imaturos e deiscentes apresentaram ângulo e mês médios em janeiro e maio, respectivamente. A ocorrência de botões foi um pouco mais concentrada que a de flores, e a ocorrência de frutos imaturos se mostrou mais concentrada que os frutos deiscentes.

**Tabela 1.** Estatísticas circulares sobre a sazonalidade na fenologia de *Jacaranda rugosa* (Bignoniaceae) no Parque Nacional do Catimbau, Brasil

|                   | Observações<br>(N) | Ângulo<br>médio<br>(a) | Mês<br>médio | Desvio<br>circular | Comprimento<br>do vetor<br>médio (r) | Teste de<br>Rayleigh | p    |
|-------------------|--------------------|------------------------|--------------|--------------------|--------------------------------------|----------------------|------|
| Botões            | 440                | 154.51°                | Junho        | 0.71               | 0.70                                 | 0.779                | 0.00 |
| Flores            | 282                | 174.84°                | Junho        | 0.98               | 0.38                                 | 0.617                | 0.00 |
| Frutos imaturos   | 247                | 17.12°                 | Janeiro      | 0.80               | 0.34                                 | 0.727                | 0.00 |
| Frutos deiscentes | 363                | 128.23°                | Maio         | 1.35               | 0.34                                 | 0.401                | 0.00 |

### 3.2. Atrativos Florais

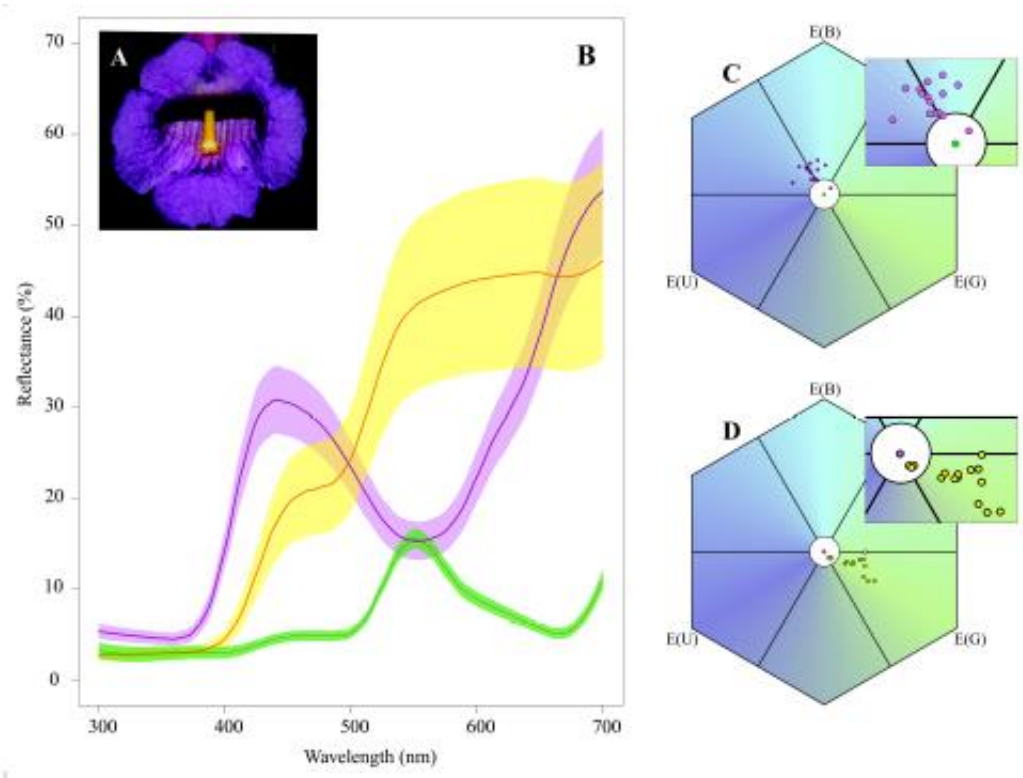
#### 3.2.1. Medidas de cor na visão das abelhas

Nas flores de *J. rugosa*, é possível observar em vista frontal o forte contraste de cor entre pétalas e estaminódios (Figura 2 - A). As pétalas de *J. rugosa* refletem ultravioleta e suas curvas de reflectância apresentam dois picos, um próximo aos 450 nm e outro pico próximo aos 700 nm (Figura 2 - B). Ao considerar o modelo de espaço de cor das abelhas, essas pétalas são percebidas por esses insetos nas faixas do Azul, Azul-UV e houve um único registro dentro do centro acromático (Figura 2 - C). Os estaminódios refletem muito menos UV do que as pétalas e apresentam um pico de reflexão aos 600 nm (Figura 2 - B). Ao considerar o modelo de espaço de cor das abelhas, esses estaminódios são percebidos nas faixas do verde e houve três registros dentro do centro acromático. O contraste acromático entre pétalas e folhas foi de  $0.63 \pm 0.11$ , enquanto o contraste cromático foi de  $0.17 \pm 0.06$ . Já o contraste cromático entre estaminódios e pétalas foi de  $0.52 \pm 0.23$ , enquanto o contraste cromático foi de  $0.21 \pm 0.10$  (Figura 2 - D). Em ambos os casos, pétalas e estaminódios contrastam semelhantemente em relação aos seus respectivos backgrounds, tanto para o

contraste acromático ( $t=188$ ;  $gl=14$ ;  $p=0.08$ ), quanto para o cromático ( $t=1.27$ ;  $gl=14$ ;  $p=0.22$ ).

### 3.2.2. Compostos orgânicos voláteis florais (VOCs)

Foram encontrados 13 compostos voláteis em todas as amostras de headspace analisadas, a partir das flores de *J. rugosa*, das quais apresentou um único composto comum a corola e ao estaminódio, cinco foram relatados apenas para corola e oito apenas para o estaminódio. Os compostos majoritários responsáveis por maior parte da emissão de voláteis florais na amostra de *J. rugosa* foram E-Cariofileno, Benzaldeído, e (E)- Cinemaldeído (Tabela 2).



**Figura 2** - Coloração das flores de *Jacaranda rugosa* (Bignoniaceae) em área de Caatinga, PARNA Catimbau – PE, Brasil. Entrada da flor de *J. rugosa* em vista frontal; (B) Curvas de reflectância de pétalas, estaminódios e folhas de *J. rugosa*; Modelos do Hexágono da visão em cores das abelhas mostrando o loci spectral de estruturas florais considerando (C) as pétalas sobre o *background* das folhas e (D) os estaminódios sobre o *background* das pétalas, centro do hexágono ampliado no canto superior direito de cada hexágono (áreas – intervalo de erros; linhas – reflectância média; pontos no hexágono – loci espectral; cores: roxo – pétalas; amarelo – estaminódio; verde – folhas; círculo branco no centro do hexágono – centro acromático)

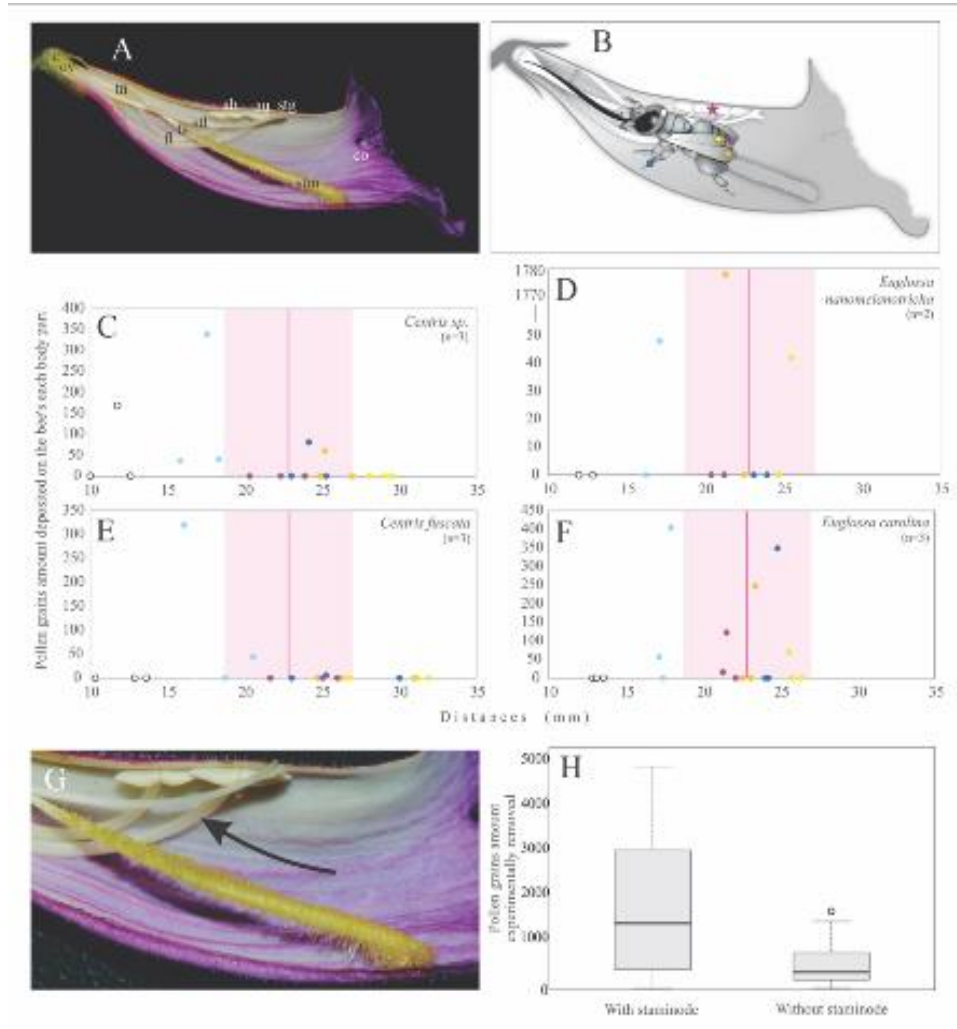
Tabela 2. Quantidade relativa (média  $\pm$  desvio padrão) de compostos voláteis emitidos pela corola e estaminódio de *Jacaranda rugosa*, Compostos estão listados de acordo com a eluição em uma coluna apolar DB-5.

| Composto            | IR Lit. | IR calc. | Corola (N=4) |             | Estaminódio (N=5) |              |
|---------------------|---------|----------|--------------|-------------|-------------------|--------------|
|                     |         |          | Média %      | DP %        | média %           | DP %         |
| Benzaldeído*        | 952     | 962      | -            | -           | <b>56,47</b>      | <b>13,85</b> |
| (Z)-Cinnamaldeído   | 1217    | 1220     | -            | -           | 4,97              | 3,56         |
| p-Anisaldeído*      | 1247    | 1256     | -            | -           | 6,70              | 6,12         |
| (E)-Cinnamaldeído*  | 1267    | 1273     | -            | -           | <b>26,67</b>      | <b>10,07</b> |
| Eugenol*            | 1356    | 1359     | -            | -           | 1,29              | 1,76         |
| NL 1                |         | 1407     | 5,91         | 7,13        | -                 | -            |
| $\alpha$ -Barbateno | 1407    | 1410     | 2,17         | 2,58        | -                 | -            |
| E-Cariofileno*      | 1417    | 1420     | <b>83,06</b> | <b>7,63</b> | 2,59              | 2,45         |
| $\alpha$ -Ionona    | 1428    | 1428     | -            | -           | 0,70              | 1,03         |
| NL 2                |         | 1440     | 0,22         | 0,28        | -                 | -            |
| $\alpha$ -Humuleno* | 1452    | 1454     | 8,64         | 2,97        | -                 | -            |
| NL 3                |         | 1486     | -            | -           | 0,61              | 0,86         |

### 3.3. Ajuste

#### 3.3.1. Morfometria das flores

As flores lilases de *J. rugosa* apresentam pétalas fusionadas formando uma corola tubulosa com uma curvatura na parte superior formando um ângulo obtuso na porção mediana e um estreitamento na altura da câmara nectarífera, aumentando o seu diâmetro até a abertura floral. Sua corola bilabiada possui cinco lobos, sendo dois superiores e três inferiores, estes últimos, sendo usados como plataforma de pouso pelos polinizadores. A flor também possui um par de estames epipétalos que se encontram aderidos na parte superior da corola, e assim como o estigma, são deslocados para a parte superior da corola (Fig. 3 - A).



**Figura - 3.** Morfologia floral e acurácia na deposição de pólen de *Jacaranda rugosa* (Bignoniaceae) no corpo de abelhas polinizadoras. (A) Corte longitudinal identificando estruturas no interior da corola; (B) Desenho esquemático da forma como as abelhas realizam visitas florais à *J. rugosa* indicando os landmarks utilizados nas análises de acurácia (ponto branco – cabeça; ponto azul claro – tórax; ponto azul escuro – segundo par de pernas; amarelo escuro – primeiro par de asas; amarelo claro – segundo par de asas; estrela rosa – ponto médio das anteras). (C-F) Gráficos indicando quantidade de grãos depositados sobre as abelhas em relação as distâncias das partes do corpo das abelhas ao ponto médio das anteras (linha rosa – média do ponto médio das anteras; área rosa claro - desvio padrão). (G) Detalhe do estaminódio diminuindo o espaço ocupado pela abelha (seta preta) e as estruturas reprodutivas e experimento com êmbolo artificial simulando o (H) efeito da presença do estaminódio na eficiência na deposição de pólen.

O estaminódio possui comprimento maior que os estames, e funciona como um caminho de acesso aos polinizadores que se deslocam pelos tricomas glandulares presentes no estaminódio, permitindo que as abelhas tenham acesso ao recurso sem deslizar (Fig. 3 - B). Além disso, o estaminódio, diferente dos estames férteis e do estilete, é deslocado para a parte

inferior da corola causando a diminuição do espaço dentro do tubo floral. Na entrada da câmara nectarífera, há uma densa pilosidade diferente da encontrada nos tricomas do estaminódio (Fig. 3 - A).

Dentre as correlações estabelecidas entre as dimensões das oito medidas, as correlações mais fortes foram encontradas no estigma e nas anteras superiores. No entanto, o estaminódio apresentou o maior número de valores de correlações significativas, indicando que as relações do estaminódio são maiores que outras relações dentro da flor, e que as partes florais correlacionadas têm alta integração com o estaminódio (Tabela 3). A inacurácia observada em *J. rugosa* foi baixa, indicando que suas estruturas reprodutivas têm alto grau de precisão na deposição de pólen (Tabela 4).

Tabela 3 - Morfometria e relações entre medidas de estrutura floral de *Jacaranda rugosa* (Bignoniaceae) no Parque Nacional Catimbau, Brasil.

|                                  | Mean $\pm$<br>standard<br>deviation<br>(cm) | Pearson correlation |         |         |         |           |         |         |
|----------------------------------|---------------------------------------------|---------------------|---------|---------|---------|-----------|---------|---------|
|                                  |                                             | WN                  | WTC     | WTI     | N       | LA        | UA      | SGT     |
| <b>Width</b>                     |                                             |                     |         |         |         |           |         |         |
| Nectar chamber (WN)              | 0.37 $\pm$ 0.07                             |                     |         |         |         |           |         |         |
| Center of the floral tube (WTC)  | 0.85 $\pm$ 0.26                             | 0.26*               |         |         |         |           |         |         |
| Floral tube inlet (WTI)          | 2.21 $\pm$ 0.66                             | 0.27*               | 0.52*** |         |         |           |         |         |
| <b>Distance from the nectary</b> |                                             |                     |         |         |         |           |         |         |
| Nectar chamber inlet (N)         | 0.73 $\pm$ 0.26                             | 0.39*               | 0.29*** | 0.52*** |         |           |         |         |
| Lower anther (LA)                | 2.10 $\pm$ 0.34                             | 0.39***             | 0.23*   | 0.30*   | 0.56*** |           |         |         |
| Upper anther (UA)                | 2.42 $\pm$ 0.44                             | 0.29*               | 0.19    | 0.24*   | 0.36**  | 0.69***   |         |         |
| Stigma (STG)                     | 2.89 $\pm$ 0.59                             | 0.26*               | 0.23*   | 0.39*** | 0.09    | 0.33*     | 0.68*** |         |
| Staminode (STN)                  | 3.90 $\pm$ 0.58                             | 0.39***             | 0.52*** | 0.67*** | 0.43*** | 0.5213*** | 0.42*** | 0.45*** |

\*p<0.05, \*\*p<0.001, \*\*\*p<0.0001

|                                   | Departure<br>from optimum<br>(% ti) | Trait variance/<br>coefficient of<br>variance<br>(% ti) | Optimal<br>variance/<br>coefficient of<br>variance<br>(% ti) | Raw<br>inaccuracy | Mean <sup>2</sup> -<br>scaled<br>inaccuracy |
|-----------------------------------|-------------------------------------|---------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------|-------------------|---------------------------------------------|
| Male function                     | 0.62 cm<br>(27.19%)                 | 0.16 / 17.83<br>(28.49%)                                | 0.39 / 21.75<br>(44.32%)                                     | 1.40              | 0.28                                        |
| Female function                   |                                     | 0.39 / 21.75<br>(44.32%)                                | 0.16 / 17.83<br>(28.49%)                                     |                   | 0.17                                        |
| %ti - total inaccuracy percentage |                                     |                                                         |                                                              |                   |                                             |

Ta  
bel  
a 4  
-  
Ac  
urá  
cia  
rep  
rod  
uti

va das estruturas reprodutivas de *Jacaranda rugosa* (Bignoniaceae)

### 3.3.2. Comportamento dos polinizadores e Efeito da deposição de pólen sobre seus corpos

Os polinizadores de *J. rugosa* foram espécies de abelhas das tribos Centridini: *Centris fuscata* (n=3 exemplares coletados), *Centris* sp. (n=3), e Euglossini: *Euglossa carolina* (n=3), e *Euglossa nanomelanotricha* (n=2). Durante a coleta de polinizadores, observamos que as espécies de *Euglossa* pairavam por cerca de cinco segundos diante da abertura floral, utilizavam o lábio inferior como plataforma de pouso, e entrava na corola, onde permaneciam por cerca de 11 segundos. Em seguida, visitavam outras flores no mesmo indivíduo.

As Centridini costumavam entrar direto na abertura floral e seguiam em direção ao néctar deslocando-se pelos tricomas glandulares presentes no estaminódio enquanto contatavam as estruturas reprodutivas com a porção dorsal do tórax, permanecendo dentro do tubo floral por cerca de seis segundos. Após coletar o néctar, a abelha visitava outras flores do mesmo indivíduo e abandonava o local, ou ainda, visitava flores de outras espécies na mesma rota de forrageamento, tais como *Chamaecrista hispidula* (Fabaceae), para coleta de pólen, e *Stigmaphyllon paralias* (Malpighiaceae), para coleta de óleo.

A análise das lâminas contendo grãos de pólen das partes do corpo da abelha indicou a presença de pequena quantidade de grãos de pólen interespecífico na porção dorsal do tórax, no segundo par de asas e no segundo par de pernas das abelhas (Centridini e Euglossini), no entanto, o pólen intraespecífico estava em maior proporção nessas estruturas. As abelhas das tribos Euglossini e Centridini apresentaram maior quantidade de grãos de pólen no tórax dorsal (ponto azul-claro) (Fig. 3. C, E, F), com exceção de *Euglossa nanomelanotricha*, que apresentou maior deposição de grãos no primeiro par de asas (ponto amarelo-escuro), seguida

do tórax dorsal (ponto azul-claro), respectivamente (Fig. 3 – D). De acordo com o coeficiente do Modelo inflado em zeros, a inacurácia não teve efeito sobre o fator presença/ausência de grãos de pólen nas partes do corpo das abelhas, no entanto, a inacurácia teve efeito na quantidade de grãos de pólen reportada sobre as estruturas, de acordo com o coeficiente do modelo de contagem de Poisson (Tabela 5). As análises mostraram que quanto maior a inacurácia, menor quantidade de grãos de pólen encontrada (Figura 3. C- F).

Tabela 5 -Efeito da inacurácia das abelhas sobre a capacidade de remoção do pólen de *Jacaranda rugosa* (Bignoniaceae): resultados do modelo inflado zero que distingue entre a presença de pólen nas partes do corpo (processo binomial) e o número de grãos de pólen nas partes do corpo (processo de contagem )

| Zero-inflation model coefficients<br>(binomial with logit link) |       |         |       | Count model coefficients<br>(poisson with log link) |       |         |         |
|-----------------------------------------------------------------|-------|---------|-------|-----------------------------------------------------|-------|---------|---------|
| Estimate                                                        | se    | z value | p     | Estimate                                            | se    | z value | p       |
| 1.320                                                           | 1.271 | 1.038   | 0.299 | -0.848                                              | 0.110 | -7.678  | <0.0001 |

**Resultado do experimento com os estaminódios:**

(est=-1274.6; se=311.6; t=-4.091; likelihood ratio test:  $\chi^2=15.119$ ; Df=1; p<0.001)

### 3.4. Eficiência do sistema

#### 3.4.1. Fitness masculino: Papel do estaminódio

Foi encontrada diferença significativa na deposição de pólen em flores com estaminódio em relação às flores sem estaminódio (est=-1274.6; se=311.6; t=-4.091; likelihood ratio test:  $\chi^2=15.119$ ; Df=1; p<0.001), tendo as primeiras uma deposição até três vezes maior (Figura 3 - G).

#### 3.4.2. Contagem de pólen no estigma (fitness feminino) – e efeito do pólen heteroespecífico na formação de frutos

Dos 130 estigmas analisados, encontramos a mesma proporção de estigmas contendo pólen intra e interespecífico. Entretanto, a quantidade de estigmas que apresentaram misturas de grãos de pólen (intra e interespecífico) foi menor, do que a observada separadamente para pólen intra ou interespecífico. Vale salientar que na maioria dos estigmas, não houve deposição de grãos de pólen (Tabela 6).

Tabela 6 – Componentes femininos do sucesso reprodutivo nos níveis de deposição de grãos de pólen e formação de frutos de *Jacaranda rugosa* (Bignoniaceae) no Parque Nacional do Catimbau, Brasil.

| Análise do conteúdo dos estigmas* | Flores | Estigmas com pólen (%)  | $\chi^2$ | gl | p      |                    |       |    |       |
|-----------------------------------|--------|-------------------------|----------|----|--------|--------------------|-------|----|-------|
| Pólen coespecífico                |        | 23 (17.69) <sup>a</sup> | 7.65     | 2  | 0.022  |                    |       |    |       |
| Pólen heteroespecífico            | 130    | 21 (16.15) <sup>a</sup> |          |    |        |                    |       |    |       |
| Mistura de pólen                  |        | 8 (6.15) <sup>b</sup>   |          |    |        |                    |       |    |       |
| Experimentos de polinização**     | Flores | Frutos (%)              | $\chi^2$ | gl | p      | Sementes por fruto | f     | gl | p     |
| Polinização manual cruzada        | 50     | 5 (10.00) <sup>a</sup>  | 14.97    | 2  | <0.001 | 22±17 <sup>a</sup> | 0.002 | 1  | 0.961 |
| Polinização manual mista          | 50     | 9 (18.00) <sup>a</sup>  |          |    |        | 22±13 <sup>a</sup> |       |    |       |
| Polinização natural               | 100    | 1 (1.00) <sup>b</sup>   |          |    |        | 26                 |       |    |       |

O número de frutos formados no tratamento de polinização natural/controle foi significativamente menor que o observado nos outros dois tratamentos, sendo tão baixo, que não comparamos com os outros experimentos. A média de sementes formadas foi semelhante para os experimentos de polinização cruzada manual e mista manual. Observamos um número de aborto de frutos jovens 40 dias após as polinizações naturais (controle) e cruzadas manuais (Tabela 6).

#### 4. Discussão

O presente trabalho mostra como o estaminódio presente no gênero *Jacaranda* desempenha um importante papel na sinalização floral e mecanismo de ajuste mecânico da flor aos polinizadores. Nossos resultados apontam que a morfologia floral especializada de *J. rugosa* permite um ajuste preciso no contato e remoção de pólen no corpo do polinizador, devido ao ajuste promovido pelo estaminódio, o qual desempenha multifunções, fazendo a integração de todas as outras estruturas florais. Os tricomas glandulares presentes no estaminódio, além de funcionar como uma estrutura mímica de pólen na atração de polinizadores, servem de acesso às estruturas reprodutivas, e emitem substâncias voláteis que podem repelir visitantes indesejados, podendo contribuir para a manutenção da espécie no ambiente.

#### Menos é mais! Display floral - Poucas flores e muitos recursos na conquista de polinizadores

*Jacaranda rugosa* apresentou sazonalidade em todas as suas fenofases reprodutivas, corroborando com o fato de que floração sazonal de espécies melitófilas tem sido associada à maior abundância e riqueza de abelhas em ambientes tropicais (Hoiss et al., 2012). O padrão de floração de *J. rugosa* difere daquele descrito por Gentry (1974a, 1974b) para os representantes da família Bignoniaceae, porém, é similar ao padrão de floração reportado para

*J. rugosa* por Milet-Pinheiro e Schlindwein (2009a). O fato da espécie produzir poucas flores durante um curto período, indica que sua flor, individualmente, pode estar assumindo o papel de atração dos polinizadores, e nos faz pensar que a planta pode ter investido em algum atributo floral que desempenhe papel direto com o seu principal agente polinizador (Faegri e van der Pijl, 1979; Ollerton et al., 2009; Rosas-Guerrero et al., 2014). A planta pode estar produzindo poucas flores como estratégia para escapar da geitonogamia, considerando que as abelhas foram avistadas realizando visitas sequenciadas às flores de um mesmo indivíduo de *J. rugosa*, e a alta taxa de geitonogamia já foi reportada anteriormente para essa espécie (Milet-Pinheiro e Schlindwein, 2009a). Quando uma planta exibe um display floral com muitas flores, aumenta as chances dos polinizadores realizarem visitas em sequência às flores de um mesmo indivíduo, aumentando a probabilidade de ocorrer a autopolinização geitonogâmica, como foi reportado para *Mimulus ringens* (Scrophulariaceae) (Mitchell et al., 2004). E uma possível explicação para isso, é baseada numa relação de custo-benefício, na qual, do ponto de vista das abelhas, o valor médio da recompensa floral pode ser maior em plantas que exibem mais flores. Por outro lado, do ponto de vista da planta, isso pode ter efeitos importantes sobre o sistema reprodutivo, afetando as taxas de frutificação (Mitchell et al., 2004). No caso de *J. rugosa* que é uma espécie autoincompatível, a entrega do pólen em estruturas florais da mesma planta, ocasionaria efeitos negativos atribuídos ao recurso floral limitado.

#### Estaminódio de *Jacaranda rugosa* como mimetismo de pólen

A coloração amarela UV-absorvente do estaminódio de *J. rugosa* simula a cor do pólen (Lunau, 1995, 2007), sendo contrastante com a coloração lilás da corola, contribuindo para a aproximação direta das abelhas ao local da recompensa floral (Lunau et al., 2009), e reduzindo o tempo de busca e localização das flores (Rivest et al., 2017). Dessa forma, a sinalização visual do estaminódio de *J. rugosa* favorece o forrageamento das abelhas polinizadoras, aumentando sua fidelidade floral, e influenciando positivamente na transferência de pólen, semelhante ao descrito por Ushimaru et al. (2007). A honestidade dos sinais florais desempenha papel fundamental na atratividade para os polinizadores, visto que, as abelhas usam sinais florais honestos como indicadores de recompensa ao visitar as flores (Knauer et al., 2014). Vários polinizadores mostram respostas comportamentais inatas a cor amarela do pólen e ao seu contraste com as cores das pétalas, ambas relacionadas com o uso do pólen como alimento (Papiorek et al., 2016). As abelhas inexperientes, por exemplo, são altamente atraídas por cores contrastante (Burger et al., 2010).

### O estaminódio tem seu próprio cheiro e papel preponderante na sinalização de *Jacaranda rugosa*

Os voláteis florais majoritários emitidos pelos tricomas glandulares presentes no estaminódio e pela corola de *J. rugosa* estão relacionados à defesa química e atração de polinizadores, respectivamente. Sugerimos que os tricomas glandulares estejam protegendo os tecidos de temperaturas extremas, reduzindo os danos causados pelo calor, como radiações causadas pela luz UV (Huttunen et al., 2010, Mershon et al., 2015), além de produzirem metabólitos secundários que desempenham papéis defensivos e fisiológicos contribuindo para a aptidão da planta (Holeski et al., 2010, 2013; Meira et al., 2014; Huchelmann et al., 2017; Tissier et al., 2017; Liu et al., 2019; Eguigure et al., 2020). Dentre os VOCs encontrados em *J. rugosa*, e suas funções nas relações ecológicas planta-polinizador, o Benzaldeído atua na atração de polinizadores (Zito et al., 2019), enquanto o E-Cinamaldeído e o E-Cariofileno atuam na defesa da planta, ao repelir visitantes florais não desejados (Junker e Blüthgen, 2010), com ação anti-fúngica (Domingos-Melo et al., 2020) e anti-bacteriana (Huang et al., 2012), respectivamente.

As abelhas têm sido atraídas por uma ampla variedade de odores, a partir do reconhecimento do recurso floral e da percepção e aprendizagem de diferentes padrões de VOCs (Dobson, 2006; Burger et al., 2010; Milet-Pinheiro et al., 2012), que sinalizam a presença de alimento (pólen e/ou néctar). Além de provocar respostas positivas nas abelhas (Dötterl e Vereecken, 2010; Gervasi et al., 2017; Knauer e Schiestl, 2017), os VOCs promovem a constância floral dos visitantes (Varassin e Amaral-Neto, 2014). Os polinizadores geralmente associam os VOCs a outras características florais (Dötterl e Vereecken, 2010) associadas ao mecanismo de polinização (Pinheiro et al., 2014; Shimizu et al., 2014).

### Estaminódio como o centro morfológico da flor promovendo ajuste para a polinização por Apidae

As flores de *J. rugosa* são caracterizadas pela polinização nototribica, devido à curvatura na parte superior da corola que permite a transferência de pólen no dorso do polinizador. A baixa inacurácia observada nas estruturas reprodutivas de *J. rugosa* mostrou um alto grau de precisão no local onde o pólen é depositado. Suas flores bilabiadas escondem as anteras sob o lábio superior, longe da fonte do néctar, enquanto deposita o pólen na linha dorsal das abelhas, limitando assim, a perda de pólen por meio da limpeza (Claßen-Bockhoff,

2007). Além disso, *J. rugosa* apresenta filetes fusionados na base com o tubo da corola, e suas pétalas fusionadas formam um tubo floral e um estreitamento na altura da câmara nectarífera, que resulta em um mecanismo preciso de deposição de pólen sobre o corpo dos polinizadores. Considerando que a integração de partes florais que funcionam juntas é uma maneira de otimizar a polinização (Armbruster et al., 2004), a fusão das peças, bem como, a integração estrutural das flores, contribuem para a acurácia floral de *J. rugosa* (Armbruster et al., 2009). O maior número de pólen encontrado na porção dorsal do tórax das abelhas indica que as anteras demonstraram ser consideravelmente precisas no contato com os polinizadores, já o pólen interespecífico encontrado em regiões do corpo das abelhas que fazem contato com o estigma, demonstra uma possível infidelidade dessas abelhas às flores de *J. rugosa*. Embora a flor de *J. rugosa* apresente especialização fenotípica, os polinizadores não demonstram fidelidade floral, visitando outras espécies no entorno. Os tricomas glandulares do estaminódio, que estão presentes em todas as espécies do gênero *Jacaranda* (Gentry e Morawetz, 1992; Guimarães et al., 2008; Lohmann et al., 2018), são considerados a primeira linha de defesa contra estresses bióticos e abióticos, por desempenharem papéis ecológicos importantes como atração de polinizadores e proteção contra herbívoros e patógenos (Liu et al., 2019). A presença de pilosidades na entrada da câmara nectarífera funciona como uma barreira que impede que abelhas de língua curta tenham acesso ao recurso (Milet-Pinheiro e Schlindwein, 2009a).

A acurácia semelhante exibida pelas flores de *J. rugosa* entre o local de deposição e remoção de pólen pelas abelhas indica que há um ajuste mecânico recíproco. Embora a inacurácia não tenha apresentado efeito sobre a presença de grãos de pólen no corpo da abelha, a quantidade de pólen foi afetada pela inacurácia, indicando que quanto menor a inacurácia, maior quantidade de grãos de pólen encontrada. A correspondência mecânica entre o corpo do polinizador e da flor é fundamental para uma polinização bem-sucedida (Armbruster et al., 2014; Domingos-Melo et al., 2020), como geralmente ocorre nas flores com especialização fenotípica, que mostram maior precisão e eficácia da transferência de pólen (Alves-dos-Santos et al., 2016). A posição das estruturas reprodutivas é a principal característica floral que determina a transferência de pólen interespecífico, podendo influenciar nas cargas de pólen sobre os visitantes florais (Fang e Huang, 2013). O comportamento observado em algumas abelhas do gênero *Euglossa*, de pairar diante da abertura floral antes de entrar na corola, indica que a abelha pode estar avaliando a disponibilidade do recurso floral, já que as plantas hospedeiras são reconhecidas por algumas

espécies de abelhas (Burger et al., 2010). No entanto, ao realizar visitas seguidas a outras flores de um mesmo indivíduo, essas abelhas podem estar contribuindo para a geitonogamia. A especialização floral associada ao comportamento dos polinizadores se torna uma contribuição importante para o sucesso reprodutivo da maioria das espécies de Bignoniaceae que dependem da polinização cruzada (Gentry, 1974), considerando que flores especialistas aumentam a acurácia na transferência de grãos de pólen e diminuem a ação de antagonistas (Rech et al., 2014).

Portanto, para acessar o recurso na corola tubular de *J. rugosa*, são necessárias características morfológicas (dimensões do corpo/língua), e comportamento intrafloral adequado (Pinheiro et al., 2014; Shimizu et al., 2014), considerando que nem todos os visitantes florais são polinizadores importantes e eficazes (Stebbins 1970; Ne'eman et al. 2010). Os polinizadores de *J. rugosa* são abelhas de médio e grande porte e de língua longa, uma vez que, abelhas de pequeno porte e com línguas menores que 11 mm não conseguiria tocar as estruturas reprodutivas com a porção dorsal do tórax, nem acessar o néctar produzido na câmara nectarífera (Milet-Pinheiro e Schlindwein, 2009a). Além desses atributos morfológicos, a morfologia floral se ajusta no corpo da abelha, e esta realiza a coleta incidental de pólen enquanto se desloca (Bohart e Nye, 1960; Portman et al., 2019) pelos tricomas glandulares presentes no estaminódio. Em alguns sistemas de polinização, o comprimento da peça bucal e a dimensão corpórea do polinizador têm sido associados à eficácia da polinização (More et al., 2012; Miller et al., 2014; Palacios et al., 2019).

É interessante registrar que *J. rugosa* apresenta um traço floral que promove um ajuste preciso entre a flor e o polinizador, reduzindo a inacurácia causada pelo movimento dos polinizadores na doação e remoção de pólen. O estaminódio de *J. rugosa* está posicionado em local oposto ao dos estames férteis, como uma estratégia de proteção contra a desidratação dos grãos de pólen, tornando-os menos expostos ao sol, vento, e ar frio (Pacini et al., 2006). Além de causar a redução do espaço no interior da corola, está funcionalmente associado às estruturas florais essenciais para a polinização, como as anteras e o estigma. A importância do estaminódio para a polinização de *J. rugosa* pode ser observada ao analisarmos o efeito da remoção dessa estrutura através da manipulação do fenótipo masculino. Esse resultado é semelhante ao reportado por Milet-Pinheiro e Schlindwein (2009), ao medirem o efeito da remoção do estaminódio na polinização de *J. rugosa*, e constatar que sua ausência é percebida pelas abelhas. Nossos resultados corroboram com os reportados por Guimarães et al. (2008), nos quais, observaram que os estigmas de *Jacaranda oxyphylla* tiveram menor deposição de

pólen após a remoção do estaminódio. No presente estudo, destacamos que o estaminódio é uma estrutura tão essencial para a planta, quanto para a abelha, e na ausência dessa estrutura, é improvável que ocorra a polinização, visto que serve de acesso para o polinizador obter o recurso, enquanto a porção dorsal do tórax faz contato com as estruturas reprodutivas da flor.

O estaminódio de *J. rugosa*, funciona, portanto, como o centro morfológico da flor, fazendo a integração de todas as partes florais, exercendo uma função de ajuste, na qual, as flores são polinizadas com a abelha em trânsito na busca pelo recurso. Em geral, a morfologia dos estaminódios em algumas famílias de angiospermas mostra muita variação, podendo envolver diferentes funções na polinização (Zhang et al., 2020), que podem ser resumidas em: função nutricional (produzindo suprimento de alimentos), função de atração (exibindo cores ou odores), e função estrutural (desencadeando mecanismos de dispersão de pólen, apresentadores secundários de pólen, obstáculos para autopolinização) (Decraene e Smets, 2001). Algumas dessas funções já foram atribuídas aos estaminódios presentes nas espécies do gênero *Jacaranda* (Bittencourt Jr e Semir, 2006; Yanagizawa e Maimoni-Rodella, 2007), porém, a função de ajuste e mimetismo de pólen, estão sendo reportadas aqui pela primeira vez no gênero.

#### Alta eficiência de polinizadores gera limitação na função feminina de *Jacaranda rugosa*

Ao medir o efeito de pólen interespecífico que chega aos estigmas de *J. rugosa*, observamos que embora haja uma pequena deposição de pólen interespecífico nos estigmas, não houve diferença significativa entre os tratamentos, indicando que o sistema reprodutivo de *J. rugosa* não foi afetado, já que não houve diferença significativa entre o número de frutos formados nos experimentos de polinizações manuais cruzada e mista. Além disso, a baixa formação de frutos observada no experimento de polinização natural/controle é confirmada pela ausência de pólen na maioria (60%) dos estigmas coletados.

Milet-Pinheiro e Schlindwein (2009a) reportaram que a baixa frutificação natural em *J. rugosa* pode ser decorrente de sua autoincompatibilidade, fechamento estigmático definitivo após deposição de pólen coespecífico, e alta taxa de geitonogamia. Além disso, a baixa formação de frutos é observada na maioria das espécies de *Jacaranda* (Vieira et al., 1992; Guimarães et al., 2008; Maués et al., 2008; Milet-Pinheiro e Schlindwein, 2008; Bittencourt Jr, 2019) e de outras Bignoniaceae (Bittencourt e Semir, 2004; 2005; Gandolphi e Bittencourt, 2010; Alves et al., 2013, Bittencourt et al., 2003, 2011; Sampaio et al., 2016).

O aborto de frutos ainda pequenos na família Bignoniaceae é atribuído à carência nutricional (Gentry, 1974a), fato é entendido como uma resposta adaptativa aos recursos disponíveis à planta (Bawa, 1984), sendo o conjunto de sementes limitado pela predação ou danos causados pelo clima. Além disso, a fertilização insuficiente pode afetar os óvulos do indivíduo, flores ou inflorescências de uma planta (em uma única estação ou durante toda a vida), e inclusive populações (Burd, 1994). Alguns fatores podem ainda, estar contribuindo para a baixa frutificação de *J. rugosa*, como o aumento de temperatura de ecossistemas quentes e secos como a Caatinga, que podem comprometer a atração dos polinizadores (Caruso, 2006; Teixido e Valadares, 2014).

### Conclusão

Em resumo, demonstramos que o estaminódio de *J. rugosa* é uma estrutura multifuncional com 1) função de ajuste, por estabelecer conexão com todas as partes florais, reduzindo o espaço no interior da corola, promovendo precisão na remoção e deposição de pólen do corpo do polinizador. 2) apresenta mimetismo de pólen através da coloração amarelo UV-absorvente dos tricomas glandulares que, e a partir do contraste com a corola, sinalizam a presença de recurso, atuando como atrativo aos polinizadores e 3) produz compostos voláteis, que além de atrair polinizadores, também atua na defesa da planta.

As abelhas polinizadoras não demonstraram fidelidade floral, já que não restringiram suas visitas apenas às flores de *J. rugosa*. No entanto, a especialização fenotípica das flores de *J. rugosa* mostrou eficiência na deposição e remoção de pólen, e o sucesso reprodutivo da espécie não foi afetado. Em virtude de ser autoincompatível, *J. rugosa* é inteiramente dependente da polinização cruzada. Em vez de investir em um display floral com muitas flores para atrair polinizadores, a planta explora outros recursos, florescendo sincronicamente com o período de atividade das abelhas, e desenvolveu adaptações morfofisiológicas de especialização a um grupo específico de polinizadores.

### **Agradecimentos**

Agradecemos a FACEPE (Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia de Pernambuco) pelo financiamento da Pesquisa, ao PELD/Catimbau (Projeto de Pesquisa Ecológica de Longa Duração) pela permissão e apoio logístico para realização do projeto no Parque Nacional do Catimbau, e aos colegas do laboratório de Biologia Floral e Reprodutiva – Polinizar, do CB (Centro de Biociências) da UFPE (Universidade Federal de Pernambuco).

## Referências Bibliográficas

- Abràmoff, M.D., Magalhães, P.J., Ram, S.J., 2004. Image processing with ImageJ. *Biophotonics international*. 11 (7), 36-42.
- Alcantara, S., Lohmann, L.G., 2010. Evolution of floral morphology and pollination systems in Bignoniaceae (Bignoniaceae). *American Journal of Botanic*. 97 (5), 782–796. <https://doi.org/10.3732/ajb.0900182>.
- Alcantara, S., Lohmann, L.G., 2011. Contrasting phylogenetic signals and evolutionary rates in floral traits of Neotropical lianas. *Biological Journal of the Linnean Society*. 102 (2), 378–390. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2010.01567.x>.
- Alonso, C., Vamosi, J.C., Knight, T.M., Steets, J.A., Ashman, T., 2010. Is reproduction of endemic plant species particularly pollen limited in biodiversity hotspots? *Oikos*. 119 (7), 1192-1200. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.18026.x>.
- Alves-dos-Santos, I., Silva, C.I., Pinheiro, M., Kleinert, A.M.P., 2016. When a floral visitor is a pollinator? *Rodriguésia*. 67 (2), 295- 307. <http://doi.org/10.1590/2175-7860201667202>.
- Alves, M.F., Duarte, M.O., Oliveira, P.E., Sampaio, D.S., 2013. Self-sterility in the hexaploid *Handroanthus serratifolius* (Bignoniaceae), the national flower of Brazil. *Acta Botanica Brasilica*. 27 (4), 714-722. <http://doi.org/10.1590/S0102-33062013000400010>.
- Andrade, K.V.S. A., Rodal, M.J.N., Lucena, M.F.A., Gomes, A.P.S., 2004. Composição florística de um trecho do Parque Nacional do Catimbau, Buíque, Pernambuco – Brasil. *Hoehnea*. 31 (3), 337–348.
- Arceo-Gómez, G., Ashman, T., 2011. Heterospecific pollen deposition: does diversity alter the consequences? *New Phytologist*. 192 (3), 738–746. <http://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03831.x>.
- APAC (Agência Pernambucana de Águas e Clima), 2017. <http://www.apac.pe.gov.br/meteorologia/monitoramento-pluvio.php>. Acesso em: 05/fev.

- Armbruster, W.S., Di Stilio, V.S., Tuxill, J.D., Flores, T. C., Velásquez Runk, J.L., 1999. Covariance and decoupling of floral and vegetative traits in nine neotropical plants: a re-evaluation of Berg's correlation pleiades concept. *American Journal of Botany*, 86 (1), 39-55. PMID:21680344. <https://doi:10.2307/265695>.
- Armbruster, W.S., Pélabon, C., Hansen, T.F., Mulder, C.P.H., 2004. Floral integration, modularity, and precision: distinguishing complex adaptations from genetic constraints. In: Pigliucci, M, Preston, K (eds.), *Phenotypic Integration: Studying the Ecology and Evolution of Complex Phenotypes*, Oxford University Press, Oxford, UK. pp. 23-49.
- Armbruster, W.S., Pérez-Barrales, R., Arroyo, J., Edwards, M.E., Vargas, P., 2006. Three-dimensional reciprocity of floral morphs in wild flax (*Linum suffruticosum*): a new twist on heterostyly. *New Phytologist*, 171 (3), 581- 590.  
<https://doi.10.1111/j.1469-8137.2006.01749.x>.
- Armbruster, W.S., Hansen, T.F., Pélabon, C., Pérez-Barrales, R., Maad, J., 2009. The adaptive accuracy of flowers: measurement and microevolutionary patterns. *Annals of Botany* 103 (9), 1529-1545. <https://doi:10.1093/aob/mcp095>.
- Armbruster, W.S., 2014. Floral specialization and angiosperm diversity: phenotypic divergence, fitness trade-offs and realized pollination accuracy. *AoB Plants*. 6. <https://doi.10.1093/aobpla/plu003>.
- Armbruster, W.S., Corbet, S.A., Vey, A.J.M., Liu, S.J., Huang, S.Q., 2014. In the right place at the right time: *Parnassia* resolves the herkogamy dilemma by accurate repositioning of stamens and stigmas. *Annals of Botany*, 113 (1), 97-103.  
<https://doi.10.1093/aob/mct261>.
- Armbruster, W.S., Shi, X.Q., Huang, S.Q., 2014. Do specialized flowers promote reproductive isolation? Realized pollination accuracy of three sympatric *Pedicularis* species. *Annals of Botany*. 113 (2), 331-340. <https://doi.10.1093/aob/mct187>.
- Armisen, R., Galatas, F., 2009. Agar. In: Williams, P.A., Phillips, G.O. (eds.), *Handbook of Hydrocolloids*. Woodhead Publishing: Cambridge, U.K., pp. 807-828.

- Bawa, K.S., Webb, C.J., 1984. Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. *American Journal of Botany*. 71 (5), 737-751. <https://doi.10.2307/2443371>.
- Berg, R.L., 1960. The ecological significance of correlation pleiades. *Evolution* 14 (2), 171-180. <https://doi.10.1111/j.1558-5646.1960.tb03076.x>.
- Bernhardt, P., 2005. Pollen transport and transfer by animal pollinators. In: Dafni, A, Kevan, PG, Husband, BC (Eds.). *Practical pollination biology*. Enviroquest, Ltd., Cambridge. pp. 371-380.
- Bischoff, M., Raguso, R. A., Jürgens, A., Campbell, D. R., 2015. Context-dependent reproductive isolation mediated by floral scent and color. *Evolution*. 69 (1). <https://doi.10.1111/evo.12558>
- Bittencourt Jr, N.S., Gibbs, P.E., Semir, J., 2003. Histological study of post-pollination events in *Spathodea campanulata* Beauv. (Bignoniaceae), a species with late-acting self incompatibility. *Annals of Botany*. London 91 (7), 827-834. <https://doi.10.1093/aob/mcg088>.
- Bittencourt Jr, N.S., Pereira Jr, E.J., São-Thiago, P.S., Semir, J., 2011. The reproductive biology of *Cybistax antisiphilitica* (Bignoniaceae), a characteristic tree of the South American savannah-like “Cerrado” vegetation. *Flora*. 206 (10), 872-886. <https://doi.10.1016/j.flora.2011.05.004>.
- Bittencourt Jr, N.S., Semir, J., 2004. Pollination biology and breeding system of *Zeyheria montana* (Bignoniaceae). *Plant Systematics and Evolution*. 247(3-4), 241-254. <https://doi.org/10.1007/s00606-004-0142-2>.
- Bittencourt Jr, N.S., Semir, J., 2005. Late-acting self-incompatibility and other breeding systems in *Tabebuia* (Bignoniaceae). *International Journal of Plant Sciences*. 166 (3), 493-506. <https://doi.0,1086/428.758>.
- Bittencourt Jr, N.S., Semir, J., 2006. Floral biology and late-acting selfincompatibility in *Jacaranda racemosa* (Bignoniaceae). *Australian Journal of Botany*. 54 (3), 315-324. <https://doi.10.1071/BT04221>.
- Bittencourt Jr, N.S., 2019. Reproductive systems and low outbreeding barriers between *Jacaranda cuspidifolia* and *J. mimosifolia* (Jacarandaeae, Bignoniaceae). *Nordic Journal of Botanic*. 37 (11). <https://doi.10.1111/njb.02558>.

- Bohart, G.E., Nye, W.P., 1960. Insect pollinators of carrots in Utah. Utah Agricultural Experiment Station Bulletin. 419, 1-16.
- Burd, M., 1994. Bateman's principle and plant reproduction: the role of pollen limitation in fruit and seed set. *The Botanical Review*. 60 (1), 83-139. <https://doi.10.1007/BF02856594>.
- Bray, J. R., Curtis, J.T., 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs*. 27, pp. 325-349.
- Burger, H., Dötterl, S., Ayasse, M., 2010. Host-plant finding and recognition by visual and olfactory floral cues in an oligolectic bee. *Functional Ecology*. 24(6), 1234-1240. <https://doi.10.1111/j.1365-2435.2010.01744.x>.
- Caruso, C.M., 2006. Plasticity of inflorescence traits in *Lobelia siphilitica* (Lobeliaceae) in response to soil water availability. *American Journal of Botany*. 93 (4), 531-538. <https://doi.10.3732 / ajb.93.4.531>.
- Cavalcanti, L.C.S., Corrêa, A.C.B., 2014. Pluviosity in Catimbau National Park (Pernambuco): Its Determinants and their effects on the Landscape. *Geografia (Londrina)*. 23 (2), 133-156. <http://doi.10.5433/24471747.2014v23n2p133>.
- 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 (5), 533-543. <https://doi.10.1007/BF00199331>.
- Chittka, L., 1996. Optimal sets of color receptors and color opponent systems for coding of natural objects in insect vision. *Theoretical Biology Journal*. 181 (2), 179-196. <https://doi.10.1006/jtbi.1996.0124>.
- Chittka, L., Kevan, P.G., 2005. Flower colour as advertisement. In: Dafni, A, Kevan PG, Husband BC (eds.), *Practical pollination biology*. Cambridge: Enviroquest Ltd, pp. 157-196.
- Dobson, H.E.M., 2006. Relationship between floral fragrance composition and type of pollinator. In: Dudareva, N, Pichersky, E (eds.), *Biology of floral scent*. Boca Raton, FL, USA: CRC Press, pp. 147-198.
- Domingos -Melo, A., Milet-Pinheiro, P., Navarro, D.M.A.F., Lopes, A.V., Machado, I.C., 2020. It's raining fragrant nectar in the Caatinga: evidence of nectar olfactory signaling in bat-pollinated flowers. *Ecology*. 101(3), e02914. <https://doi.10.1002/ecy.2914>.

- Dötterl, S., Jürgens, A., 2005. Spatial fragrance patterns in flowers of *Silene latifolia*: lilac compounds as olfactory nectar guides?.  
Plant Systematics and Evolution. 255 (1-2), 99-109. <https://doi.10.1007/s00606-005-0344-2>.
- Dötterl, S., Wolfe, L.M., Jürgens A., 2005. Qualitative and quantitative analyses of flower scent in *Silene latifolia*. Phytochemistry. 66, 203-213.
- Dötterl S., Vereecken, N, J., 2010. The chemical ecology and evolution of bee–flower interactions: a review and perspectives. Canadian Journal of Zoology. 88 (7), 668-697. <https://doi.10.1139/Z10-031>.
- Dyer, A.G., Chittka L., 2004. Fine colour discrimination requires differential conditioning in bumblebees. Naturwissenschaften. 91 (5), 224-227. <https://doi.10.1007/s00114-004-0508-x>.
- Eguigure, S.B., Nguyen, H.A., Caldwell, A., Nolin, K.A., Wu, C.A., 2020. Convergence of glandular trichome morphology and chemistry in two montane monkey flower (*Mimulus*, Phrymaceae) species. Flora. 265 (4). <https://doi.10.1016/j.flora.2020.151567>.
- Fægri, K. , van der Pijl, L., 1979. Principles of pollination ecology. 3 ed. London, Pergamon Press.
- Fang, Q., Huang, S-Q., 2013. A directed network analysis of heterospecific pollen transfer in a biodiverse community. Ecology. 94 (5), 1176-1185. <https://doi.10.1890/12-1634.1>.
- Fenster, C. B., Marten-Rodriguez, S. 2007. Reproductive assurance and the evolution of pollination specialization. International Journal of Plant Sciences. 168 (2), 215-228. <https://doi.10.1086/509647>.
- Fournier, L.A., 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. Turrialba. 24 (4), 422-423.
- Gandolphi, G., Bittencourt Jr, N.S., 2010. Sistema reprodutivo do Ipê-Branco: *Tabebuia roseo-alba* (Ridley) Sandwith (Bignoniaceae). Acta Bot. Bras. 24 (3), 840-851. <http://doi.10.1590/S0102-33062010000300026>.
- Gentry, A.H., 1974a. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. Biotropica, 6 (1), 64-68. <https://doi.10.23072989698>.

- Gentry, A.H., 1974b. Coevolutionary patterns in Central American Bignoniaceae. *Anais do Jardim Botânico do Missouri, Botanical Garden*. 61 (3), 728-759. <https://doi.10.2307/2395026>.
- Gentry, A.H., 1976. Bignoniaceae of southern Central America: distribution and ecological specificity. *Biotropica*. 8 (2), 117-131. <https://doi.10.2307/2989632>.
- Gentry, A.H., 1980. Bignoniaceae. *Flora Neotropica, Monograph*. The New York Botanical Garden. 25 (1). <https://www.jstor.org/stable/i400020>.
- Gentry, A.H., 1982. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the andean orogeny? *Anais do Jardim Botânico do Missouri Botanical Garden*. 69 (3), 557-593. <https://doi.10.2307/2399084>.
- Gentry, A.H., 1990. Padrões evolutivos em Bignoniaceae neotropicais. *Memórias do Jardim Botânico de Nova York*. 55, 118-129.
- Gentry, A.H., 1992. Bignoniaceae: Part II (Tribe Tecomeae). *Flora Neotropica*. 25 (2), 1-370. <http://www.jstor.org/stable/4393739>.
- Gentry, A.H., Morawetz, W., 1992. *Jacaranda*. In: Gentry, A. Bignoniaceae Part II. Tribe Tecomeae. *Flora Neotropica*. 25 (2), 51–105.
- Gervasi, D.D.L., Selosse, M-A., Sauve, M., Francke, W., Vereecken, N.J., Cozzolino, S., Schiestl, F.P., 2017. Floral scent and species divergence in a pair of sexually deceptive orchids. *Ecology and Evolution*. 7 (15), 6023-6034. <https://doi.10.1002/ece3.3147>.
- Gottsberger, G., Silberbauer-Gottsberger, I., 2006. Life in the Cerrado: a South American tropical seasonal ecosystem. Pollination and seed dispersal. Ulm, Germany. Reta Verlag. Vol. 2, 385 p.
- Guimarães, E., DI Stasi, L.C., Maimoni-Rodella., 2008. Pollination Biology of *Jacaranda oxyphylla* with an Emphasis on Staminode Function. *Annals of Botany - London* 102: 699-711. <http://dx.doi.10.1093/aob/mcn152>.
- Harrell, Jr., F.E., Harrell, Jr., M.F.E., 2017. Package ‘Hmisc’. R Foundation for Statistical Computing.
- Hoiss, B., Krauss J., Potts S.G., Roberts S., Steffan-Dewenter I., 2012. Altitude acts as an environmental filter on phylogenetic composition, traits and diversity in bee communities. *Proceedings of the Royal Society B*, 279 (1746), 4447–4456. <https://doi.10.1098/rspb.2012.1581>.

- Holeski, L.M., Chase-Alone, R., Kelly, J.K., 2010. The genetics of phenotypic plasticity in plant defense: trichome production in *Mimulus guttatus*. *Am. Nat.* 175 (4), 391-400. <https://doi.org/10.1086/651300>.
- Holeski, L.M., Keefover-Ring, K., Bowers, M.D., Harnenz, Z.T., Lindroth, R.L., 2013. Patterns of phytochemical variation in *Mimulus guttatus* (yellow monkey flower). *Journal of Chemical Ecology*. 39 (4), 525–536. <https://doi.org/10.1007/s10886-013-0270-7>.
- Huang, M., Sanchez-Moreiras, A.M., Abel, C., Sohrabi, R., Lee, S., Gershenzon, J., Tholl, D., 2012. The major volatile organic compound emitted from *Arabidopsis thaliana* flowers, the sesquiterpene (E)- $\beta$ -caryophyllene, is a defense against a bacterial pathogen. *New Phytologist*. 193 (4), 997-1008. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.04001.x>.
- Huchelmann, A., Bountry, M., Hachez, C., 2017. Plant glandular trichomes: natural cell factories of high biotechnological interest. *Plant Phys.* 175 (1), 6-22. <https://doi.org/10.1104/pp.17.00727>.
- Huttunen, P., Kärkkäinen, K., Løe, G., Rautio, P., Ågren, J., 2010. Leaf trichome production and responses to defoliation and drought in *Arabidopsis lyrata* (Brassicaceae). *Annles Botanici Fennici*. 47 (3), 199-207. <https://doi.org/10.5735/085.047.0304>.
- Jackman, S., Tahk, A., Zeileis, A., Maimone, C., Fearon, J., Meers, Z., 2020. Package pscl. Political Science Computational Laboratory. Versão 1.5.5. [cran.r-project.org/web/packages/pscl/pscl](https://cran.r-project.org/web/packages/pscl/pscl).
- Junker, R.R., Blüthgen, N., 2010. Floral scents repel facultative flower visitors, but attract obligate ones. *Annals of Botany*, 105 (5), 777-782. <https://doi.org/10.1093/aob/mcq045>.
- Knauer, A.C., Schiestl, F.P., 2014. Bees use honest floral signals as indicators of reward when visiting flowers. *Ecology Letters*. 18 (2), 135-143. <https://doi.org/10.1111/ele.1238>.
- Knauer, A.C., Schiestl, F.P., 2017. The effect of pollinators and herbivores on selection for floral signals: a case study in *Brassica rapa*. *Evolutionary Ecology*. 31 (2), 285-304. <https://doi.org/10.1007/s10682-016-9878-8>.
- Knudsen, J.T., Gershenzon, J., 2006. The chemical diversity of floral scent. In: *Biology of Floral Scent* (eds. Dudareva, N., Pichersky, E). *Biology of Plants Volatile*. CRC Press, Boca Raton. pp. 27-52. <https://doi.org/10.1201/9780429455612>.

- Kyogoku, D., 2015. Reproductive interference: ecological and evolutionary consequences of interspecific promiscuity. *Population Ecology*. 57 (2), 253-260. <https://doi.10.1007/s10144-015-0486-1>.
- Larue, A. C., Raguso, R. A., Junker, R. R., 2016. Experimental manipulation of floral scent bouquets restructures flower–visitor interactions in the field. *Journal of Animal Ecology*. 85 (2), 396-408.
- Liu, Y., Jing, S.H., Luo, S.H., Li, S.H., 2019. Non-volatile natural product sinplant glandular trichomes: chemistry, biological activities and biosynthesis. *Natural Product Reports*. 36 (1), 626-665. <https://doi.10.1039/C8NP00077H>
- Lohmann, L.G., Bell, C., Calio, M.F., Winkworth, R., 2013. Pattern and timing of biogeographic history in the Neotropical tribe Bignonieae (Bignoniaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*. 171 (1), 154-170. <https://doi.10.1111/j.10958339.2012.01311.x>.
- Lohmann, L., Firetti, F., Gomes, B.M., 2018. Flora das cangas da Serra dos Carajás, Pará, Brasil: Bignoniaceae. *Rodriguésia*. 69 (3), 2175-7860. <http://doi.10.1590/2175-7860201869313>.
- Lunau, K., 1995. Notes on the colour of pollen. *Plant Syst Evol*. 198, 235–252.
- Lunau, K., 2000. The ecology and evolution of visual pollen signals. *Plant Systematics and Evolution*. 222 (1-4), 89- 111. <https://doi.10.1007/BF00984097>.
- Lunau, K., 2007. Stamens and mimic stamens as components of floral colour patterns. *Botanische Jahrbücher für Systematik*. 127 (1), 13–41. <https://doi.10.1127 / 0006-8152 / 2006 / 0127-0013>.
- Lunau, K., Unseld, K., Wolter, F., 2009. Visual detection of diminutive floral guides in the bumblebee *Bombus terrestris* and in the honey bee *Apis mellifera*. *Jornal de Fisiologia Comparada A*. 195 (12), 1121–1130. <https://doi.10.1007 / s00359-009-0484-x>.
- Lunau, K., 2011. *Mimikry und Nachahmung bei Pflanze, Tier und Mensch*. ISBN 978-3-86312-711-4.
- Lund, U., Agostinelli, C., Arai, H., Gagliardi, A., Portugues, E.G., Giunchi, D., Irisson, J., Pocernich, M., Rotolo, F., 2017. *Circular Statistics*. Versão 0.4-93.

- Maia, R., White, T., Eliason, C., Bitton, P.P., 2017. Perceptual analysis, visualization and organization of spectral color data 25/06/2017. in R.<http://cran.r-project.org>.
- Maués, M.M., Oliveira, P.E.A.M., Kanashiro, M., 2008. Pollination biology in *Jacaranda copaia* (Aubl.) D. Don. (Bignoniaceae) at the “Floresta Nacional do Tapajós”, Central Amazon, Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*. 31 (3) 517-527. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042008000300015>.
- Meira, R.M.S.A., Francino, D.M.T., Ascensão, L., 2014. Oleoresin trichomes of *Chamaecrista dentata* (Leguminosae): Structure, function and secretory products. *International Journal of Plant Sciences*. 175 (3), 336-345. <https://doi.org/10.1086/673538>.
- Menzel, R., Backhaus, W., 1991. Colour vision in insects. In: Gouras P (ed) *The perception of colour, Vision and visual dysfunction* Macmillan Press, London. vol 6. pp 262–293.
- Mershon, J.P., Becker, M., Bickford, C.P., 2015. Linkage between trichome morphology and leaf optical properties in New Zealand alpine *Pachycladon* (Brassicaceae). *Jornal de Botânica da Nova Zelândia*. 53 (3), 175-182. <https://doi.org/10.1080/0028825X.2015.1042486>.
- Milet-Pinheiro, P., Schlindwein, C., 2009. Pollination in *Jacaranda rugosa* (Bignoniaceae): euglossine pollinators, nectar robbers and low fruit set. *Plant Biology*. 11 (2), 131-141. <https://doi.10.1111/j.1438-8677.2008.00118.x>.
- Milet-Pinheiro, P., Schlindwein, C., 2009. Permanent stigma closure in Bignoniaceae: Mechanism and implications for fruit set in self-incompatible species. *Flora*. 204 (1), 82-88. <https://doi.10.1016/j.flora.2007.11.006>.
- Milet-Pinheiro, P., Ayasse, M., Schlindwein, C., Dobson, H.E.M., Dötterl, S., 2012. Host location by visual and olfactory foral cues in an oligolectic bee: innate and learned behavior. *Behavioral Ecology* 23 (3), 531- 538. <https://doi.10.1093/beheco/arr219>.
- Miller, T.J., Raguso, R.A., Kay, K.M., 2014. new adaptation to the pollinators of hawkmoth *Clarkia* reduces efficiency, not attraction of diurnal visitors. *Annals of Botany* 113 (2), 317-329. <https://doi.10.1093/aob/mct237>.

- Minaar, C., Anderson, B., de Jager, M.L., Karron, J.D., 2019. Plant–pollinator interactions along the pathway to paternity. *Annals of Botany* XX. 1–21. <https://doi.org/10.1093/aob/mcy167>.
- Mitchell, R. J., Karron, J. D., Holmquist, K. G., Bell, J. M., 2004. The influence of *Mimulus ringens* floral display size on pollinator visitation patterns. *Functional Ecology*. 18 (1), 116-124. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2004.00812.x>.
- Moré, M., Amorim, F.W., Benitez-Vieyra, S., Medina, A., Sazima, M., Cocucci, A.A., 2012. Armament imbalances: match and mismatch in plant-pollinator traits of highly specialized long-spurred orchids. *PlosONE*. 7 (7), 1-9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0041878>.
- Morales, C. L., Traveset, A., 2008. Interspecific Pollen Transfer: Magnitude, Prevalence and Consequences for Plant Fitness. *Critical Reviews in Plant Sciences*. 27 (4), 221–238. <https://doi.org/10.1080/07352680802205631>
- Morellato, L.P.C., Alberti, L.F., Hudson, I.L., 2010. Applications of circular statistics in plant phenology: a case studies approach. *Phenological Research*. Cap. 16, pp 339-359. [https://doi.org/10.1007/978-90-481-3335-2\\_16](https://doi.org/10.1007/978-90-481-3335-2_16).
- Murren, C. J., 2002. Phenotypic integration in plants. *Plant Species Biology*. 17 (2-3), 89-99. <https://doi.org/10.1046/j.1442-1984.2002.00079.x>.
- Ne’eman, G., Jürgens, A., Newstrom-Lloyd, L., Potts, S.G., Dafni, A., 2010. A framework for comparing pollinator performance: effectiveness and efficiency. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 85 (3), 435-451. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00108.x>.
- Ollerton, J., Killich, A., Larborn, E., Watts, S., Whiston, M., 2007. Multiple meanings and modes: on the many ways to be a generalist flower. *Taxon*. 56 (3), 717-728. <https://doi.org/10.2307/25065856>.
- Ollerton, J., Alarcón, R., Waser, N.M., Price, M.V., Watts, S., Cranmer, L., Hingston, A., Peter, C.I., Rotenberry, J., 2009. A global test of the pollination syndrome hypothesis. *Annals of Botany*. 103 (9), 1471-1480. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp031>.
- Nayak, A.K., Hasnain, M.d. S., Pal, D., 2019. Natural polymers for pharmaceutical applications: Marine and microbiologically derived polymers. Apple Academic Press. 2 (1), 218 p. ASIN:B07Z6QH5W5.

- Osche, G., 1979. Zur evolution optischer signale bei blühenpflanzen. *Biologie in Unserer Zeit*. 9 (6), 161-170. <https://doi.10.1002/biuz.19790090604>.
- Osche, G., 1983a. Optische signale in der coevolution von pflanze und tier. *Ber Deutsch Bot Ges*. 96 (1), 1-27. <https://doi.10.1111/j.1438-8677.1983.tb03220>.
- Osche, G., 1983b. Zur evolution optischer signale bei flanze tier und mensch. *Ernst-Haeckel-Vorlesung e Universidade Friedrich-Schiller Jena, Jena*. pp. 4-35.
- Pacini, E., Guarnieri, M., Nepi, M., 2006. Pollen carbohydrates and water content during development, presentation, and dispersal: a short review. *Protoplasma*. 228 (1-3) 73-77. <https://doi.10.1007/s00709-006-0169-z>.
- Palacios, J.A.P., Soteras, F., Cocucci, A.A., 2019. Mechanical fit between flower and pollinators in relation to realized precision and accuracy in the hummingbird-pollinated *Dolichandra cynanchoides*. *Biological Journal of the Linnean Society, The Linnean Society of London*, 126 (4), 655-665. <https://doi.10.1093/biolinnean/bly219>.
- Papiorek, S., Junker, R.R., Alves-Dos-Santos, I., Melo, G.A.R., Amaral-Neto, L.P., Sazima, M., Wolowski, M., Freitas, L., Lunau, K., 2016. Bees, birds and yellow flowers: pollinator-dependent convergent evolution of UV patterns. *Plant Biol*. 18 (1), 46– 55. <https://doi.10.1111/plb.12322>.
- Pinheiro, M., Gaglianone, M.C., Nunes, C.E.P., Sigrist, M.R., Santos, I.A., 2014. Polinização por abelhas. In: Rech, A.R.; Agostini, K.; Machado, I.C.S., Oliveira, P.E.A.M. (orgs.). *Biologia da polinização. Projeto Cultural, Rio de Janeiro*. pp. 205– 233.
- Portman, Z.M., Orr, K.C., Griswold, T., 2019. A review and updated classification of pollen gathering behavior in bees (Hymenoptera, Apoidea). *Journal de Hymenoptera Research* 71: 171–208. <https://doi.10.3897/jhr.71.32671> <http://jhr.pensoft.net>.
- Raine, N.E., Chittka, L., 2007. The adaptive significance of sensory bias in a foraging context: floral colour preferences in the bumblebee *Bombus terrestris*. *PLoS One*. 2 (6), e556. <https://doi.10.1371/journal.pone.0000556>.
- Rando, C., Sérsic, A.N. 2004. Función mecánica del estaminodio en la polinización de *Jacaranda mimosifolia* D. Don. In: II Reunión Binacional de Ecología, XXI Reunión Argentina de Ecología y XI Congreso de la Sociedad Chilena. Mendoza, Argentina.
- Rech, A.R., De Avila Jr, R.S., Schilindwein, C., 2014. Síndromes de polinização: especialização e generalização. In: Rech, A.R.; Agostini, K.; Machado, I.C.S.,

- Oliveira, P.E.A.M. (orgs.). *Biologia da polinização*. Projeto Cultural, Rio de Janeiro. pp. 171-181.
- Reitan T, Nielsen A. 2016. Do not divide count data with count data; a story from pollination ecology with implications beyond. *PLoS ONE*. 11 (2), e0149129. <https://doi.org/10.1371/journal.pone0149129>.
- Riffell, J.A., Alarcon, R., Abrell, L., Davidowitz, G., Bronstein, J.L., Hildebrand, J.G., 2008. Behavioral consequences of innate preferences and olfactory learning in hawkmoth–flower interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 105 (9), 3404–3409. <https://doi.org/10.1073/pnas.0709811105>.
- Rivest, S.A., Austen, E.J., Forrest, J.R.K., 2017. Foliage affects colour preference in bumblebees (*Bombus impatiens*): a test in a three-dimensional artificial environment. *Ecologia Evolutiva*. 31 (4), 435-446. <https://doi.org/10.1007/s10682-017-9893-4>.
- Rodal, M.J.N., Andrade, K.V.A., Vendas, M.F., Gomes, A.P.S., 1998. Fitossociologia do componente lenhoso de um refúgio vegetacional no município de Buíque, Pernambuco. *Revista Brasileira de Biologia*, 58 (3), 517-526. <https://doi.org/10.1590/S0034-71081998000300017>.
- Ronse De Craene, L.P., Smets, E.F., 2001. Staminodes: their morphological and evolutionary significance. *The Botanical Review*. 67 (3), 351-402. <https://doi.org/10.1007/bf02858099>.
- Rosas-Guerrero, V., Aguilar, R., Martín-Rodríguez, s., Ashworth, L., Lopezaraiza-Mikel, M., Bastida, J.M., Quesada, M. 2014. A quantitative review of pollination syndromes: do floral traits predict effective pollinators? *Ecology Letters*, 17(3), 388-400. <https://doi.org/10.1111/ele.12224>.
- Sampaio, D.S., Mendes-Rodrigues, C., Engel, T.B.J., Rezende, T.M., Bittencourt Jr, N.S., Eugênio Oliveira, P., 2016. Pollination biology and breeding system of syntopic *Adenocalymma nodosum* and *A. peregrinum* (Bignoniaceae, Bignoniaceae) in the Brazilian savanna. *Flora*. 223, 19-29. <http://doi.org/10.1016/j.flora.2016.04.009>
- Santos, L. L., Santos, L. L., Alves, A.S.A., Oliveira, L.S.D., Sales, M.F., 2013. Bignoniaceae Juss. no Parque Nacional Vale do Catimbau, Pernambuco. *Rodriguésia*. 64 (3), 479-494. <https://doi.org/10.1590/S2175-78602013000300003>.
- Schiestl, F. P., Huber, F. K., Gomez, J. M., 2011. Phenotypic selection on floral scent: trade-off between attraction and deterrence? *Evolutionary Ecology*. 25 (2), 237-248. <https://doi.org/10.1007/s10682-010-9409-y>.

- Shimizu, A., Dohzono, I., Nakaji, M., Roff, D.A., Miller III, D.G., Osato, S., Yajima, T., Niitsu, S., Utsugi, N., Sugawara, T., Yoshimura, J., 2014. Fine-tuned bee-flower coevolutionary state hidden within multiple pollination interactions. *Scientific Reports*. 4 (1). <https://doi.10.1038 / srep03988>.
- Skorupski, P., Chittka, L., 2010. Photoreceptor Spectral Sensitivity in the Bumblebee, *Bombus impatiens* (Hymenoptera: Apidae). *PLoS one*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0012049>.
- Sørensen, T., 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Biologiske Skrifter*. 5, p p . 1 - 34.
- Spaethe, J., Tautz, J., Chittka, L., 2001. Visual constraints in foraging bumblebees: flower size and color affect search time and flight behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 98 (7), 3898-3903. <https://doi.org/10.1073/pnas.07153098>.
- Stebbins, G.L., 1970. Adaptative radiation of reproductive characteristics in angiosperms: I Pollination Mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1 (1), 307-326. <https://doi.10.1146/annurev.es.01.110170.001515>.
- Team, R.C., 2018. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <https://www.R-project.org>.
- Teixido, A. L., Valladares, F., 2014. Pollinator-mediated phenotypic selection does not always modulate flower size and number in the large-flowered Mediterranean shrub *Cistus ladanifer* (Cistaceae). *Journal Botanical*, 176 (4), 540-555. <https://doi.org/10.1111/boj.12217>.
- Tissier, A., Morgan, J.A., Dudareva, N., 2017. Plant volatiles: going ‘in’ but not ‘out’ of trichome cavities. *Trends in Plant Science*. 22 (11), 930-938. <https://doi.10.1016/j.tplants.2017.09.001>.
- Ushimaru, A., Watanabe, T., Nakata, K., 2007. Colored floral organs influence pollinator behavior and pollen transfer in *Commelina communis* (Commelinaceae). *American Journal of Botany*. 94 (2): 249–258.

- Varassim, I.G., Amaral-Neto, L.P., 2014. Atrativos. **In:** Rech, A.R.; Agostini, K.; Machado, I.C.S., Oliveira, P.E.A.M. (orgs.). *Biologia da Polinização*. Editora Projeto Cultural, Rio de Janeiro. 151-168. [Isbn:978-85-68126-01-1.](#)
- Vieira, M.F., Meira, R.M.S.A., Queiroz, L.P., Meira-Neto, J.A.A., 1992. Polinização e reprodução de *Jacaranda caroba* (vell.) DC (Bignoniaceae) em área de Cerrado do Sudeste Brasileiro. *Anais VIII Congresso SBSP* 13-19.
- Yanagizawa, Y.A.N.P., Maimoni-Rodella, R.C.S., 2007. Floral visitors and reproductive strategies in five melittophilous species of Bignoniaceae in Southeastern Brazil. *Brazilian Archives of Biology*, 50, (6), pp.1043-1051. [https://doi.10.1590/S1516-89132007000700015.](https://doi.10.1590/S1516-89132007000700015)
- Waser, N.M., 1978a. Interspecific pollen transfer and competition between co-occurring plant species. *Oecologia*. 36 (2), 223– 236. [https://doi.10.1007/BF00349811.](https://doi.10.1007/BF00349811)
- Westerkamp C, Claßen-Bockhoff R. 2007. Bilabiate flowers: the ultimate response to bees? *Annals of Botany*. 100 (2), 361–374. [https://doi.10.1093/aob/mcm123.](https://doi.10.1093/aob/mcm123)
- Zeileis, A., Kleiber, C., Jackman, S., 2008. Regression models for count data in R. *Journal of Statistical Software*. 27 (8), 1-25.
- Zito, P., Tavella, F., Pacifico, D., Campanella, V., Sajeve, M., Carimi, F., Ebmer, A.W., Dötterl S., 2019. Interspecific variation of inflorescence scents and insect visitors in *Allium* (Amaryllidaceae: Allioideae). *Plant Systematic and Evolution*. 305, 727–741. [https://doi.10.1007/s00606-019-01601-6.](https://doi.10.1007/s00606-019-01601-6)

## REFERÊNCIAS

- AIGNER, P. A. Floral specialization without trade-offs: optimal corolla flare in contrasting pollination environment. **Ecology**, Washington, DC. n.85, p. 2560-2569, 2004.
- AIGNER, P.A. The evolution of specialized floral phenotypes in a fine-grained pollination environment. In: WASER, N. M; OLLERTON, J. (Eds.). Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization. **The University of Chicago Press**, Chicago, EUA. p. 23-46, 2006.
- ALCÂNTARA, S., LOHMAN, L.G. Evolution of floral morphology and pollination system in Bignoniaceae (Bignoniaceae). **American Journal of Botany**, Baltimore, EUA. v. 97, n. 5, p. 782-796, 2010.
- ARDITHI, J. et al. ‘Good Heavens what insect can suck it’ – CHARLES DARWIN, *Angraecum sesquipedale* and *Xanthopan morgani praedicta*. **Botanical Journal of the Linnean Society**, The Linnean Society of London. v. 169, n. 3, p. 403–432, 2012.
- ARMBRUSTER, W. S; HERSIG, A. L; CLAUSEN, T. P. Pollination of Two Sympatric Species of *Dalechampia* (Euphorbiaceae) in Suriname by Male Euglossine Bees. **American Journal of Botany**, Baltimore, US. v.79, n.12, p. 1374-1381, 1992.
- BARRETT, S. C. H. Darwin’s legacy: the forms, function and sexual diversity of lowers. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**. Reino Unido, London. v. 365, n.1539, 368p., p351–368, 2010.
- BITTENCOURT JR, N. S; SEMIR, J. Floral biology and late-acting self-incompatibility in *Jacaranda racemosa* (Bignoniaceae). **Australian Journal of Botany**, Austrália, v. 54, n. 3, p. 315-324, 2006.
- BORGES, J. P. R. **Fluxo de pólen heteroespecífico entre espécies sincronopáticas de Psychotria (Rubiaceae)**. Programa de Pós Graduação em Biodiversidade Vegetal. Universidade Federal de Goiás, Goiânia, GO, 2017.
- BLANCO, M. A; BARBOZA, G. Pseudocopulatory pollination in *Lepanthes* (Orchidaceae: Pleurothallidinae) by fungus gnats. **Annals of Botany**, Oxford University Press, Reino Unido. v.95, n. 5, p. 763-772, 2005.
- CAMARINHA, C. et al. Survey on the family species Bignoniaceae in the Castelo Branco University campus Realengo- RJ. **Revista Eletrônica de Biologia**, Sorocaba/SP. v. 8, n. 3, p. 299-307, 2015.
- CAMPBELL, D. R. Pollinator sharing and seed set of *Stellaria pubera*: competition for pollination. **Ecology**, Washington, DC. v.66, n.2, p.544-553, 1985.
- CAMPBELL, D. R; MOTTEN, A. F. The mechanism of competition of pollination between two Forest herbs. **Ecology**, Washington, DC. v. 66, n.2, p. 554-563. 1985.
- CARVALHO, A. T; SANTOS-ANDRADE, F. G; SCHLINDWEIN, C. Baixo sucesso reprodutivo em *Anemopaegma laeve* (Bignoniaceae) no Parque Nacional do Catimbu,

Pernambuco. **Revista Brasileira de Biociências**, Porto Alegre/RS. v. 5, n. 1, p. 102-104, jul., 2007.

CARVALHO, A. C. B. et al. Situação do registro de medicamentos fitoterápicos no Brasil. **Revista Brasileira de Farmacognosia**, Rio de Janeiro/RJ. v. 18, n.2, p. 314-319., 2008.

CIOTEK, L. et al. First confirmed case of pseudocopulation in terrestrial orchids of South America: pollination of *Geoblasta pennicillata* (Orchidaceae) by *Campsomeris bistrimacula* (Hymenoptera, Scoliidae). **Flora**, Cambridge, MA. v.201, n. 5, p. 365-369, 2006.

CORBET, S. A; WILLIAMS, I. H.; OSBORNE, J. L. Bees and the pollination of crops and wild flowers in the European Community. **Bee World**, London. v. 72, n. 2, p. 47-59, 1991.

COSTA, A. C. G. **Fenologia, síndromes de polinização e diversidade funcional de uma comunidade vegetal no Parque Nacional do Catimbau, Buíque, Pernambuco**. Dissertação de mestrado. Universidade Federal de Pernambuco, Recife/PE, 2013.

DARWIN, C. R. Letter 3411 - DARWIN, C. R., to HOOKER, J. D, 25 January 1862. Disponível em: <http://www.darwinproject.ac.uk/entry-3411>. acesso em: fev/2017. 1862a.

DARWIN, C. R. Letter 3421 – DARWIN, C. R., to HOOKER, J. D., 30 January 1862. Disponível em: <http://www.darwinproject.ac.uk/entry-3411>. acesso em fev/2017. 1862b.

DUFFY, K. J.; STOUT, J. C. The effects of plant density and nectar reward on bee visitation to the endangered orchid *Spiranthes romanzoffiana*. **Acta Oecologica**, Esquel, Chubut, Argentina. 34, n. 2, p.131 – 138, 2008.

EMER, A. A. et al. Valorização da flora local e sua utilização na arborização das cidades. **Synergismus scyentifica**. UTFPR, Pato Branco/PR. v.1, n.6, 2011.

ELLIS, A. G; JOHNSON, S. D. Floral Mimicry Enhances Pollen Export: The Evolution of Pollination by Sexual Deceit Outside of the Orchidaceae. **The American naturalist**, Chicago, EUA. v. 176, n. 5, p. E 143-E151, 2010.

FEINSINGER, P. Coevolution and pollination. In: FUTUYMA, D. J; SLATKIN, M. (eds), Coevolution. **Sinauer Associates Publishers**, Sunderland, Massachusetts, EUA. p. 282-310, 1983.

FENSTER, C. B. et al. Pollination syndromes and floral specialization. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**., United States of America. v. 35, p. 375–403, 2004.

FISCHER, E.; THEISEN, I; LOHMANN, L. G. Bignoniaceae. In: KUBITZKI, K; KADEREIT, J. W. The families and genera of vascular plants. **Springer**, Berlin Heidelberg New York . v. 7, p. 9-98. 2004.

FREITAS, B.M. Changes with time in the germinability of cashew (*Anacardium occidentale*) pollen grains found on different body areas of its pollinator bees. **Revista Brasileira de Biologia**, São Carlos/SP. v.57, n.2, p.289-294, 1997a, b.

FUMERO-CABÁN, J. J; MELÉNDEZ-ACKERMAN, E. J. Relative pollination effectiveness of floral visitors of *Pitcairnia angustifolia* (Bromeliaceae). **American Journal of Botany**, Baltimore, EUA. v. 94, n. 3, p. 419-424, 2007.

GASKETT, A. C. 2011. Orchid pollination by sexual deception: pollinator perspectives. **Biological Review**, Cambridge, Reino Unido. v.86, n.1, p. 33-75, 2011.

GENTRY, A. H. Flowering phenology and diversity in: tropical Bignoniaceae. **Biotropica**, Poço de Caldas/MG. v.6, n.1, p.64-68, 1974a.

GENTRY, A.H. Bignoniaceae: Part II (Tribe Tecomeae). **Flora Neotropica**, Nova York, EUA. v. 25, n. 2, p. 1-370, 1992a.

GENTRY, A. H. Coevolutionary patterns in Central American Bignoniaceae. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, Washington, DC. 61, pp.728-759, 1974b.

GENTRY, A. H. Synopsis of Bignoniaceae ethnobotany and economic botany. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, Washington, DC. v. 79, n. 1, p. 53-64, 1992b.

GOMEZ, J. M. et al. Changes in pollinator fauna cause spatial variation in pollen limitation. **Journal of Ecology**, London. v. 98, n. 5, p. 1243–1252, 2010.

HEIDUK, A. et al. *Ceropegia sandersonii* mimics attacked honeybees to attract kleptoparasitic flies for pollination. **Current Biology**, EUA. v.26, n. 20, p. 2787-2793, 2016.

JERSÁKOVÁ, J; JOHNSON, S. D; KINDLMANN, P. Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. **Biological Reviews**, Cambridge, Reino Unido. v. 81, n.2, p. 219-235, 2006.

JOHNSON, S. D; STEINER, K. E. Generalization versus specialization in plant pollination systems. **Trends in Ecology and Evolution**, EUA. v.15, n. 4, p.140-143, 2000.

JUNKER, R. R; BLÜTHGEN, N. Floral scents repel facultative flower visitors, but attract obligate ones. **Annals of Botany**. Oxford University Press, Reino Unido. v. 105, n. 5, p.777-782, 2010.

LOMAHN, L. et al. Bignoniaceae, In: **Livro vermelho da flora do Brasil**. Rio de Janeiro. p. 303-310, 2013.

LOPES, A. V; VOGEL, S; MACHADO, I. C. Secretory trichomes, a substitutive floral nectar source in *Lundia A. DC.* (Bignoniaceae), a genus lacking a functional disc. **Annals of Botany**, Oxford University Press, Reino Unido. v.90, n. 2, p.169-174, 2002.

MACHADO, I. C; VOGEL, S. Floral traits and pollination systems in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. **Annals of Botany**, Oxford University Press, Reino Unido. v. 94, n. 3, p.365-376, 2004.

MARTINS, M. B. G; CASTRO, A. A; CAVALHEIRO, A. J. Caracterização anatômica e química de folhas de *Jacarandapuberula* (Bignoniaceae) presente na Mata Atlântica. **Revista Brasileira de Farmacognosia**, Rio de Janeiro/RJ. v. 18, n. 4, p. 600-607, 2008.

MAUÉS, M. M; CORRÊA, F. S; SANTOS, A. C. S. Interações pólen-pistilo em *Bertholletia excelsa* BONPL (*Lecythidaceae*). **Annals of Botany**, Oxford University Press, Reino Unido, 2013.

MERRETT, M. F; ROBERTSON, A. W; PETERSON, P. G. Pollination performance and vulnerability to pollination breakdown of sixteen native shrub species from New Zealand. New Zealand **Journal of Botany**, EUA. v. 45, n. 4, p. 579-591, 2007.

MILET-PINHEIRO, P; SCHLINDWEIN, C. Pollination in *Jacaranda rugosa* (Bignoniaceae): euglossine pollinators, nectar robbers and low fruit set. **Plant Biology**, EUA. v.11, p.131-141, 2009a.

MILET-PINHEIRO, P; SCHLINDWEIN, C. Permanent stigma closure in Bignoniaceae: Mechanism and implications for fruit set in self-incompatible species. **Flora**, Cambridge, MA. v. 204, p. 82-88, 2009b.

MURCIA, C.; FEINSINGER, P. Interspecific pollen loss by hummingbirds visiting flower mixtures: effects of floral architecture. **Ecology**, Washington, DC. v.77, n. 2, p.550-560, 1996.

OGURA, M; CORDEL, G. A; FARNSWORTH, N. R. Potential anticancer agents. III. Jacaranone, a novel phytoquinoid from *Jacaranda caucana*. **Lloydia**, Cincinnati, EUA. n. 39, p. 255-257, 1976.

OGURA, M; CORDEL, G. A; FARNSWORTH, N. R. Jacouramic acid, a new triterpene ester from *Jacaranda caucana*. **Phytochemistry**, EUA. v. 16, n. 2, p. 286-287, 1977.

OLIVEIRA, T. B. et al. Estudo farmacognóstico das raízes de *Jacaranda decurrens* Cham. (carobinha). **Revista Brasileira de Farmacognosia**, Rio de Janeiro/RJ. v. 13, n. 1, p. 54-55, 2003.

OLLERTON, J. Reconciling ecological processes with phylogenetic patterns: the apparent paradox of plant-pollinator systems. **Journal of Ecology**, London. v.84, n. 5, p. 767-769, 1996.

OLLERTON, J; LIEDE, S. Pollination systems in the Asclepiadaceae: a survey and preliminary analysis. **Biological Journal of the Linnean Society**, Reino Unido. v. 62, n. 4, p. 593-610, 1997.

OLLERTON, J. et al. Multiple meanings and modes: on the many ways to be a generalist flower. **TAXON**, Oldenburg, Alemanha. v. 56, n.3, p. 717-728, 2007.

OLLERTON, J; TARRANT, S; WINFREE, R. How many flowering plants are pollinated by animals? **Oikos**, Lund University, Suécia v.120, n. 3, p.321-326, 2011.

PEAKAL, R. et al. Pollinator specificity, floral odour chemistry and the phylogeny of Australian sexually deceptive *Chiloglottis* Orchids: Implications for pollinator-driven speciation. **New Phytologist**, Lancaster University, Reino Unido. v.188, n. 2, p.437-450, 2010.

RATHCKE, B. Competition and facilitation among plants for pollination. In: Real L (ed) **Pollination Biology**. Disponível em: <https://books.google.com.br>, acesso em: fev/2017. p. 305-329, 1983.

RECH, A. R; AVILA JR, R. S; SCHLINDWEIN, C. Síndromes de polinização: especialização e generalização. **Biologia da Polinização**. Editora Projeto Cultural, Rio de Janeiro, 1ª ed., seção 3, p. 172-178, 2014.

SANTOS, L. L; SANTOS, L. L; ALVES, A. S. A; OLIVEIRA, L. S. D; SALLES, M. F. Bignoniaceae Juss. no Parque Nacional Vale do Catimbau, Pernambuco. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro /RJ. v.64, n.3, July/Sept., 2013.

SANTOS, I. A. et al. Quando um visitante floral é um polinizador? **Rodriguésia**, Rio de Janeiro /RJ.. v. 67, n.2, p.295-307, 2016.

SCHIELSTL, F. P. et al. Orchid pollination by sexual swindle. **Nature**, Reino Unido. v. 399, p. 421-422, 1999.

SCHIELSTL, F. P; COZZOLINO, S. Evolution of sexual mimicry in the orchidinae: the role of preadaptations in the attraction of males bees as pollinators. **BMC Evolutionary Biology**, EUA. v. 8, n. 27, p. 1-10, 2008.

SCHIELSTL, F. P. On the success of a swindle: pollination by deception in orchids. **Naturwissenschaften**, Germany. n. 92, n. 6, p. 255–264, 2005.

SINGER, R. B. The Pollination Mechanism in *Trigonidium obtusum* Lindl (Orchidaceae: Maxillariinae) Sexual Mimicry and Trap-flowers. **Annals of Botany**, Oxford University Press, Reino Unido. n.89, n. 2, p. 157-163, 2002.

SINGER, R. B; SAZIMA, M. Abelhas Euglossini como polinizadoras de orquídeas na região de Picinguaba, São Paulo. P. 175-187. In: Barros F, Kerbaui, G. B (Eds.) **Orquidologia sul-americana: uma compilação científica**. São Paulo, Secretaria do Meio Ambiente, 192 p., 2004.

STEBBINS, G. L. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms: I Pollination Mechanisms. **Annual Review of Ecology and Systematics**, EUA. v. 1, p. 307-326, 1970.

SUBRAMANIAN, S. NAGARAJAN, S; SULOCHANA, N. Hydroquinone from the leaves of *Jacaranda mimosaeifolia*. **Phytochemistry**, EUA. n. 12, n. 1, p. 220-221, 1973.

TAYLOR, P. G. et al. Evaluation of Venezuelan medicinal plant extracts for antitumor and antiprotease activities. **Pharmaceutical Biology**, Chennai, Índia. v. 44, n. 5, p. 349-362, 2006.

VAN DER NIET, T; HANSEN, D. M; JOHNSON, S. D. Carrion mimicry in a South African orchid: flowers attract a narrow subset of the fly assemblage on animal carcasses. **Annals of Botany**, Oxford University Press, Reino Unido. v.107, n. 6, p. 981–992, 2011.

VARGAS, P. et al. Is the occluded corolla of *Antirrhinum* bee-specialized? **Journal of Natural History**, Londres, Reino Unido. v. 44, n. 23–24, p. 1427–1443, 2010.

VEREECK, N. J; SCHIESTL, F. P. On the roles of colour and scent in a specialized floral mimicry system. **Annals of Botany**, Oxford University Press, Reino Unido,. v.104, n. 6, p. 1077– 1084, 2009.

VEREECK, N. J; COZZOLINO, S; SCHIESTL, F. P. Hybrid floral scent novelty drives pollinator shift in sexually deceptive orchids. **BMC Evolutionary Biology**, EUA. v. 10, n. 103, p. 1-12, 2010.

XU, S; SCHLUTER, P. M; SCHIESTL, F. P. Pollinator-driven speciation in sexually deceptive orchids. **International Journal of Ecology**, London, Reino Unido. v. 2012, ID 285081, 9 pag., 2012.

YANAGIZAWA, Y. A. N. P; MAIMONI-RODELLA, R. C. S. Floral visitors and reproductive strategies in five melittophilous species of Bignoniaceae in Southeastern Brazil. **Brazilian Archives of Biology**, Curitiba/PR. v. 50, n.6, p.1043-1051, 2007.

WASER, N. M. Interspecific pollen transfer and competition between co-occurring plant species. **Oecologia**, EUA. v. 36, n. 2, p. 223– 236, 1978a.

WASSERTHAL, L. T. The pollinators of the Malagasy star orchids *Angraecum sesquipedale*, *A. sororium*, and *A. compactum* and the evolution of extremely long spurs by pollinator shift. **Botanica Acta**, EUA. v.110, n. 5, p. 343–359, 1997.

WESTERKAMP, C.; CLABEN-BOCKHOFF, R. Bilabiate flowers: the ultimate response to bees? **Annals of Botany**, Oxford University Press, Reino Unido. v.100, n. 2, p.361-374, 2007.

WILSON, P; THOMSON, J.D. How do flowers diverge? In **Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants** (LLOYD, D. G; BARRET, S. C. H.,eds.). 1996. p.88-111. Disponível em: <https://link.springer.com/book/10.1007/978-1-4613-1165-2>, Acesso em: 01 fev 2017.