

ELISANGELA LUCIA DE SANTANA BEZERRA

**GUILDA DE FLORES DE ÓLEO DO PARQUE NACIONAL DO
CATIMBAU: FENOLOGIA, POLINIZAÇÃO E SISTEMA
REPRODUTIVO**

RECIFE - PE

2008

ELISANGELA LUCIA DE SANTANA BEZERRA

**GUILDA DE FLORES DE ÓLEO DO PARQUE NACIONAL DO
CATIMBAU: FENOLOGIA, POLINIZAÇÃO E SISTEMA
REPRODUTIVO**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Doutor em Biologia Vegetal.

Orientadora: Isabel Cristina Sobreira Machado

Professora Titular do Departamento de Botânica/ Universidade Federal de Pernambuco

RECIFE - PE

2008

Bezerra, Elisangela Lucia de Santana

Guilda de flores de óleo do Parque Nacional do Catimbau: fenologia, polinização e sistema reprodutivo / Elisangela Lúcia de Santana Bezerra. – Recife: O Autor, 2008.

173 folhas : il., fig., tab.

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco. CCB. Biologia Vegetal, 2008.

Inclui bibliografia e anexos

1. Biologia floral 2. Malpighiaceae 3. Flores I. Título.

581.46

CDU (2.ed.)

UFPE

582.13

CDD (22.ed.)

CCB – 2009-144

ELISANGELA LUCIA DE SANTANA BEZERRA

“GUILDA DE FLORES DE ÓLEO DO PARQUE
NACIONAL DO CATIMBAU: FENOLOGIA,
POLINIZAÇÃO E SISTEMA REPRODUTIVO.”

BANCA EXAMINADORA:

Dra. Isabel Cristina Sobreira Machado (Orientadora) - UFPE

Ariadna Valentina Lopes

Dra. Ariadna Valentina de Freitas e Lopes - UFPE

Isabel A. Santos

Isabel Alves dos Santos - USP

Paulo Eugênio Oliveira

Paulo Eugênio Oliveira - UFU

Cibele Cardoso de Castro

Cibele Cardoso de Castro - UFRPE

Recife-PE.
2008

DEDICATÓRIA

Aos três homens da minha vida:
Jamesson, meu amado esposo, cujo apoio
foi fundamental para a realização desta Tese;
Jamesson Filho e André Felipe, meus queridos filhos,
por sua paciência e compreensão durante minha ausência

AGRADECIMENTOS

Quero aqui expressar meus sinceros agradecimentos a todos àqueles que contribuíram direta ou indiretamente para a realização desta tese, especialmente:

A Deus, por conceder a todos nós uma Natureza tão exuberante;

Ao meu marido, Jamesson, pelo apoio incondicional, sendo pai e também mãe de nossos filhos durante minhas viagens ao campo; pela acolhida no regresso; pelo estímulo e paciência, principalmente nos momentos finais desta tese;

Aos meus pais, Joé e Josefa, minhas irmãs Socorro e Glaucineide, meus cunhados, Fred e Edimilson, meus sobrinhos e a todos os familiares, pelo amor e apoio constante em todos os momentos;

A minha orientadora, Isabel Machado, pelos importantes ensinamentos e exemplo de profissionalismo, pelo apoio e amizade constantes;

A Ariadna Lopes, pela sua atenção, estímulo e sugestões;

A todos os professores do PPGBV, que contribuíram para ampliar meus horizontes de conhecimento;

Aos meus grandes amigos Emerson Lucena, Tarcila Nadia e Kelaine Demétrio, pelas fotografias obtidas, ajuda no campo e nos testes estatísticos e por compartilhar momentos de descontração que aliviavam o calor e exaustão do trabalho de campo;

Aos colegas Marcos Meiado, Paulo Millet, Carlos Eduiardo e Ayrton Carvalho, pela companhia e carona ao campo;

A todos os colegas do Laboratório Polinizar;

Aos funcionários do PPGBV, em especial a Hildebrando Manoel da Silva;

A Josefa Elsina, pela acolhida e cuidados dispensados durante todos estes anos de pesquisa no PARNA Catimbau;

A Cícero Silva, pela companhia e ajuda na coleta das abelhas e a Genivaldo Silva e Edvaldo Siqueira, pelas indicações das trilhas percorridas e pontos de observação;

Aos Srs. Cícero Coelho, Edvar Coelho, Jurandir e Cirilo, pela permissão para realização do trabalho de campo em suas propriedades;

Às Dras. Maria Cândina Mamede (IBOT/SP) e Rita Pereira (IPA/PE), pela identificação taxonômica das espécies vegetais;

Ao Dr. Fernando Zanella (UFCG), pela identificação dos Centridini;

Ao IBAMA, pela concessão da licença de pesquisa no PARNA Catimbau, especialmente a Francisco Araújo e Damásio Novaes, chefes da Unidade;

A CAPES, pela bolsa concedida para realização desta pesquisa.

ÍNDICE

APRESENTAÇÃO.....	1
FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	3
<i>Uma nova síndrome de polinização</i>	3
<i>Flores de óleo e elaióforos: distribuição nas Angiospermas</i>	4
<i>Caracterização das flores de óleo</i>	5
<i>Polinizadores, estruturas especializadas e comportamento de coleta.....</i>	7
<i>Características e uso dos óleos florais.....</i>	8
<i>Estudo das flores de óleo e seus polinizadores em ecossistemas brasileiros: uma visão panorâmica</i>	9
<i>Considerações finais</i>	11
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	11
CAPÍTULO 1	21
Resumo	22
Introdução	23
Material e métodos	24
Resultados.....	26
Discussão	30
Referências Bibliográficas.....	33
Lista de figuras.....	41
CAPÍTULO 2	56
RESUMO.....	57
INTRODUÇÃO	58
MATERIAL E MÉTODOS	59
RESULTADOS DISCUSSÃO	61
LITERATURA CITADA	70
LISTA DE FIGURAS	80
CAPÍTULO 3.....	91
Resumo	93
Material e métodos	94
Resultados.....	97
Discussão	98
Referências bibliográficas	101

CAPÍTULO 4.....	120
Resumo	122
Introdução	122
Material e métodos	123
Resultados.....	125
Discussão	127
Referências	130
CAPÍTULO 5.....	140
Resumo	141
Introdução	142
Material e métodos	142
Resultados.....	144
Discussão	145
Referências bibliográficas	148
CONCLUSÕES GERAIS	156
RESUMO GERAL	158
ABSTRACT GENERATION	159
ANEXOS	160

APRESENTAÇÃO

O sucesso reprodutivo das Angiospermas deveu-se em grande parte às interações adaptativas estabelecidas entre as flores e os diversos agentes bióticos de polinização (Faegri & Pijl 1979, Endress 1994). Modificações na morfologia floral, coloração, tamanho, odor, simetria e horário da antese, possibilitaram a sua utilização por vários grupos animais: abelhas, vespas, esfingídeos, borboletas, aves, mamíferos, entre outros (Endress 1994), servindo de indicativo das fontes de recurso oferecidas aos polinizadores, garantindo a repetição das visitas e, conseqüentemente, maior eficiência no processo de reprodução sexuada (Dafni 1992, Endress 1994, Dafni *et al.* 2005).

Relações mutualísticas entre plantas e insetos datam desde o período Cretáceo, quando estes iniciaram sua busca por alimento em visitas às flores, tendo a reprodução das plantas sido beneficiada através do fluxo polínico promovido pelos polinizadores (Faegri & Pijl 1979, Endress 1994, Kearns & Ynouye 1997) entre os indivíduos de diferentes populações (Dafni 1992).

Os recursos florais variam desde nutritivos, como néctar, pólen e óleos florais, a não nutritivos, como ceras, perfumes, resina e locais para cópula e deposição de ovos (Faegri & Pijl 1979, Simpson & Neff 1981, 1983, Machado & Lopes 1998). Há ainda casos em que o animal visitante é enganado pela flor e a poliniza, não havendo qualquer recurso floral (Dafni 1984).

Estudos de biologia floral abrangem informações sobre a morfologia, sistema reprodutivo e as interações entre as flores e seus polinizadores, analisando diversos aspectos como síndromes florais e de polinização, fenologia da floração, sistema de compatibilidade, amostragem e frequência de visitantes, sendo indicativos da estabilidade ou não dos processos biológicos (Faegri & Pijl 1979, Aizen & Feinsinger 1994, Kearns & Ynouye 1997, Machado & Lopes 1998, 2002, 2003, Murcia 2002, Fuchs *et al.* 2003, Kang & Bawa 2003).

Atualmente, essas interações vêm sendo comprometidas devido aos processos de fragmentação que ameaçam a diversidade biológica, reduzindo e isolando populações de várias espécies interdependentes, sendo os polinizadores especialistas os mais vulneráveis (Rathcke & Jules 1993, Aizen & Feinsinger 1994, Murcia 1995, 2002, Kearns & Inouye 1997, Renner 1998, Machado & Lopes 2002, Fuchs *et al.* 2003).

Apesar do pouco conhecimento sobre a vegetação da Caatinga, levantamentos da biota indicam elevada riqueza de espécies e de endemismo, sendo mais diversa que qualquer outro bioma com mesmas condições de clima e solo, com espécies altamente ajustadas às

condições ambientais (MMA/SBF 2002, Rodal 2002, Sampaio *et al.* 2002, Tabarelli & Silva 2002, Leal *et al.* 2003). Uma avaliação acerca da conservação e da biodiversidade da Caatinga realizada pelo Ministério de Meio Ambiente registrou a ocorrência de 932 espécies para o bioma, sendo 380 endêmicas do bioma (MMA/SBF 2002), além da existência de mecanismos especializados de polinização (Machado & Lopes 2003). Todavia, o manejo inadequado dessa vegetação em decorrência da extração de madeira, queimadas, exploração da pecuária extensiva e agricultura, especialmente nas áreas mais úmidas, tem colocado em risco essa biodiversidade (Sampaio 1995).

Analisando características florais e síndromes de polinização de comunidades vegetais em três áreas de Caatinga, Machado & Lopes (2003, 2004) constataram que óleo floral foi o terceiro recurso mais freqüente (9%), sendo as abelhas de tamanho médio/grande, os principais polinizadores. É nesta categoria que se enquadra a maioria das abelhas coletoras de óleos florais (Vogel 1974, Frankie *et al.* 1983, Michener 2000), responsáveis não só pela reprodução das espécies com flores de óleo, mas também por dezenas de outras plantas que são fonte de pólen e néctar (Martins 1994, 1995, Aguiar *et al.* 1995, 2003, Aguiar 2003, Machado 2004).

Com relação à ecologia da polinização das espécies que apresentam flores de óleo, são poucos os estudos realizados em áreas de Caatinga (Vogel & Machado 1991, Machado *et al.* 1997, 2002, Aguiar & Almeida 2002, Bezerra 2004), havendo trabalhos de levantamento de espécies do gênero *Centris* (Aguiar & Martins 1997, Zanella 2000a, b) e sobre a flora apícola explorada (Martins 1995, Aguiar *et al.* 1995, 2003).

Pode-se então constatar uma grande lacuna de conhecimento acerca desta síndrome especializada em áreas de Caatinga. O Parque Nacional do Catimbau está localizado na Bacia Sedimentar do Jatobá (Rodal *et al.* 1998) e caracteriza-se pela ocorrência de mesclas na vegetação, apresentando áreas com elementos de campo rupestre, vegetação de Caatinga com elementos de Cerrado e áreas com vegetação típica de Caatinga arbustiva caducifolia espinhosa, sendo escolhido como área de estudo em decorrência da riqueza em espécies com flores de óleo (Machado & Lopes 2003, 2004).

Tal riqueza está associada à geomorfologia? Quais as espécies que compõem a guilda de flores de óleo da região? Quais os visitantes florais e seu papel na reprodução das mesmas? Quais as estratégias das espécies vegetais a fim de diminuir a competição inter-específica pelos polinizadores afins? Como se dá a oferta do recurso em níveis populacionais e de comunidade? Quais os sistemas de reprodução destas espécies? Perguntas como estas nos

motivaram a analisar profundamente esta comunidade, buscando compreender os mecanismos e adaptações deste especializado sistema planta-animal.

Esta Tese está constituída por uma revisão de literatura comentando as principais publicações relacionadas com a síndrome de flores de óleo e por quatro capítulos, os quais abordam o estudo da guilda de flores de óleo no semi-árido nordestino. O primeiro enfoca os padrões fenológicos da guilda em níveis populacionais e de comunidade, os quais promovem o seqüenciamento e a disponibilidade do recurso floral aos animais visitantes ao longo do ano.

O segundo capítulo abrange os aspectos morfológicos de flores de Malpighiaceae e suas interações com abelhas Centridini e no terceiro capítulo, uma abordagem sobre as matrizes formadas por estas interações, bem como a conectância e grau de dependência deste especializado sistema flores de óleo-Centridini. O quarto capítulo trata de um estudo de caso realizado com *Janusia anisandra*, sendo este o primeiro registro de Malpighiaceae apresentando enantiofilia e o quinto capítulo se refere aos dados da biologia reprodutiva das espécies simpátricas de Malpighiaceae ocorrentes na área de estudo.

Considerando a importância ecológica da relação entre as plantas cujas flores apresentam óleos florais e as abelhas coletoras desse óleo, esta tese tem como objetivo contribuir para o conhecimento da fenologia e da biologia floral e reprodutiva da guilda de flores de óleo ocorrente no Parque Nacional do Catimbau, especialmente para a família Malpighiaceae, a mais representativa desta síndrome na área de estudo.

FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

Uma nova síndrome de polinização

Desde 1793, quando se iniciaram os estudos de biologia floral (Sprengel 1996), pólen e néctar eram os únicos recursos nutritivos conhecidos, utilizados pelos polinizadores (Percival 1965, Simpson & Neff 1981, 1983, Buchmann 1987).

No início do século XX, Kirchner e Pohl (1925 e 1935, respectivamente *apud* Vogel 1974) mencionaram uma secreção lipídica na superfície de flores de Orchidaceae que poderia ser utilizado pelos polinizadores, porém a superficialidade de informações levou à não aceitação desta teoria.

Em 1964, estudando *Angelonia angustifolia* (Scrophulariaceae = Plantagineae – pela APG II), uma espécie até então descrita como produtora de néctar, Vogel descobriu que a

substância produzida pelas flores não se misturava com água. Após estudos detalhados em plantas cultivadas e várias excursões por distintos países do Novo Mundo, em 1969, Vogel anuncia uma nova descoberta: flores que apresentam glândulas secretoras de óleo, ocorrentes em espécies Neotropicais de Plantaginaceae, Malpighiaceae e Orchidaceae, e sua polinização por abelhas *Centris*.

Dois anos depois, novos registros foram realizados em flores de espécies de *Krameria* (Krameriaceae) e para espécies de Iridaceae (Vogel 1971). O espectro de visitantes incluía agora abelhas *Epicharis*, *Tapinotaspis*, *Chalepogenus* e *Paratetrapedia*, sendo todas estas espécies (vegetais e animais), Neotropicais (Vogel 1971).

Flores de óleo e elaióforos: distribuição nas Angiospermas

Em 1974, Vogel publicou uma compilação detalhada de todas as informações acerca desta nova síndrome de polinização, sendo incluídas outras famílias e gêneros. Atualmente, são referidas nove famílias contendo espécies caracterizadas nesta síndrome: Iridaceae e Orchidaceae (Monocotiledôneas) e Cucurbitaceae, Malpighiaceae, Plantaginaceae, Calceolariaceae, Solanaceae, Primulaceae e Krameriaceae (Eudicotiledôneas) (Alves dos Santos *et al.* 2007). As glândulas secretoras de óleo, denominadas elaióforos, foram classificadas em duas categorias:

Elaióforos epiteliais - Células epidérmicas secretoras de uma grande quantidade de óleo, cujo produto fica retido sob uma fina cutícula protetora, sendo encontrados em flores de Malpighiaceae, Krameriaceae, em algumas espécies de Orchidaceae (*Oncidium*, *Grobya* e *Pterigodium*) e em *Tritoniopsis* (Iridaceae) (Vogel 1974, Simpson & Neff 1981, Buchmann 1987, Machado 2002, 2004, Manning & Goldblat 2002, Mickeliunas 2006, Pauw 2006).

Elaióforos tricomáticos - Consistem em placas com centenas ou milhares de tricomas glandulares que secretam óleo ativamente, sendo encontrados nas famílias Iridaceae, Cucurbitaceae, Primulaceae, Plantaginaceae (atualizado pela APG II), Solanaceae e Orchidaceae (*Disperis*, *Oncidium*, *Ornithocephalus* e *Zygostates*) (Vogel 1974, Simpson & Neff 1981, Buchmann 1987, Machado 2002, 2004), cuja produção é geralmente menor quando comparado aos elaióforos epiteliais.

Caracterização das flores de óleo

Na família Iridaceae, há registros de ocorrência de flores de óleo em espécies de *Alophia*, *Cypella*, *Sphenostigma*, *Sisyrinchium* com elaióforos tricomáticos (Vogel 1974, Schlindwein 1998, Roig-Alsina 1999, Cocucci & Vogel 2001) e em *Tritoniopsis* com elaióforos epiteliais (Manning & Goldblatt 2002, Goldblatt & Manning 2006), sendo ainda apontados por Buchmann (1987) os gêneros *Ennealophus*, *Tigridia* e *Trimezia*.

Em *Alophia* e *Cypella* os elaióforos estão localizados nas endotépalas, que se diferenciam pela morfologia retilínea ou recurvada, respectivamente. A quantidade, o comprimento e a área de ocupação é relativo ao tamanho da corola, como observado em *Alophia tigridioides*, que possui cerca de três a quatro vezes mais elaióforos que *A. lahue* (Vogel 1974). As endotépalas das flores de *Sphenostigma* têm um arranjo diferenciado, com elaióforos presentes na base (terço horizontal da endotépala). Em *Sisyrinchium*, as seis tépalas são similares, com tricomas glandulares secretores de óleo localizados no interior do tubo do perigônio (Vogel 1974). *Tritoniopsis parviflora* é o primeiro registro de Iridaceae secretora de óleo no Velho Mundo, apresentando elaióforos epiteliais em toda extensão das unhas das tépalas e na base do limbo das mesmas (Manning & Goldblatt 2002).

Em Orchidaceae, os gêneros *Disperis*, *Grobia*, *Oncidium*, *Ornithocephalus*, *Pterigodium*, *Stigamtostalis* e *Zygostates* estão relacionados à síndrome das flores de óleo (Vogel 1974, 1990, Steiner 1989, Singer & Cocucci 1999, Mickeliunas *et al.* 2006, Pauw 2006), ocorrendo espécies com elaióforos tricomáticos ou epiteliais, localizados geralmente na base da coluna ou no ápice do labelo.

Momordica e *Thladiantha* (Cucurbitaceae) são gêneros ocorrentes nos Paleotrópicos (África, Ásia, Índia e Nova Guiné), caracterizados por apresentarem flores dióicas com elaióforos tricomáticos distribuídos em três áreas na porção central da corola, próximos aos estames/pistilos (Vogel 1981, Pandey 2007).

As famílias Primulaceae, Solanaceae e Krameriaceae apresentam cada uma um único gênero com flores de óleo, *Lysimachia* (Simpson *et al.* 1983), *Nierembergia* (Cocucci 1984, 1991) e *Krameria* (Vogel 1974, Simpson *et al.* 1977, Machado *et al.* 1997, Gimenes & Lobão 2006), respectivamente. As flores de *Lysimachia* são caracterizadas por sua corola amarelo brilhante, onde, na parte basal das pétalas e, geralmente, na porção inferior dos filetes, ocorre o tecido glandular com grande densidade de elaióforos tricomáticos (Simpson *et al.* 1983). Em *Krameria*, a corola (geralmente pentâmera) apresenta duas pétalas altamente modificadas

(pétalas glandulares) circundando o ovário, onde se encontram os elaióforos epiteliais (Vogel 1974, Simpson *et al.* 1977, Gimenes & Lobão 2006).

Em Plantaginaceae, espécies com flores de óleo ocorrem nos gêneros *Alonsoa*, *Anastrabe*, *Angelonia*, *Basistemon*, *Bowkeria*, *Calceolaria*, *Diascia*, *Hemimeris*, *Ixianthes* e *Monttea* (Vogel 1974, 1984, Steiner 1989, 1990, 1993, Steiner & Whitehead 1990, 1991, 1996, Simpson *et al.* 1990, Sérsic 1991, Vogel & Machado 1991, Vogel & Cocucci 1995, Sérsic & Cocucci 1999, Gimenez *et al.* 2002, Machado *et al.* 2002, Machado 2002, 2004).

Os elaióforos concentram-se em depressões infundibuliformes da corola que se assemelham a bolsas, sendo mais notáveis em *Angelonia*, *Anastrabe*, *Basistemon*, *Bowkeria* e *Calceolaria* (Vogel 1974, Sérsic 1991, Vogel & Machado 1991, Vogel & Cocucci 1995, Machado *et al.* 2002). As flores de *Ixianthes* e *Monttea* são tubulares, apresentando uma elevação mediana na pétala inferior, separando os elaióforos em duas placas (Simpson *et al.* 1990, Steiner & Whitehead 1996, Sérsic & Cocucci 1999). O gênero *Diascia* é caracterizado pela presença de duplos esporões formados por expansões da corola, sendo um exemplo clássico de co-evolução da síndrome de flores de óleo com abelhas do gênero *Rediviva* (Melittidae) (Vogel 1974, 1984, Vogel & Michener 1985).

Os elaióforos epiteliais de Malpighiaceae são os mais evidentes dentre as espécies de flores de óleo, localizados na face adaxial do cálice, apresentando geralmente um par inserido em cada sépala. A corola é formada por cinco pétalas livres e unguiculadas, sendo a pétala estandarte, posicionada na porção superior da flor, mais proeminente, devido ao espessamento do unguículo, utilizado pelos polinizadores para auxiliar a extração do recurso durante as visitas (Vogel 1974, 1990, Anderson 1979, Buchmann 1987).

Vários gêneros Neotropicais de Malpighiaceae apresentam variação/redução no número de glândulas, sendo ausente, geralmente, no par da sépala oposta à pétala estandarte (Vogel 1990, Bezerra 2004, Sigrist & Sazima 2004, Carvalho *et al.* 2005, Costa *et al.* 2006). Algumas espécies possuem ainda morfos distintos, relacionados à presença ou ausência total das glândulas calicinais em diferentes indivíduos, não sendo considerado, contudo, um caráter primitivo (Vogel 1990), mas sim, uma estratégia de mimetismo, havendo economia de recurso e polinização por engano, como observado em *Byrsonima sericea* (Teixeira & Machado 2000), *Banisteriopsis muricata* e *Heteropterys aceroides* (Sazima & Sazima 1989). Uma outra variação nos elaióforos de Malpighiaceae foi registrada por Cocucci *et al.* (2000), em análise à flores de *Dinemandra ericoides*, cujas glândulas aderem-se ao cálice através de pedicelos.

Polinizadores, estruturas especializadas e comportamento de coleta

A coleta e o transporte de óleos florais estão diretamente relacionados com o desenvolvimento de estruturas especializadas que evoluíram independentemente em duas famílias dos Apoidea: Melittidae e Apidae (*sensu* Michener 2000), sendo abelhas fêmeas e de hábito solitário os principais polinizadores das flores de óleo (Vogel 1974, Buchmann 1987, Michener 2000, Machado 2002, 2004, Alves dos Santos *et al.* 2007).

Os gêneros *Macropis* e *Rediviva* (Melittidae) são endêmicos do Velho Mundo, tendo sido registrados na África e na região Holártica como os principais polinizadores de *Lysimachia* (Primulaceae) (Cane *et al.* 1983, Simpson *et al.* 1983), *Tritoniopsis* (Iridaceae) (Manning & Goldblatt 2002) e *Diascia* (Plantaginaceae) (Vogel & Michener 1985, Whitehead & Steiner 1985, Manning & Brothers 1986). Abelhas fêmeas de *Rediviva* são altamente especializadas, caracterizadas por possuírem as pernas anteriores bastante desenvolvidas em relação às pernas medianas e posteriores, sendo registrados exemplos perfeitos de correlação com o comprimento dos esporões das flores de *Diascia* (Vogel 1984, Whitehead *et al.* 1984, Vogel & Michener 1985, Whitehead & Steiner 1985, Manning & Brothers 1986, Steiner & Whitehead 1988).

Os polinizadores Neotropicais encontram-se distribuídos nas tribos Centridini, Ctenoplectrini, Tapinotaspidini e Tetrapediini (Apidae). Vários estudos apontam as abelhas fêmeas da tribo Centridini (representadas especialmente pelos gêneros *Centris* e *Epicharis*, endêmicas dos Neotrópicos), como sendo os principais polinizadores das flores de óleo (Alves dos Santos *et al.* 2007).

As espécies de *Centris* apresentam pentes no segmento basitarsal de suas pernas anteriores e medianas, formados por cerca de 30 a 40 fileiras de pêlos curvados na porção apical. O arranjo dos pentes é semelhante ao encontrado em *Epicharis*, excetuando-se pela presença de estruturas espatulares ocorrendo na direção oposta dos pentes, que contribuem para o armazenamento do recurso de modo mais eficiente. Estas estruturas são exclusivas do gênero *Centris* (Vogel 1974, Neff & Simpson 1981).

Observa-se grande diversidade nas estruturas de coleta de óleos florais em Tapinotaspidini, sendo encontradas em fêmeas e machos, não sendo, entretanto, bem desenvolvida nestes (Neff & Simpson 1981, Roig-Alsina 1997). Abelhas do gênero *Tetrapedia* têm arranjos similares às espécies de *Paratetrapedia*. Os pentes estão presentes no basitarso das pernas anteriores de fêmeas e machos, porém, ausentes nas pernas medianas.

O comportamento de coleta dos óleos florais é semelhante entre as abelhas, adaptando-se de acordo com as estruturas florais das espécies visitadas. As abelhas utilizam este conjunto de pentes para raspar os elaióforos (tricomáticos ou epiteliais), pressionando as estruturas glandulares e armazenando o recurso nas escopas das pernas posteriores (Vogel 1974, Neff & Simpson 1981, Simpson & Neff 1983, Buchmann 1987, Machado 2002, 2004, Alves dos Santos *et al.* 2007). Nas espécies de Plantaginaceae, as abelhas utilizam geralmente apenas as pernas anteriores, inserindo-as nas projeções da corola (bolsas ou esporões) (Vogel 1974, 1984, Vogel & Michener 1985, Vogel & Machado 1991, Machado *et al.* 2002). Nas flores de Malpighiaceae, as abelhas prendem-se com suas mandíbulas na base da pétala estandarte, exercendo maior pressão nos elaióforos e desta forma, extraindo o recurso de forma mais eficiente (Vogel 1974, 1990, Anderson 1979, Simpson & Neff 1983).

Fêmeas de *Ctenoplectra* possuem tufo de pêlos em forma de U, localizados na margem postero-lateral do esterno metasomal (Roberts & Vallespir 1978, Vogel 1981, Neff & Simpson 1981). A localização dessas estruturas no abdômen do animal promove um padrão totalmente diferente no modo de extração dos óleos florais. Estas abelhas ao pousarem nas flores, posicionam seu abdômen sobre as áreas compreendidas pelos elaióforos e iniciam movimentos de deslocamento lateral (direita-esquerda), coletando ao mesmo tempo óleo e pólen (Vogel 1981).

Recentemente, Alves dos Santos *et al.* (2007) publicaram uma revisão da história natural das abelhas coletoras de óleo, enfocando os variados processos de nidificação e sua associação com as plantas produtoras de óleo.

Características e uso dos óleos florais

Os óleos florais são incolores ou algumas vezes, amarelados; sem odor e com viscosidade semelhante a azeite de oliva (Vogel 1974, Buchmann 1987, Vinson *et al.* 1997). Constituem-se de ácidos graxos livre, mono ou diglicerídeos, cujo metabolismo proporciona o dobro de energia em relação à mesma quantidade de carboidratos (Buchmann 1987). Estudos em ninhos de abelhas *Centris* revelaram o uso de recurso em adição a grãos de pólen, destinados à alimentação de suas larvas, ou ainda, utilizados na impermeabilização dos seus ninhos (Vogel 1974, 1990, Simpson *et al.* 1977, Anderson 1979, Michener 2000, Machado 2002, 2004, Alves dos Santos *et al.* 2007). A presença de machos de *Chalepogenus rasmusseni* no interior de flores de *Calcerolaria* foi registrada por Rasmussen & Olesen (2000). Ao analisar os espécimes coletados, os pesquisadores encontraram óleo e pólen

aderidos nas suas pernas, assim como observado nas fêmeas, sendo este o único relato acerca do consumo de óleo floral por abelhas adultas, sobretudo machos.

Estudo das flores de óleo e seus polinizadores em ecossistemas brasileiros: uma visão panorâmica

Em 2002 e posteriormente em 2004, Machado apresentou uma revisão dos estudos realizados no Brasil, iniciados por Vogel (1974) em análises a várias espécies de diferentes famílias. A autora registrou os estudos de caso nos diversos ecossistemas brasileiros, incluindo também os levantamentos da comunidade apícola e da flora associada utilizada pelas abelhas coletoras de óleos florais.

Analisando uma comunidade de 12 espécies de Malpighiaceae numa área de Cerrado, Gottsberger (1986) registrou 19 espécies de abelhas coletoras de óleo pertencentes aos gêneros *Centris*, *Epicharis*, *Paratetrapedia*, *Monoeca* e *Tetrapedia* (n = 7, 7, 2, 1 e 2, respectivamente), sendo observado que no período de sobreposição da floração, as visitas eram inespecíficas, onde as abelhas polinizavam diferentes espécies de flores de óleo ao mesmo tempo.

Ainda para o Cerrado, Barros (1992) apresenta informações acerca da fenologia, morfologia, polinização e sistema reprodutivo de sete espécies de *Byrsonima* e Gaglianone (2000), sobre as interações entre abelhas do gênero *Epicharis* (Centridini) e seu comportamento durante suas visitas às flores de Malpighiaceae. Em 2003, a mesma autora amplia suas análises, abrangendo 15 espécies de Malpighiaceae e suas relações com abelhas *Centris* e *Epicharis*.

Em Floresta Semi-decídua, Sazima & Sazima (1989) descrevem o comportamento dos visitantes florais de *Stigmaphyllon lalandianum* e em flores de ambos os morfos de *Banisteriopsis muricata* e *Heteropterys aceroides* (Malpighiaceae), realizando coleta de pólen (flores sem glândulas) e de óleo floral (flores com elaióforos). Mais recentemente, Sigrist & Sazima (2004) trazem informações acerca de polinização de 12 espécies de Malpighiaceae com ênfase na sua biologia reprodutiva e morfologia estigmática. O primeiro registro para Orchidaceae com flores de óleo no Brasil foi realizado por Mickeliunas *et al.* (2006) para *Grobya amherstiae*, que tem como principal polinizador *Montella* sp. (Curculionidae) (Mickeliunas *et al.* 2006).

Na região Sul do país, Cunha & Blochtein (2003) analisando ninhos de *Monoeca xanthopyga* (Tapinotaspidini) em matas de araucária, mencionam sua atividade de coleta de

óleos florais a partir da análise do conteúdo das células de cria, na qual a composição do suprimento larval era composta por cerca de 60% de grãos de pólen, 30% de óleos florais e 10% de outros componentes.

O estudo realizado por Teixeira & Machado (2000) é o único registro de estudo de caso para Malpighiaceae em Floresta Atlântica, onde *Byrsonima sericea*, árvore de grande importância econômica explorada pela sua madeira, encontra-se atualmente na lista de espécies ameaçadas de extinção (IBAMA, IUCN, Fundação Biodiversitas). A mesma espécie foi estudada por Ramalho & Silva (2002), onde os autores correlacionam a alta densidade de Centridini no local de estudo (Restinga/BA) em virtude da alta densidade de *Byrsonima sericea*, destacando sua importância na dinâmica das populações de Centridini e, conseqüentemente, na sua conservação biológica.

Ainda em áreas de Restinga, Albuquerque & Rêgo e Rêgo & Albuquerque (1989) e Pereira & Freitas (2002) apresentam dados acerca da polinização do murici (*Byrsonima crassifolia*) e aspectos da fenologia e do comportamento dos visitantes florais e Ribeiro *et al.* (2006), informações detalhadas a respeito do murici-pitanga (*Byrsonima crysophylla*). Gimenez & Lobão (2006) trazem informações acerca da polinização de *Krameria bahiana* e suas inter-relações com abelhas *Centris* (*C. leprieuri*, *C. tarsata*, *C. trigonoides*, *C. pulchra*). Costa *et al.* (2006) analisaram cinco espécies simpátricas de Malpighiaceae ocorrentes em dunas costeiras da Bahia, abordando aspectos da polinização e da biologia reprodutiva, sendo os mesmos aspectos verificados por Benezar & Pessoni (2006) para *Byrsonima coccolobifolia* em savana amazônica.

Para Caatinga, Vogel & Machado (1991) e Machado *et al.* (2002) são as únicas referências acerca da polinização de espécies de *Angelonia* (Plantaginaceae). Dentre as cinco espécies analisadas pelos autores, duas delas (*A. cornigera* e *A. pubescens*) ocorrem no PARNA Catimbau. Na mesma região, Bezerra (2004) acompanhou populações naturais de *Byrsonima gardnerana* e *Stigmaphyllon paralias*, observando aspectos da biologia floral e reprodutiva destas espécies. Ainda no Semi-árido nordestino, Carvalho *et al.* (2005) relatam a ocorrência de variações no número de elaióforos em flores de *S. paralias*. Na Caatinga bahiana, Aguiar & Almeida (2002) estudaram a atividade de coleta de óleos por espécies de *Centris* secretado por flores de *Mcvaughia bahiana*, espécie endêmica da região (Giulietti 2002).

Levantamentos sobre espécies de abelhas ocorrentes em Caatinga foram realizados por Martins (1994), Aguiar & Martins (1997) e Zanella (2000a, b), sendo *Centris* o segundo gênero mais representativo dentre os Apoidea, e um dos grupos de maior importância nas

comunidades vegetais (Martins 1995, Albuquerque & Mendonça 1996, Aguiar 2003, Aguiar *et al.* 2003), podendo ser considerados polinizadores-chave nos ecossistemas em que ocorrem.

Considerações finais

Uma interação especializada pode forçar a planta a depender exclusivamente de abelhas coletoras de óleo para sua polinização, podendo criar intensa seleção com alguns efeitos negativos, como registrado por Steiner & Whitehead (1996) em *Ixianthes retzioides*, onde nas populações que co-ocorriam com os polinizadores, havia alta taxa de formação de frutos e sementes em relação àquelas onde o polinizador era ausente.

É evidente a estreita relação entre as flores de óleo e as abelhas coletoras de óleos florais, e, portanto, a importância e necessidade da manutenção destas interações, estando os benefícios representados pelo sucesso na reprodução sexuada das espécies vegetais e conseqüente expansão de suas populações, bem como pelo equilíbrio ecológico da guilda de polinizadores.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGUIAR, C.M.L. Utilização de recursos florais por abelhas (Hymenoptera, Apoidea) em uma área de caatinga (Itatim, Bahia, Brasil). *Revista Brasileira de Zoologia*, v.20, p. 457-467, 2003.
- AGUIAR, C.M.L.; MARTINS, C.F. Abundância relativa, diversidade e fenologia de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) na Caatinga, São João do Cariri, Paraíba, Brasil. *Iheringia*, v 83, p. 151-163, 1997.
- AGUIAR, C.M.L.; ALMEIDA, G.F. Atividade diária de coleta de óleo por espécies de *Centris* (Hymenoptera: Apidae) em *Mcvaughia bahiana* W.R. Anderson (Malpighiaceae) na caatinga. *Acta Biologica Leopoldensia*, v.24, p. 131-140, 2002.
- AGUIAR, C.M.L.; MARTINS, C.F.; MOURA, A.C.A. Recursos florais utilizados por abelhas (Hymenoptera, Apoidea) em área de Caatinga (São João do Cariri, Paraíba). *Revista Nordestina de Biologia*, v. 10, p. 101-117, 1995.
- AGUIAR, C.M.L.; ZANELLA, F.C.V.; MARTINS, C.F.; CARVALHO, C.A.L. Plantas visitadas por *Centris* spp. (Hymenoptera: Apidae) na Caatinga para obtenção de recursos florais. *Neotropical Entomology*, v. 32, p.1-13, 2003.

- AIZEN, M.A.; FEINSINGER, P. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine "Chaco Serrano". *Ecological Applications*, v. 4, p. 378-392, 1994.
- ALBUQUERQUE, P.M.C.; MENDONÇA, J.A.C. Anthophoridae (Hymenoptera: Apoidea) e flora associada em uma formação de cerrado no município de Barreirinhas, MA, Brasil. *Acta Amazonica*, v. 26, p. 45-54, 1996.
- ALBUQUERQUE, P.M.C.; RÊGO, M.M.C. Fenologia de visitantes de murici (*Byrsonima crassifolia*, Malpighiaceae). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Zoológica*, v. 5, p. 163-178, 1989.
- ALVES-DOS-SANTOS, I.; MACHADO, I.C.; GAGLIANONE, M.C. Historia natural das abelhas coletoras de óleo. *Oecologia Brasiliensis* versão eletrônica, <http://www.oecologia.biologia.ufrj.br/index.php/oecologiabrasiliensis/index>, 2007.
- ANDERSON, W.R. Floral conservatism in Neotropical Malpighiaceae. *Biotropica*, v. 11, p. 219-223, 1979.
- BARROS, M.A.G. Fenologia da floração, estratégias reprodutivas e polinização de espécies simpátricas do gênero *Byrsonima* Rich (Malpighiaceae). *Revista Brasileira de Biologia*, v. 52, p. 343-353, 1992.
- BENEZAR, R.M.C.; PESSONI, L.A. Biologia floral e sistema reprodutivo de *Byrsonima coccolobifolia* (Kunth) em uma savana amazônica. *Acta Amazônica*, v.36, p. 159-168, 2006.
- BEZERRA, E.L.S. Polinização e fenologia reprodutiva de *Byrsonima garneriana* Juss. E *Stigmaphyllon paralias* Juss. (Malpighiaceae) em área de caatinga/Nordeste do Brasil. Recife, Universidade Federal de Pernambuco, Dissertação de Mestrado, 2004.
- BUCHMANN, S.L. The ecology of oil flowers and their bees. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 18, p. 343-369, 1987.
- CANE, J.H.; EICKWORT, G.C.; WESLEY, F.R.; SPIELHOLZ, J. Foraging, grooming and mating behaviours of *Macropis nuda* (Hymenoptera, Melittidae) and use of *Lysimachia ciliate* (Primulaceae) oils in larval provisions and cell linings. *American Naturalist*, v. 110, p. 257-264, 1983.
- CARVALHO, P.D.; BORBA, E.L.; LUCCHESI, A.M. Variação no número de glândulas e produção de óleo em flores de *Stigmaphyllon paralias* A. Juss. (Malpighiaceae). *Acta Botanica Brasilica*, v. 19, p. 209-214, 2005.
- COCUCCI, A.A. Polinización en *Nierembergia hippomanica* (Solanaceae). *Kurtziana* v.17, p. 31-47, 1984.

- COCUCCI, A.A. Pollination biology of *Nierembergia* (Solanaceae). *Plant Systematics and Evolution*, v. 174, p. 17-35, 1991.
- COCUCCI, A.A.; VOGEL, S. Oil-producing flowers of *Sisyrinchium* species (Iridaceae) and their pollinators in southern South America. *Flora*, v.196, p.26-46, 2001.
- COCUCCI, A.A.; HOLGADO, A.M.; ANTON, A.M. Estudio morfológico y anatómico de los elaióforos pedicelados de *Dinemandra ericoides*, malpighiácea endémica del Desierto de Atacama, Chile. *Darwiniana*, v.34, p. 183-192, 2000.
- COSTA, C.B.N.; COSTA, J.A.S.; RAMALHO, M. Biologia reprodutiva de espécies simpátricas de Malpighiaceae em dunas costeiras da Bahia, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, v. 29, p. 103-114, 2006.
- CUNHA, R.; BLOCHTEIN, B. Bionomia de *Monoeca xanthopyga* Harter-Marques, Cunha & Moure (Hymenoptera, Apidae, Tapinotaspidini) no Planalto das Araucárias, Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, v.20, p. 107-113. 2003.
- DAFNI, A. Mimicry and deception in pollination. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 15, p. 259-278, 1984.
- DAFNI, A. Pollination ecology. The practical approach series. Oxford: Oxford University Press. 1992.
- ENDRESS, P.K. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge: Cambridge University Press. 1994.
- FAEGRI, K. & van der PIJL, L. The principles of pollination ecology. 3ª ed. London: Pergamon Press. 1979.
- FRANKIE, G.W.; HABER, W.A.; OPLER, P.A.; BAWA, K.S. Characteristics and organization of large bee pollination systems in the Costa Rican dry forest. In: C. E. Jones, & R. J. Little, (Eds.). *Handbook of experimental pollination biology*. Van Nostrand Co., New York, 1983, p.411-447.
- FUCHS, E.J.; LOBO, J.A.; QUESADA, M. Effects of forest fragmentation and flowering phenology on the reproductive success and mating patterns of the tropical dry forest tree *Pachira quinata*. *Conservation Biology*, v. 17, p.149-157, 2003.
- GAGLIANONE, M.C. Interações de *Epicharis* (Apidae, Centridini) e flores de Malpighiaceae em um ecossistema de Cerrado. In: Encontro Sobre Abelhas, 4., 2000, Ribeirão Preto. São Paulo. Anais... Ribeirão Preto, 2000. p. 246-252.
- GAGLIANONE, M. C. Abelhas da tribo Centridini na estação Ecológica de Jataí (Luiz Antônio, SP): composição de espécies e interações com flores de Malpighiaceae. In: G. A. R. Melo; I. Alves dos Santos (Eds.). *Apoidea Neotropica*, UNESC, pp. 279-284, 2003.

- GIMENES, M.; LOBÃO, C.S. A polinização de *Krameria bahiana* B.B. Simpson (Krameriaceae) por abelhas (Apidae) na restinga, BA. *Neotropical Entomology*, v. 35, p. 440-445, 2006.
- GIMENES, M.;
- GIULIETTI, A.M.; HARLEY, R.M.; QUEIROZ, L.P.; BARBOSA, M.R.V.; NETA, A.L.B.; FIGUEIREDO, M.A. Espécies endêmicas da caatinga. In: E.V.S.B. Sampaio; A.M. Giullietti; J. Virgínio; C.F.L. Gamarra-Rojas (Orgs.). *Vegetação e flora da caatinga*. Recife, Associação Plantas do Nordeste – APNE, Centro Nordestino de Informação sobre Plantas – CNIP, 2002, p. 103-115.
- GOTTSBERGER, G. Some pollination strategies in Neotropical Savannas and Forest. *Plant Systematics and Evolution*, v. 152, p. 29-45, 1986.
- KANG, H.; BAWA, K.L. Effects of successional status, habit, sexual sustems, and pollinators on flowering patterns in tropical rain forest trees. *American Journal of Botany*, v.90, p. 865-876, 2003.
- KEARNS, C.A.; INOUE, D.W. Pollinators, flowering plants, and conservation biology. *BioScience*, v. 47, p. 297-307, 1997.
- LEAL, I.R.; TABARELLI, M.; SILVA, J.M.C. *Ecologia e conservação da caatinga*. Recife, Universidade Federal de Pernambuco, 2003.
- MACHADO, I.C. Flores de óleo e abelhas coletoras de óleo floral: conceitos, distribuição e revisão. In: *Encontro Sobre Abelhas*, 5., 2002, Ribeirão Preto. São Paulo. Anais... Ribeirão Preto, 2002. p. 129-135.
- MACHADO, I.C. Oil-collecting bees and related plants: a review of the studies in the last twenty years and case histories of plants occurring in NE Brazil. In: B.M. Freitas; J.O.P. Pereira (Orgs.). *Solitary bees: Conservation, rearing and management for pollination*. 1 ed. Fortaleza: Imprensa Universitária da Universidade Federal do Ceará, 2004, v. 1, p. 255-280.
- MACHADO, I.C.; LOPES, A.V. A polinização biótica e seus mecanismos na Reserva Ecológica de Dois Irmãos. In: I.C. Machado; A.V. Lopes; K.C. Pôrto (Orgs.). *Reserva Ecológica de Dois Irmãos: estudos em um remanescente de Mata Atlântica em área urbana (Recife – Pernambuco – Brasil)*. Recife. SECTMA. Editora Universitária-UFPE, 1998. p. 173-195.
- MACHADO, I.C.; LOPES, A.V. A polinização em ecossistemas de Pernambuco: uma revisão do estado atual do conhecimento. In: M. Tabarelli; J.M.C. Silva (Orgs.). *Diagnóstico da*

- Biodiversidade de Pernambuco. 1 ed. Recife: Editora Massangana e Fundação Joaquim Nabuco, 2002, v. II, p. 583-596.
- MACHADO, I.C.; LOPES, A.V. Recursos florais e sistemas de polinização e sexuais em Caatinga. In: I. R. Leal; M. Tabarelli; J. M. C. Silva (Eds.). Ecologia e conservação da Caatinga. Editora Universitária/UFPE, Recife, 2003, p. 515-563.
- MACHADO, I.C.; LOPES, A.V. Floral traits and pollination systems in the caatinga, a brazilian tropical dry forest. *Annals of Botany*, v.94, p. 365-376, 2004.
- MACHADO, I.C.S.; SIQUEIRA FILHO, J.A.; LOPES, A.V.F.; VOGEL, S. Organização e polinização das flores de óleo de *Krameria tomentosa* (Krameriaceae). In: Resumos XLVIII Congresso Nacional de Botânica. Crato, CE, p. 19, 1997.
- MACHADO, I.C.; VOGEL, S.; LOPES, A.V. Pollination of *Angelonia cornigera* Hook. (Scrophulariaceae) by long-legged, oil-collecting bees in NE Brazil. *Plant Biology*, v. 4, p. 352-359, 2002.
- MANNING, J.C.; BROTHERS, D.J. Floral relations of four species of *Rediviva* in Natal (Hymenoptera: Apoidea: Mellittidae). *Journal of the Entomological Society of Southern Africa*, v.49, p. 107-114, 1986.
- MANNING, J.; GOLDBLATT, P. The pollination of *Tritoniopsis parviflora* (Iridaceae) by the oil-collecting bee *Rediviva gigas* (Hymenoptera: Melittidae): the first record of oil-secretion in african Iridaceae. *South African Journal of Botany*, v.68, p. 171-176, 2002.
- MARTINS, C.F. Comunidade de abelhas (Hym., Apoidea) da Caatinga e do Cerrado com elementos de Campo Rupestre do Estado da Bahia, Brasil. *Revista Nordestina de Biologia*, v. 9, p. 225-257, 1994.
- MARTINS, C.F. Flora apícola e nichos tróficos de abelhas (Hym., Apoidea) na Chapada Diamantina (Lençóis-BA-Brasil). *Revista Nordestina de Biologia*, v. 10, p. 119-140, 1995.
- MICHENER, C.D. The bees of the world. London: The Johns Hopkins University Press. Baltimore. 2000.
- MICKELIUNAS, L.A.; PANSARIN, E.R.; SAZIMA, M. Biologia floral, melitofilia e influência de besouros Curculionidae no sucesso reprodutivo de *Grobya amherstiae* Lindl. (Orchidaceae: Cyrtopodiinae). *Revista Brasileira de Botânica*, v. 29, p. 251-258, 2006.
- MMA – Ministério do Meio Ambiente. Avaliação e ações prioritárias para a conservação da biodiversidade da Caatinga. Universidade Federal de Pernambuco/Fundação de Apoio ao

- Desenvolvimento/Conservation International do Brasil, Fundação Biodiversitas, EMBRAPA/Semi-Árido. 2002.
- MURCIA, C. Forest fragmentation and the pollination of neotropical plants. In: Schellas, J.; Greenberg, R. (Orgs.). Forest patches in tropical landscapes. Island Press, London: 1995. p. 19-36.
- MURCIA, C. Ecología de la polinización. In: M.R. Guariguata; G.H. Kattan (Orgs.). Ecología y conservación de bosques neotropicales. Cartago. Libro Universitario Regional, 2002. p. 493-530.
- NEFF, J.L.; SIMPSON, B.B. Oil-collecting structures in the Anthophoridae (Hymenoptera): Morphology, function and use in systematics. Journal of the Kansas Entomological Society, v. 54, p. 95-123, 1981.
- PAUW, A. Floral syndromes accurately predict pollination by a specialized oil-collecting bee (*Rediviva perinqueri*, Melittidae) in a guild of South African orchids (Coryciinae). American Journal of Botany, v. 93, p. 917-926, 2006.
- PERCIVAL, M. Floral biology. Pergamon Press, 1965.
- PEREIRA, J.O.P.; FREITAS, B.M. Estudo da biologia floral e requerimentos de polinização do muricizeiro (*Byrsonima crassifolia* L.). Revista Ciência Agronômica, v. 33, p. 5-12, 2002.
- RAMALHO, M. & SILVA, M. Relação Centridini - flora oleífera: influência sobre a diversidade em uma comunidade tropical. In: Encontro Sobre Abelhas, 5., 2002, Ribeirão Preto. São Paulo. Anais... Ribeirão Preto, 2002. p. 122-128.
- RASMUSSEN, C.; OLESEN, J.M. Oil flowers and oil-collecting bees. Det Norske Videnskaps-Akademi. Matematisk Naturvidenskapelige Klasse, Skrifter, v.39, p.23-31, 2000.
- RATHCKE, B.J.; JULES, E.S. Habitat fragmentation and plant-pollinator interactions. Current science, v. 65, p. 273-277, 1993.
- RENNER, S.S. Effects of habitat fragmentation on plant pollinator interactions in the tropics. In: D.M. Newbery; H.H.T. Prins; N.D. Brown (Eds.). Dynamics of tropical communities. USA: Blackwell Science, 1998, p. 339-360.
- RÊGO, M.M.C.; ALBUQUERQUE, P.M.C. Comportamento das abelhas visitantes de murici, *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth, Malpighiaceae. Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Zoológica, v. 5, p. 179-193, 1989.

- RIBEIRO, E.; REGO, M.; MACHADO, I.C. Aspectos da polinização do Murici pitanga (*Byrsonima crysophylla*). In: Marcia Rêgo; Patrícia Albuquerque. (Org.). Polinização do Murici. São Luis: MMA/EDUFMA, 2006, v. 1, p. 47-52.
- ROBERTS, R.B.; VALLESPER, S.R. Specialization of hairs bearing pollen and oil on the legs of bees (Apoidea: Hymenoptera). *Annals of the Entomological Society of America*, v. 71, p. 619-627, 1978.
- RODAL, M.J.N. Aspectos vegetacionais do bioma Caatinga. In: Araújo, E.L.; Moura, A.N.; Sampaio, E.V.S.B.; Gestinari, L.M.S.; Carneiro, J.M.T. (Orgs.). Biodiversidade, conservação e uso sustentável da flora do Brasil. Brasil: UFRPE/Imprensa Universitária, 2002. p. 44-46.
- RODAL, M.J.N., ANDRADE, K.V.A., SALES, M.F.; GOMES, A.P.S. Fitossociologia do componente lenhoso de um refúgio vegetal no município de Buíque, Pernambuco. *Revista Brasileira de Biologia*, v.58, p.517-526, 1998.
- ROIG-ALSINA, A. A generic study of the bees of the tribe Tapinotaspidini, with notes on the evolution of their oil-collecting structures. *Mitt. Münch. Ent. Ges.*, v. 87, p. 3-21, 1997.
- ROIG-ALSINA, A. Revisión de las abejas colectoras de aceites del género *Chalepogenus* Holmberg (Hymenoptera, Apidae, Tapinotaspidini). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, v.1, p. 67-101, 1999.
- SAMPAIO, E.V.S.B. Overview of the Brazilian caatinga. In: Mooney, H.A.; Bullock, S.H.; Medina, E. (Orgs.). *Dry tropical forest*. Cambridge: Cambridge University Press, 1995. p. 35-63.
- SAMPAIO, E.V.S.B.; GIULIETTI, A.M.; VIRGÍNIO, J.; GAMARRA-ROJAS, C.F.L. (Orgs.). *Vegetação e flora da Caatinga*. Recife, Associação Plantas do Nordeste – APNE, Centro Nordestino de Informação sobre Plantas – CNIP, 2002.
- SAZIMA, M.; SAZIMA, I. Oil-gathering bees visit flowers of eglandular morphs of the oil-producing Malpighiaceae. *Botanica Acta*, v. 102, p. 106-111, 1989.
- SCHLINDWEIN, C. Frequent oligolecty characterizing a diverse bee-plant community in a xerophytic bushland of subtropical Brazil. *Studies on Neotropical Fauna & Environment*, v. 33, p. 46-59, 1998.
- SÉRSIC, A.N. Observaciones sobre el mecanismo floral de *Calceolaria* (Scrophulariaceae). *Kurtziana*, v. 21, p. 153-164, 1991.
- SÉRSIC, A.N.; COCUCCI, A.A. An unusual kind of nectary in the oil flowers of *Monttea*: it's a structure and function. *Flora*, v. 194, p. 393-404, 1999.

- SIGRIST, M.R.; SAZIMA, M. Pollination and reproductive biology of twelve species of Neotropical Malpighiaceae: stigma morphology and its implications for the breeding systems. *Annals of Botany*, v. 94, p. 33-41, 2004.
- SIMPSON, B.B.; NEFF, J.L. Floral rewards: alternatives to pollen and nectar. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, v. 68, p. 301-322, 1981.
- SIMPSON, B.B.; NEFF, J.L. Evolution and diversity of floral rewards. In: C Jones, E.; Little, R.J. (Orgs.). *Handbook of experimental pollination biology*. New York. Scientific and Academic Editions, 1983. p. 142-159.
- SIMPSON, B.B.; NEFF, J.L.; SEIGLER, D. *Krameria*, free fatty acids and oil-collecting bees. *Nature* v.267, p.150-151, 1977.
- SIMPSON, B.B.; NEFF, J.L.; SEIGLER, D.S. Floral biology and floral rewards of *Lysimachia* (Primulaceae). *American Midland Naturalist*, v.110, p. 249-256, 1983.
- SIMPSON, B.B.; NEFF, J.L.; DIERINGER, G. The production of floral oils by *Monttea* (Scrophulariaceae) and the function of tarsal pads in *Centris* bees. *Plant Systems and Evolution*, v. 173, p. 209-222, 1990.
- SINGER, R.B.; COCUCCHI, A.A. Pollination mechanisms in four sympatric southern brazilian Epidendroideae orchids. *Lindleyana*, v.14, p. 47-56, 1999.
- SPRENGEL, C.K. Discovery of the secret of nature in the structure and fertilization of flowers. In: Lloyd, D.G.; Barret, S.C.H. (Orgs.). *Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants*. U.S.A. Chapman & Hall Press, 1996. p. 1-43
- STEINER, K.E. The pollination of *Disperis* (Orchidaceae) by oil-collecting bees in Southern Africa. *Lindleyana*, v.4, p. 164-183, 1989.
- STEINER, K.E. The *Diascia* (Scrophulariaceae) window: an orientation cue for oil-collecting bees. *Botanical Journal of the Linnean Society*, v. 102, p. 175-195, 1990.
- STEINER, K.E. Has *Ixianthes* (Scrophulariaceae) lost its special bee? *Plant Systematics and Evolution*, v. 185, p. 7-16, 1993.
- STEINER, K.E.; WHITEHEAD, V.B. The association between oil-producing flowers and oil-collecting bees in the Drakensberg of Southern Africa. *Monographs Systematic Boany*. Missouri Botanical Garden, v. 25, p. 259-277, 1988.
- STEINER, K.E.; WHITEHEAD, V.B. Pollinator adaptation to oil-secreting flowers – *Rediviva* and *Diascia*. *Evolution*, v. 44, p. 171-1707, 1990.
- STEINER, K.E.; WHITEHEAD, V.B. Oil flowers and oil bees further evidence for pollinator adaptation. *Evolution*, v. 45, p. 1493-1501, 1991.

- STEINER, K.E.; WHITEHEAD, V.B. The consequences of specialization for pollination in a rare South African shrub, *Ixianthes retzoides* (Scrophulariaceae). *Plant Systematics and Evolution*, v. 201, p. 131-138, 1996.
- TABARELLI, M.; SILVA, J.M.C. Áreas e ações prioritárias para a conservação, utilização sustentável e repartição de benefícios da biodiversidade do bioma Caatinga. In: Araújo, E.L.; Moura, A.N.; Sampaio, E.V.S.B.; Gestinari, L.M.S. & Carneiro, J.M.T. (Orgs.). *Biodiversidade, conservação e uso sustentável da flora do Brasil*. Brasil. UFRPE/Imprensa Universitária, 2002. p. 47-52.
- TEIXEIRA, L.A.G.; MACHADO, I.C. Sistemas de polinização e reprodução de *Byrsonima sericea* DC (Malpighiaceae). *Acta Botanica Brasilica*, v. 14, p. 347-357, 2000.
- VINSON, S.B.; WILLIAMS, H.J.; FRANKIE, G.W.; SHRUM, G. Floral lipid chemistry of *Byrsonima crassifolia* (Malpighiaceae) and a use of floral lipids by *Centris* bees (Hymenoptera: Apidae). *Biotropica*, v. 29, p. 76-83, 1997.
- VOGEL, S. Flowers offering fatty oil instead of nectar. In: *Proceedings International Botanical Congress*, 9., 1969, Seattle. Resumo... Seattle. 1969. p. 229.
- VOGEL, S. Ölproduzierende Blumen, die durch ölsammelnde Bienen bestäubt werden. *Die Naturwissenschaften*, v. 58, p. 1-58, 1971.
- VOGEL, S. Ölblumen und ölsammelnde Bienen. *Tropische und Subtropische Pflanzenwelt*, v. 7, p. 285-547, 1974.
- VOGEL, S. Abdominal oil-mopping – a new type of foraging in bees. *Naturwissenschaften*, v.67, p. 627-628, 1981.
- VOGEL, S. The *Diascia* flower and its bee – an oil-based symbiosis in Southern Africa. *Acta Botanica Neerlandica*, v.33, p.509-518.
- VOGEL, S. History of the Malpighiaceae in the light of the pollination ecology. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, v. 55, p. 130-142, 1990.
- VOGEL, S.; COCUCCI, A. Pollination of *Basistemon* (Scrophulariaceae) by oil-collecting bees in Argentina. *Flora*, v. 190, p. 353-363, 1995.
- VOGEL, S.; MACHADO, I.C. Pollination of four sympatric species of *Angelonia* (Scrophulariaceae) by oil-collecting bees in NE. Brazil. *Plant Systematics and Evolution*, v. 178, p. 153-178, 1991.
- VOGEL, S.; MICHENER, C.D. Long bee legs and oil-producing floral spurs, and a new *Rediviva* (Hymenoptera, Melittidae; Scrophulariaceae). *Journal of Kansas Entomological Society*, v. 58, p. 359-364, 1985.

- WHITEHEAD, V.B.; SCHELPE, E.A.C.L.E.; ANTHONY, N.C. The bee, *Rediviva longimanus* (Apoidea: Melittidae), collecting pollen and oil from *Diascia longicornis* (Thunb.) Druce (Scrophulariaceae). South African Journal of Science. 80, p. 286, 1984.
- WHITEHEAD, V.B.; STEINER, K. Oil-collecting bees in South África. African Wildlife, v. 39, p. 144-147, 1985.
- ZANELLA, F.C.V. a. Padrões de distribuição geográfica das espécies de abelhas que ocorrem na Caatinga (NE do Brasil). In: Encontro Sobre Abelhas, 4., 2000, Ribeirão Preto. Anais... Ribeirão Preto. 2000. p. 197-203.
- ZANELLA, F.C.V. b. The bees of the Caatinga (Hymenoptera, Apoidea, Apiformes): a species list and comparative notes regarding their distribution. Apidologie, v. 31, p. 579-592, 2000.

CAPÍTULO 1

GUILDA DE FLORES DE ÓLEO EM UM MOSAICO VEGETACIONAL NO SEMI-ÁRIDO BRASILEIRO: SEQUENCIAMENTO E DISPONIBILIDADE DO RECURSO FLORAL

Manuscrito a ser enviado ao periódico Journal of Ecology

GUILDA DE FLORES DE ÓLEO EM UM MOSAICO VEGETACIONAL NO SEMI-ÁRIDO BRASILEIRO: SEQÜENCIAMENTO E DISPONIBILIDADE DO RECURSO FLORAL

Elisangela Bezerra¹ & Isabel Cristina Machado²

¹Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco. E-mail: eli.lucia@ig.com.br

² Departamento de Botânica, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Pernambuco. Av Prfº Moraes Rêgo, s/nº, Cidade Universitária, 50372-970, Recife-PE, Brasil. E-mail: imachado@ufpe.br

Resumo

Interações entre plantas e polinizadores, dispersores e herbívoros podem estar relacionadas aos padrões fenológicos de comunidades vegetais, bem como aos fatores intrínsecos de cada espécie e/ou fatores abióticos. O monitoramento fenológico de guildas de plantas pode revelar informações acerca da importância da comunidade na manutenção da fauna local associada, mecanismos de competição e a influência do clima e demais fatores. Neste trabalho, a fenologia reprodutiva de 15 espécies que apresentam flores de óleo foi acompanhada mensalmente durante quatro anos em seis áreas localizadas no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Nordeste do Brasil. As espécies estão distribuídas em três famílias de Eudicotiledôneas: Krameriaceae (n=1), Plantaginaceae (n=2) e Malpighiaceae (n=12). O padrão fenológico mais expressivo foi o tipo cornucópia, sendo *Krameria tomentosa*, *Banisteriopsis stellaris* e *Stigmaphyllon paralias* as únicas espécies com floração e frutificação contínua ao longo do ano. No nível de comunidade, a sazonalidade foi marcante. Embora a guilda tenha apresentado flores e frutos ao longo do ano, o maior número de espécies floridas concentra-se logo após a estação chuvosa da região. Esta sobreposição foi atenuada devido ao seqüenciamento dos picos de floração entre as diferentes espécies, minimizando os efeitos da competição inter-específica pelos polinizadores afins.

Palavras-chave: fenologia, floração, sincronia, Caatinga-de-areia, La Niña.

Introdução

O estudo dos eventos biológicos periódicos, suas causas e interações com fatores bióticos e abióticos, têm sido amplamente investigados entre as comunidades vegetais nos diversos ecossistemas, sendo descritos padrões fenológicos e suas respostas frente aos fatores abióticos e endógenos (Lieth 1974; Frankie *et al.* 1974a; Bawa 1983; Sarmiento e Monasterio 1983; Kang & Bawa 2003), bem como sua relação nas interações planta/polinizador (Frankie *et al.* 1974b; Monasterio & Sarmiento 1976; Bawa 1990).

A Caatinga é marcada por uma forte sazonalidade, em decorrência de um longo período de estiagem (de sete a nove meses) e apenas um breve período de chuvas (de três a cinco meses) distribuídas de forma irregular, gerando baixos índices de precipitação (500-750 mm/ano) e temperaturas médias de 23 a 27°C (Rodal *et al.* 1998; Sampaio *et al.* 2002). Além de exclusiva, é a quarta maior formação vegetacional do Brasil (MMA 2002), abrangendo cerca de 83% do Estado de Pernambuco (Huec 1972), apresentando uma área de cobertura de aproximadamente 800.000 km² (IBGE 1985) situada na região semi-árida.

São poucos os estudos fenológicos em áreas de Caatinga, sendo a maioria com enfoque em espécies lenhosas do estrato arbustivo-arbóreo (Barbosa *et al.* 1989, 2003; Pereira *et al.* 1989; Machado *et al.* 1997; Quirino 2006). Com relação a comunidades vegetais, os acompanhamentos são ainda mais escassos, havendo registros da guilda de flores ornitófilas (Leal 2006; Santos 2006) e de Cactaceae quiropterófilas e esfingófilas (Rocha 2007). Tais estudos possibilitam a amostragem da disponibilidade de determinado recurso ao longo do ano, revelando uma intrincada teia de interações, adaptações e estratégias ecológicas.

Informações acerca da fenologia reprodutiva de flores de óleo não tem sido o foco principal, tanto em estudos pontuais como em nível de comunidades, apresentando freqüentemente o padrão fenológico e a ocorrência ou não das fenofases relacionados com os períodos seco e chuvoso do ambiente.

Para a Caatinga, Vogel & Machado (1991) e Machado *et al.* (2002) são pioneiros em estudos com esse enfoque, fornecendo dados acerca de cinco espécies de *Angelonia* (Plantaginaceae) que ocorrem neste bioma. Recentemente, Bezerra *et al.* e Bezerra & Machado (dados não publicados) estudaram duas espécies de Malpighiaceae (*Byrsonima gardnerana* e *Stigmaphyllon paralias*, respectivamente), ressaltando a importância de ambas espécies para a manutenção de abelhas Centridini, em decorrência de sua floração intensa (*B. gardnerana*) e contínua (*S. paralias*).

O presente trabalho aborda a fenologia reprodutiva da guilda de flores de óleo localizada em bacias sedimentares do semi-árido nordestino, tendo como objetivos: 1)

descrever os padrões fenológicos de cada espécie e da comunidade; 2) determinar a contribuição de cada espécie no padrão reprodutivo da comunidade, através da análise semi-quantitativa das frequências fenológicas; 3) analisar a sincronia de floração dos indivíduos e das populações; 4) verificar a disponibilidade do recurso floral na comunidade ao longo do ano; 5) comparar tais padrões com o observado em outros ecossistemas e em Caatinga do cristalino; 6) relacionar a interferência dos fatores abióticos nos padrões fenológicos das espécies e da comunidade e sua influência nas interações planta-polinizador.

Material e métodos

Local de estudo - As observações de campo foram feitas no Parque Nacional do Catimbau, área que compreende um poligonal de 60.700 hectares, abrangendo parte de três municípios pernambucanos (Buíque, Ibimirim e Tupanatinga). Para o presente estudo, o acesso à área foi feito através do Vale do Catimbau, 1º Distrito do Município de Buíque, entre os meridianos de 8°32'14" e 8°35'12" S e os paralelos de 37°14'42" e 37°15'02"W.

O clima predominante na região é o semi-árido, na zona de transição entre o agreste e o sertão do Estado de Pernambuco. Geralmente, cerca de 60 a 75% das chuvas ocorrem no período de março/abril até junho/julho. O período de menor pluviosidade vai de setembro a janeiro, sendo outubro o mês mais seco. Os dados meteorológicos foram adquiridos através do Instituto Nacional de Meteorologia, cuja estação mais próxima da área localiza-se no município de Arcoverde, sendo representativos para um raio de 150 km (Fig. 1).

Foram selecionadas três subáreas com diferentes formações vegetacionais: 1) CCR - afloramentos rochosos de arenito apresentando vegetação de Caatinga arbustiva com elementos de campo rupestre (localizada no platô da Serra de Jerusalém – Chapada de São José, com altitude de 800 a 1100m, *sensu* Rodal *et al.* 1998; SNE 2002; Andrade *et al.* 2004) (Fig. 2a); 2) CEC - Caatinga arbustiva com elementos próprios de cerrado (observada nos sítios Serra Branca e Pititi e no Cânion, situados em altitudes de cerca de 900 m) (Fig. 2b) e 3) CACE - Caatinga arbustiva caducifólia espinhosa (localizada nos sítios Serrinha, Igrejinha e Breu, entre as cotas de 800 a 950 m, *sensu* SNE 2002 (Fig. 2c).

Acompanhamento fenológico - As observações fenológicas foram mensais, sendo realizadas na última semana de cada mês, estendendo-se de janeiro de 2003 a dezembro de 2006, sendo percorridas trilhas pré-existentes e, quando não, realizando-se incursões nas áreas fechadas. Os indivíduos com flores de óleo encontrados foram marcados e destes, selecionados os que se apresentaram com porte homogêneo e em fase reprodutiva (Tabela 1).

Amostragem - Foi adotada a metodologia descrita por Fournier (1974) para quantificar as fenofases reprodutivas (botões, flores e frutos). Nesta análise semi-quantitativa se aplicam categorias de quantificação que estimam a intensidade do evento fenológico em cada indivíduo, com intervalo de 25% entre elas (0: ausência da fenofase, 1: de 1 a 25%, 1: de 26 a 50%, 2: de 51 a 75%, 4: de 76 a 100%). A classificação dos padrões fenológicos foi realizada de acordo com os padrões de Gentry (1974) e Newstrom *et al.* (1994), aplicada também à frutificação.

Análise de dados - A partir dos dados obtidos, foi calculado mensalmente o percentual de intensidade das fenofases segundo Fournier (1974) e a porcentagem de indivíduos de acordo com Benke e Morellato (2002) e San Martín-Gajardo e Morellato (2003), bem como a frequência relativa de floração, através da fórmula: $Fsp = \sum N_{ij} \cdot 100 / \sum N_{tj}$, onde N_{ij} é o número de indivíduos da espécie i na fenofase j , e N_{tj} é o número total de indivíduos da guilda na fenofase j , permitindo avaliar a contribuição das espécies nos padrões fenológicos da guilda (San Martín-Gajardo e Morellato 2003).

Para análise da comunidade de flores oleíferas, foi também calculado o percentual de espécies em floração a cada mês, evidenciando-se o período mais marcante, revelando possíveis sincronias inter-específicas.

Para avaliar a sincronia da floração entre os indivíduos co-específicos, foi utilizado o Índice de Sincronia (X_i) descrito por Augspurger (1983), definido como: $X_i = \sum ij / (N-1) f_i$, onde ij é o número de meses em que ambos os indivíduos i e j encontravam-se floridos sincronicamente; f_i corresponde ao número de meses que o indivíduo i encontra-se florido, e N , sendo o número de indivíduos na população. Quando $X = 1$, há perfeita sincronia da fenofase observada entre os indivíduos i e j , ou uma completa separação temporal quando $X = 0$.

No Índice de Sincronia das populações (Z), definido por Augspurger (1983), $Z = \sum X_i / N$, onde N é o número de indivíduos na população e X_i , o índice de sincronia do indivíduo i . Quando $Z = 1$ há perfeita sincronia entre os períodos de floração de todos os indivíduos ocorrentes na população. Valor de $Z = 0$ indica uma separação das populações para a fenofase analisada.

Para verificar a normalidade dos dados foi realizado o teste de Lilliefors e para determinar possíveis correlações entre os fatores abióticos (temperatura e precipitação) e as fenofases, utilizou-se a correlação de Spearman (r_s). As análises estatísticas foram feitas com auxílio do BioEstat 3.0 (Ayres *et al.* 2003).

Material botânico - Os espécimes-testemunho das plantas estudadas foram herborizados e encontram-se depositados nos acervos dos Herbários da Universidade Federal de Pernambuco e do Instituto de Pesquisas Agronômicas (IPA), tendo sido identificados por especialistas. Ramos florais foram coletados para confecção de exsicatas, sendo os espécimes-testemunho depositados no herbário UFP - Prof^o Geraldo Mariz da Universidade Federal de Pernambuco e duplicatas enviadas à especialistas para identificação.

Resultados

Foram encontradas 16 espécies de flores de óleo nas subáreas percorridas, distribuídas em dez gêneros e três famílias, sendo acompanhados 187 indivíduos ao longo do estudo (Tabela 1).

Padrões fenológicos – A guilda apresentou floração e frutificação contínua ao longo do ano (Figs. 3 a 6), havendo sobreposição entre algumas espécies, sendo atenuada pela separação temporal do pico das fenofases ou pela separação espacial, cuja diferença se dá entre as três subáreas em que suas populações ocorrem.

A maior porcentagem de espécies na fenofase de botão ocorreu nos meses de março, agosto, setembro e novembro/03 e junho/04, registrando-se 66,7% das espécies e em agosto de 2005 e 2006, com 73,3 e 71,4%, respectivamente (Fig. 5a). O maior percentual de indivíduos para esta fenofase ocorreu em outubro/03 (67%), novembro/04 (55,7%) e coincidindo o mês de setembro para os anos de 2005 e 2006 (58,4 e 59,4%, respectivamente) (Fig. 5b). O percentual de intensidade de Fournier para a comunidade indicou maior produção de botões em 2003 durante o mês de outubro (38,1%), e nos anos subsequentes, em novembro (38,4%), outubro (34,1%) e setembro (33,5%) (Fig. 6a).

O máximo de espécies em antese (66,6%) ocorreu em março e de agosto a novembro/03. Nos demais anos, o maior percentual de espécies em floração também foi registrado entre os meses de agosto a novembro, com valores mensais máximos de 58,3% (2004), 66,7% (2005) e 64,3% (2006) (Fig. 5a). A porcentagem de indivíduos em antese apresentou pico em dezembro/03 (56%), novembro/04 (55%), setembro de 2005 (48,4%) e outubro/06 (51,7%) (figura 5b). Para a comunidade, o percentual de Fournier evidencia pico em dezembro de 2003, 2004 e 2006 e janeiro de 2005 (30%, 30,9%, 28,5% e 25,5%, respectivamente) (Fig. 6b).

Para a frutificação, o percentual máximo de espécies nesta fenofase ocorreu em agosto/03 (77,8%) e nos meses de setembro dos demais anos (75%, 70% e 71,4%) (Fig. 5a).

O período de maior percentual de indivíduos frutificados foi observado em fevereiro/03 (47,8%), novembro/04 (63,9%) e setembro de 2005 e 2006 (48,4% e 51,7%) (Fig. 5b). Para a comunidade, o percentual de Fournier revela pico em março/03 (24%), dezembro/04 (27,7%) e novembro/05 e 06 (23,3% e 24%, respectivamente) (Fig. 6c).

As formações vegetacionais das áreas de mosaico com Campo Rupestre (Chapada de São José) e elementos de Cerrado (Serra Branca e Cânion), seguiram o mesmo padrão da comunidade como um todo para as fenofases analisadas, diferentemente das espécies ocorrentes nas áreas de caatinga caducifólia espinhosa (Fig. 6).

Padrões fenológicos X fatores abióticos – A temperatura média e a pluviosidade durante o período de estudo foram 23,2° e 61 mm, sendo registrados nos anos de 2004 e 2005, médias de 82 e 73 mm de chuva, respectivamente. Com relação ao clima, as espécies analisadas na comunidade responderam significativamente à temperatura, havendo correlação positiva para as fenofases de botão, antese e fruto, não ocorrendo o mesmo em relação à precipitação (Tabela 2, Fig. 1). Quando analisadas separadamente, nove espécies não apresentaram correlação com a precipitação, seis mostraram-se indiferentes e apenas uma, correlação positiva (Tabela 2).

Krameria tomentosa, *Stigmaphyllon paralias* e *Banisteriopsis stellaris* apresentaram flores e frutos ao longo de todo o ano. Pequenos pulsos foram registrados nas fenofases em *K. tomentosa*, intercalando-se com o pico de maior intensidade. A produção de botões nessa espécie inicia em meados de agosto a setembro, atingindo o ponto máximo em outubro (Fig. 7a). A floração inicia seu pico em setembro e registra entre os meses de outubro a janeiro os maiores valores, porém, entre os anos de 2003 e 2004 não foi registrado nenhum pico, e entre 2005 e 2006, houve uma redução dessa fenofase (Fig. 7b). O pico de frutificação concentrou-se entre dezembro e março, período que corresponde à estação mais seca da região, e estendeu-se até maio, onde se observou uma expressiva diminuição até a próxima florada (Fig. 7c).

As populações de *Stigmaphyllon paralias* revelaram variação temporal em relação às subáreas. A floração atingiu seu máximo após a estação chuvosa, durante os meses de setembro e outubro (CEC/Serra Branca), novembro e dezembro (CCR) e janeiro a meados de março (CEC/Cânion) (Fig. 7e). Os picos de frutificação sempre antecederam o período de chuvas da região, apresentando correlação negativa com a precipitação (Tabela 2). Foi registrada acentuada diminuição no percentual de antese na população do Cânion em 2004,

em decorrência de uma menor produção de botões (Fig. 7d), gerando um efeito cascata no número de frutos formados para o período na referida subárea (Fig. 7f).

O mesmo foi observado nas populações de *Banisteriopsis stellaris*, cuja emissão de botões geralmente sucedeu as primeiras chuvas, com pico no início (CCR e CEC/Serra Branca) e no final da estação chuvosa (CEC/Cânion), estendendo-se por todo o período de estiagem (Fig. 8a). Em 2005, porém, as populações das duas subáreas apresentaram forte congruência em seus picos em virtude da antecipação da emissão de botões nos indivíduos do Cânion (CEC), promovendo uma distensão do período de floração de setembro de 2004 a maio de 2005 (Fig. 8b).

As demais espécies floresceram/frutificaram por períodos de média duração (geralmente de dois a cinco meses). Durante a estação seca, *Diplopteris pubipetala* e *Byrsonima gardnerana* iniciam a emissão dos primeiros botões (Figs. 3).

A sucessão entre as populações de *Byrsonima gardnerana* fez com que esta espécie se mantivesse florida por maior período de tempo, quando comparada com as demais espécies (exceto as de floração contínua). Os primeiros botões surgiram em meados de julho (Fig. 8d). Logo após as chuvas, a população do Sítio Serra Branca (CEC) iniciou a abertura das primeiras flores ao final do mês de setembro, atingindo pico entre outubro e novembro. Quando a floração nesta subárea começa a declinar, os indivíduos da Chapada (CCR) iniciam, atingindo seu máximo em meados de novembro a janeiro, após o qual vão sendo sucedidos pela população do Cânion (CEC), onde a floração estendeu-se até abril, tendo seu pico em fevereiro (Fig. 8e). A frutificação para todas as populações coincidiu com o início da estação chuvosa (Tabela 2; Figs. 4 e 8f).

A floração de *Diplopteris pubipetala* é extremamente rápida, com duração média de três meses e pico nos meses de setembro e outubro (Fig. 9b). Observou-se que a população na subárea de caatinga arbustiva caducifolia espinhosa, a floração iniciou um pouco mais cedo em relação às demais subáreas, deslocando o início desta fenofase para agosto (Fig. 9b). A frutificação ocorreu entre os meses de setembro a dezembro (Fig. 9c).

Tanto *Banisteriopsis* sp. quanto *Heteropterys* sp.1 apresentaram forte correlação negativa com a precipitação para todas as fenofases (Tabela 2). A floração de *Banisteriopsis* sp. deu-se logo após a estação chuvosa, abrangendo os meses de setembro a novembro, com pico em outubro (Fig. 9d). *Heteropterys* sp.1 foi a espécie com floração mais curta de toda guilda, compreendendo sempre os meses de novembro e dezembro durante o período de estudo (Fig. 9e).

A floração de *Heteropterys* sp.2 mostrou-se indiferente à precipitação, sendo, entretanto, mais relacionada com a temperatura (Tabela 2), apesar dos registros revelarem uma expansão desta fenofase em 2004 e 2005 (Fig. 9f), anos que apresentaram chuvas atípicas nos três primeiros meses devido ao fenômeno La Niña.

Assim como observado em *Banisteriopsis stellaris*, a emissão de botões de *B. pubipetala* parece estar relacionada com a precipitação (Tabela 2; Fig. 10a), com floração ocorrendo entre os meses de fevereiro a abril (Fig. 10a). Em 2005, a ocorrência de chuvas entre o final de janeiro e durante fevereiro deslocou o início da produção de botões para meados de fevereiro e como efeito cascata, a floração ocorreu de março a maio. O desenvolvimento dos frutos ocorreu dois meses após o término da floração (Figs. 4 e 10a), entre o final da estação chuvosa e início da estação seca na região.

Em *Banisteriopsis muricata*, tanto a emissão de botões quanto a floração apresentaram correlação positiva com a precipitação (Tabela 2), ocorrendo entre os meses de fevereiro a junho (Fig. 10b). A formação e o desenvolvimento dos frutos ocorrem rapidamente, sendo as sementes dispersas no final da estação chuvosa/início da estação seca (Fig. 10b).

As duas espécies de *Angelonia*, apesar de ocorrerem na mesma subárea (CCR), mostraram-se separadas espacialmente. As populações de *Angelonia cornigera* restringiram-se às áreas do topo da Chapada, rebrotando após as chuvas; enquanto que *A. pubescens* ocupa a região do sopé. A floração de ambas as espécies ocorreu no período chuvoso: de maio a agosto, com pico em junho/julho e de maio a outubro com pico no mesmo período, respectivamente (Figs. 10c e d). A frutificação estendeu-se até o início da estação seca (Fig. 4). *Stigmaphyllon auriculatum* e *S. ciliatum* também compartilham a mesma subárea (CACE), apresentando forte sobreposição das fenofases analisadas (Figs. 11a e b).

Frequência relativa das fenofases – Sete espécies contribuíram de forma mais expressiva para a manutenção da guilda de flores de óleo (Figs. 12 e 13). *Byrsonima gardnerana* e *Diplopterys pubipetala* (Fig. 12a e f) se destacaram pela intensa floração de seus indivíduos; *Banisteriopsis stellaris*, *Krameria tomentosa* e *Stigmaphyllon paralias* (Fig. 12d, e e g) em virtude do padrão contínuo das fenofases reprodutivas e *Banisteriopsis muricata* e *Angelonia cornigera* (Figs. 12b; 13g) por serem as principais espécies floridas durante a estação chuvosa.

Índice de sincronia – Esta análise revelou que as populações apresentam forte sincronia ($Z > 0,7$), em virtude da alta sincronia entre os indivíduos da mesma população. Variações

durante o período de estudo foram registradas para a população *Krameria tomentosa* ocorrente na área de caatinga com elementos de cerrado (CEC), havendo diferença significativa para 2003 em relação aos anos de 2005 e 2006 ($H=19,55$; $p<0,001$).

Em *Stigmaphyllon paralias*, variações nas populações das duas subáreas acompanhadas (CCR e CEC) foram registradas apenas entre os anos de 2003 e 2004 ($H=10,52$; $p<0,05$; $F=5,29$ e $3,34$; $p<0,005$ e $0,05$, respectivamente). Para *Angelonia cornigera*, a média de 2004 diferiu em relação a 2005 e 2006 ($H=13,16$; $p<0,001$). As médias de 2003 de *Banisteriopsis muricata* e *B. pubipetala* diferiram entre os demais anos ($F=18,11$ e $16,66$, $p<0,01$, respectivamente).

As populações de *Byrsonima gardnerana* apresentaram diferença significativa apenas para o ano de 2003. Na população da Chapada de São José, em relação a 2004 e 2006 ($H=22,78$; $p<0,05$) e na população do Cânion, em relação a 2004 e 2005 ($H=15,62$; $p<0,001$).

Discussão

Padrões fenológicos - O padrão predominante com relação à fenologia de floração entre as espécies foi o tipo cornucópia (Gentry 1974) ou anual com duração intermediária, segundo padrões de Newstrom *et al.* (1994), abrindo-se várias flores/inflorescência/dia em cada indivíduo. Apenas três espécies (*Banisteriopsis stellaris*, *Stigmaphyllon paralias* e *Krameria tomentosa*) apresentaram padrão contínuo para todas as fenofases analisadas, marcado por períodos de pico intercalados com períodos de baixa intensidade das fenofases (Newstrom *et al.* 1994).

Os padrões de floração, associados ao seqüenciamento observado nas espécies estudadas, proporcionam uma oferta constante do recurso floral (óleo) aos seus polinizadores (abelhas fêmeas da tribo Centridini), onde a intensa produção de flores funciona como atrativo visual aos visitantes.

A alternância de floração entre as espécies pode estar agindo como estratégia para a manutenção das abelhas coletoras de óleo nessas áreas, assegurando a reprodução, bem como um escape para amenizar os efeitos da competição inter-específica pelos polinizadores afins. Os mesmos aspectos aqui apresentados foram descritos por Gottsberger (1986), Vogel e Machado (1991), Barros (1992) e Costa *et al.* (2006), ao estudarem espécies simpátricas de flores de óleo para regiões do cerrado, caatinga e dunas.

Fenologia X Clima – Vários podem ser os fatores que influenciam as fenofases das espécies, especialmente sua floração (Opler *et al.* 1976, 1980; Sarmiento e Monasterio 1983; Rathcke e Lacey 1985). Ackerman e Bamberg (1974) apontam para a interação de fatores como precipitação, temperatura do solo, do ar, evapotranspiração e a quantidade de água retida no solo influenciando a floração de plantas de regiões desérticas. Wright (1996) destaca ainda a disponibilidade dos nutrientes minerais presentes no solo e Oliveira (1998), a ocorrência do fogo em áreas de Cerrado. Williams-Linera e Meave (2002) associam a estação chuvosa com a diminuição do comprimento do dia, alterando o fotoperíodo das plantas, o que pode ser um estímulo para ativar o processo de floração.

Trabalhos relacionados com comunidade de plantas ocorrentes em Caatinga registram uma sazonalidade marcante das fenofases reprodutivas, sendo estas fortemente relacionadas com a precipitação (Barbosa *et al.* 1989, 2003; Machado *et al.* 1997; Griz e Machado 2001; Nadia *et al.* 2007), nos quais seus eventos de floração antecedem o período de chuvas e o pico de frutificação durante a estação chuvosa (Machado *et al.* 1997; Griz e Machado 2001; Nadia *et al.* 2007).

Quando se analisa a guilda de flores de óleo, nota-se uma diminuição no percentual de espécies que apresentaram as fenofases observadas durante o período de chuvas da região. Isolando as espécies de Malpighiaceae, este número se restringe às duas espécies de *Angelonia*. O mesmo foi observado para o percentual de indivíduos e intensidade de Fournier da comunidade, onde se expressa uma relação preferencial para esta família com o período seco, indicando uma possível adaptação destas espécies a ambientes xéricos.

Nos trabalhos de Barros (1992) e Costa *et al.* (2006), a comunidade de Malpighiaceae analisada apresentou floração mais intensa durante a estação seca, semelhante ao observado neste estudo. Inversamente ao encontrado para a maioria das espécies de Malpighiaceae, Vogel & Machado (1991), ao analisarem quatro espécies simpátricas de *Angelonia* (dentre elas *A. pubescens*) e Machado *et al.* (2002) para *A. cornigera* na mesma área deste estudo, verificaram uma forte correlação positiva entre a precipitação e a floração, corroborando com os dados aqui apresentados.

A frutificação das espécies analisadas neste estudo mostrou-se intensificada ao final da estação chuvosa/início do período seco, quando se encontram os maiores percentuais de espécies e de indivíduos nesta fenofase, bem como o maior índice de intensidade para a comunidade. Esta sazonalidade pode estar relacionada com a síndrome de dispersão, visto que nove espécies (56%) são anemocóricas (fruto sâmara). Frankie *et al.* (1974a) fazem referência ao beneficiamento da frutificação na época seca de espécies que apresentam esta síndrome em

decorrência da baixa umidade do ar, do aumento na velocidade dos ventos e da redução da cobertura de folhas na vegetação.

Machado *et al.* (1997) e Oliveira (1998) também encontraram resultados similares em comunidades analisadas na Caatinga de Serra Talhada (PE) e no Cerrado (DF), respectivamente, onde os períodos subseqüentes aos picos de floração correspondem à dispersão intensa. Um forte exemplo deste ajuste entre a floração e a época propícia para a disseminação dos frutos é representado neste trabalho por *Banisteriopsis pubipetala*, cuja formação dos frutos inicia cerca de três meses após o término dos eventos de floração.

Interferência do fenômeno La Niña – Os anos de 2004 e 2005 foram atípicos em relação ao índice pluviométrico em decorrência do fenômeno La Niña, aumentando em quase 100% e 50% a média anual do volume de chuvas da região, promovendo uma queda de quase 1°C na média anual. Algumas espécies mostraram-se afetadas pela ocorrência de chuvas fortes e atípicas entre dezembro de 2003 e fevereiro de 2004 e em fevereiro, março e dezembro/05, especialmente aquelas que apresentaram correlação negativa com a precipitação.

A ausência de picos de floração em *Krameria tomentosa* entre 2003/2004 e 2005/2006 pode ter sido influenciada pelo fenômeno climático, acarretando na diminuição do número de flores abertas nas populações, bem como nos indivíduos de *Stigmaphyllon paralias* ocorrentes no Cânion, cujo pico de emissão de botões e flores em antese dá-se no mesmo período. Tais dados são corroborados pela forte correlação com a precipitação (negativa) e temperatura (positiva).

Por outro lado, espécies que mostraram correlação positiva com a precipitação, como *Banisteriopsis pubipetala* e *B. muricata*, foram beneficiadas, tendo sua floração e frutificação aumentada nos anos de 2004 e 2005. O mesmo foi registrado por Fournier e Di Stefano (2004) ao analisarem os efeitos de tais fenômenos na fenologia de *Coffea arabica* e por Rocha *et al.* (2007) para populações de *Pilosocereus tuberculatus* (Cactaceae), acompanhada no mesmo período e na mesma área deste estudo.

Frequência relativa – Com exceção de *A. cornigera*, as espécies que contribuíram significativamente com a expressão das fenofases reprodutivas da guilda de flores de óleo analisada ocorreram em mais de uma área de estudo, apresentando uma ampla distribuição associada com floração intensa nas subáreas amostradas. Também as espécies de floração

breve, predominantes na área de caatinga típica (CACE), mostraram ser extremamente importantes, disponibilizando o recurso floral nos momentos mais críticos para a região.

Sincronia - A alta sincronia intra-específica das fenofases reprodutivas apresentada pela guilda de flores de óleo proporciona um ajuste temporal, favorecendo a partilha de nichos entre as diferentes espécies, possibilitando sua co-existência nas áreas onde ocorrem. O mesmo foi percebido por Gottsberger (1986), Barros (1992) e Costa *et al.* (2006) para diferentes comunidades de Malpighiaceae no cerrado e em dunas, embora não apresentem dados precisos sobre este aspecto.

A associação entre os padrões de floração e a sincronia entre as populações referidas para esta comunidade pode estar funcionando como atenuante sobre os efeitos da competição inter-específica pelos polinizadores afins, além de proporcionar uma maior disponibilidade do recurso floral ofertado aos visitantes florais e, em contrapartida, uma maior segurança de que tais polinizações sejam realizadas entre indivíduos co-específicos, favorecendo o sucesso reprodutivo das espécies vegetais.

A riqueza de espécies com flores de óleo na área estudada fortalece os dados acerca da importância ecológica de áreas de Caatinga, sobretudo de regiões sedimentares, onde os fatores ambientais favorecem a diversidade da biota de modo geral. A síndrome ocorrente no Parque Nacional do Catimbau, área considerada como sendo de extrema importância biológica (MMA 2002), não se restringe às espécies contempladas nesta análise, o que o torna a área com a maior guilda de flores de óleo registrada na literatura, corroborando na quebra dos paradigmas impostos ao bioma, como: “tipo vegetacional homogêneo e pobre em espécies e endemismos”.

Agradecimentos

À MSc. Tarcila Nadia (UFPE), pelo auxílio nas análises estatísticas. Ao IBAMA, pela permissão concedida para pesquisa no PARNA Catimbau. Às Dras. Rita Pereira (IPA) e Maria Cândida Mamede (IB-SP), pela identificação das espécies vegetais. À CAPES, pela bolsa de doutorado concedida a E. Bezerra e ao CNPq, pela bolsa de Produtividade em Pesquisa concedida a I. C. Machado.

Referências Bibliográficas

- Ackerman, T.L. & Bamberg, S.A. (1974) Phenological studies in the Mojave desert at Rock Valley (Nevada test site). *Phenology and seasonality modeling* (ed H. Lieth), pp. 215-226. Springer-Verlag, New York.
- 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**, 337-348.
- Augspurger, C.k. (1983) Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica*, **15**, 257-267.
- Ayres, M.; Ayres, Jr. M.; Ayres, D.L. & Santos, A.S. (2003) *BioEstat 3.0: aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas*. Sociedade Civil Mamirauá / MCT- CNPq / Conservation International, Belém.
- Barbosa, D.C.A.; Alves, J.L.H.; Prazeres, S.M. & Paiva, A.M.A. (1989) Dados fenológicos de 10 espécies arbóreas de uma area de caatinga (Alagoinha-PE). *Acta Botanica Brasílica*, **3**, 109-117.
- Barbosa, D.C.A., Barbosa, M.C.A. & Lima, L.C.M. (2003) Fenologia de espécies lenhosas da caatinga. *Ecologia e conservação da caatinga* (eds I.R. Leal; M. Tabarelli & J.M.C. Silva), pp.657-693. Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
- Barros, M.A.G. (1992) Fenologia da floração, estratégias reprodutivas e polinização de espécies simpátricas do gênero *Byrsonima* Rich (Malpighiaceae). *Revista Brasileira de Biologia*, **52**, 343-353.
- Bawa, K.S. (1983) Patterns of flowering in tropical plants. *Handbook of experimental pollination biology* (eds C.E. Jones & R.J. Little), pp. 394-410. Van Nostrand Reinhold, New York.
- Bawa, K.S. (1990) Plant-pollinator interactions in tropical rain forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* **21**, 399-422.
- Benke, C.S.C. & Morellato, L.P.C. (2002) Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. *Revista Brasileira de Botânica*, **25**, 269-275.
- Costa, C.B.N., Costa, J.A.S. & Ramalho, M. (2006) Biologia reprodutiva de espécies simpátricas de Malpighiaceae em dunas costeiras da Bahia, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, **29**, 103-114.
- Fournier, L.A. (1974) Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles, *Turrialba*, **24**, 422-423.

- Fournier, L.A. & di Stefano, J.F. (2004) Variaciones climáticas entre 1988 e 2001, y sus posibles efectos sobre la fenología de varias especies leñosas e el manejo de un cafezal con sombra en ciudad Colón de Mora, Costa Rica, *Agronomia Costarricense*, **28**, 101-120.
- Frankie, G.W., Baker, H.G. & Opler, P.A. (1974a) Tropical plant phenology: applications for studies in community ecology. *Phenology and seasonality modeling* (ed. H. Lieth), pp. 287-296. Springer-Verlag, New York.
- Frankie, G.W., Baker, H.G. & Opler, P.A. (1974b) Comparative phonological studies of trees in tropical wet and dry forest in the low land of Costa Rica, *Journal of Ecology* **62**, 881-919.
- Gentry, A.H. (1974) Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae, *Biotropica*, **6**, 64-68.
- Gottsberger, G. (1986) Some pollination strategies in Neotropical Savannas and Forest, *Plant Systematics and Evolution*, **152**, 29-45.
- Griz, L.M.S. & Machado, I.C.S. (2001) Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil, *Journal of Tropical Ecology* **17**, 303-321.
- Huec, K. (1972) A região da Caatinga do Nordeste brasileiro. *As florestas da América do Sul: ecologia, composição e importância econômica* (ed K. Hueck), pp. 306-327. Ed. Polígono, São Paulo.
- Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE) (1985) *Atlas Nacional do Brasil (Região Nordeste)*. Rio de Janeiro.
- Kang, H. & Bawa, K.S. (2003) Effects of successional status, habit, sexual systems, and pollinators on flowering patterns in tropical rain forest trees, *American Journal of Botany*, **90**, 865-876.
- Leal, F.C., Lopes, A.V. & Machado, I.C. (2006) Polinização por beija-flores em uma área de caatinga no município de Floresta, Pernambuco, Nordeste do Brasil, *Revista Brasileira de Botânica*, **29**, 379-389.
- Lieth, H. (1974) Purposes of a phenology book. *Phenology and seasonality modeling* (ed. H. Lieth), pp. 3-19. Springer-Verlag, New York.
- Machado, I.C.S., Barros, L.M. & Sampaio, E.V.S.B. (1997) Phenology of caatinga species at Serra Talhada, PE, Northeastern Brazil, *Biotropica* **29**, 57-68.

- Machado, I.C., Vogel, S. & Lopes, A.V. (2002) Pollination of *Angelonia cornigera* Hook. (Scrophulariaceae) by long-legged oil-collecting bees in NE Brazil, *Plant Biology*, **4**, 352-359.
- Ministério do Meio Ambiente (MMA) (2002) *Avaliação e ações prioritárias para a conservação da biodiversidade da caatinga*. Universidade Federal de Pernambuco, Fundação International do Brasil – Fundação Biodiversitas, EMBRAPA Semi-Árido, Recife.
- Monasterio, M. & Sarmiento, G. (1976) Phenological strategies of plants species in the tropical savanna Venezuelan Llanos, *Journal of Biogeography*, **3**, 325-356.
- Nadia, T.L., Machado, I.C. & Lopes, A.V. (2007) Polinização de *Spondias tuberosa* Arruda (Anacardiaceae) e análise da partilha de polinizadores com *Ziziphus joazeiro* Mart. (Rhamnaceae), espécies frutíferas e endêmicas da caatinga. *Revista Brasileira de Botânica*, **30**, 89-100.
- Newstrom, L.E., Frankie, G.W. & Baker, H.G. (1994) A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica*, **26**, 141-159.
- Oliveira, P.E. (1998) Fenologia e biologia reprodutiva das espécies de Cerrado. *Cerrado: ambiente e flora* (eds S.M.Sano & S.P.Almeida), pp. 169-192. Embrapa, Planaltina, DF.
- Opler, P.A., Frankie, G.W. & Baker, H.G. (1976) Rainfall as a factor in the release, timing and synchronization on anthesis by tropical trees and shrubs. *Journal of Biogeography*, **3**, 231-236.
- Opler, P.A., Frankie, G.W. & Baker, H.G. (1980) Comparative phonological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*, **68**, 167-188.
- Pereira, R.M.A., Araújo-Filho, J.A., Lima, R.V., Paulino, F.D.G., Lima, A.O.N. & Araújo, Z.B. (1989) Estudos fenológicos de algumas espécies lenhosas e herbáceas da caatinga. *Ciência Agrônômica*, **20**, 11-20.
- Quirino, Z.G.M. (2006) *Fenologia, síndromes de polinização e dispersão de recursos florais de uma comunidade de caatinga no cariri paraibano*. PhD thesis, Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
- Rathcke, b. & Lacey, E.P. (1985) Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **16**, 179-214.
- ROCHA, E.A. (2007) *Polinização de especies de Pilosocereus (Cactaceae) ocorrentes em áreas de Caatinga*. PhD thesis, Universidade Federal de Pernambuco, Recife.

- Rocha, E.A., Machado, I.C. & Zappi, D.C. (2007) Floral biology of *Pilosocereus tuberculatus* (Werderm.) Byles & Rowley: a bat pollinated cactus endemic from the “Caatinga” in northeastern Brazil, *Bradleya*, **25**, 129-144.
- Rodal, M.J.N., Andrade, K.V.A., Sales, 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**, 517-526.
- San Martin-Gajardo, I. & Morellato, L.P.C. (2003) Fenologia de espécies de Rubiaceae do sub-bosque em floresta Atlântica no sudeste do Brasil, *Revista Brasileira de Botânica*, **26**, 299-309.
- Sampaio, E.V.S.B.; Giulietti, A.M.; Virgínio, J.; Gamarra-Rojas, C.F.L. (2002) *Vegetação e flora da Caatinga*. Associação Plantas do Nordeste – APNE, Centro Nordestino de Informação sobre Plantas – CNIP, Recife.
- Santos, M.J.L. 2005. *Polinização por beija-flores no Vale e na Serra do Catimbau, Buíque-Pernambuco*. PhD thesis, Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
- Sarmiento, G. & Monasterio, M. (1983) Life forms and phenology. *Ecosystems of the world: tropical savannas* (ed F. Bouliere), pp. 79-108. Elsevier, Amsterdam.
- Sociedade Nordestina de Ecologia (SNE) (2002) Projeto técnico para criação do Parque Nacional do Catimbau/PE. Versão final.
- Vogel, S & Machado, I.C. (1991) Pollination of four sympatric species of *Angelonia* (Scrophulariaceae) by oil-collecting bees in NE. Brazil, *Plant Systematics and Evolution*, **178**, 153-178.
- Williams-Linera, G. & Meave, J. (2002) Patrones fenológicos. *Ecología e Conservación de Bosques Neotropicales* (eds M.R.Guariguata & G.H.Kattan), pp. 407-431. Libro Universitario Regional, Cartago.
- Wright, S.J. (1996) Phenological responses to seasonality in tropical forest plants. *Tropical forest plant ecophysiology* (eds S.S. Mulkey, R.L. Chazdon & A.P. Smith), pp. 440-460. Chapman & Hall.

Tabela 1. Espécies de flores de óleo amostradas no PARNA Catimbau, Buíque, PE. CCR = Caatinga com elementos de Campo Rupestre; CEC = Caatinga com elementos de Cerrado; CACE = Caatinga arbustiva caducifolia espinhosa; N = número de indivíduos amostrados em cada sub-área.

Espécies	Sub-área (N)	Hábito
Krameriaceae		
<i>Krameria tomentosa</i> A.St.-Hil.	CCR (10); CEC(10)	Sub-arbusto
Malpighiaceae		
<i>Banisteriopsis muricata</i> (Cav.)	CEC (10)	Liana
Cuatrec		
<i>B. pubipetala</i> (A.Juss.)	CEC (10)	Liana
<i>Heteropterys</i> sp.	CCR (4)	Arbusto
<i>B. stellaris</i> (Griseb.) B. Gates	CCR (5); CEC (10)	Liana
<i>Banisteriopsis</i> sp.	CACE (2)	Sub-arbusto
<i>Diplopteris pubipetala</i> (A.Juss.) W.R. Anderson & C.C. Davis	CCR (5); CEC (10); CACE (5)	Arvoreta
<i>Byrsonima gardnerana</i> (A.Juss.)	CCR (10); CEC (20)	Arbusto
<i>Banisteriopsis schizoptera</i> (A.Juss.) B. Gates	CACE (12)	Liana
<i>Janusia anisandra</i> (A.Juss.) Griseb.	CCR (8)	Liana
<i>Heteropterys</i> sp.	CCR (2); CEC (4)	Arvoreta
<i>Stigmaphyllon auriculatum</i> (A.Juss.)	CACE (12)	Liana
<i>Stigmaphyllon</i> cf. <i>ciliatum</i> (A.Juss.)	CACE (8)	Liana
<i>Stigmaphyllon paralias</i> (A.Juss.)	CCR (10); CEC (20)	Sub-arbusto
Plantaginaceae		
<i>Angelonia cornigera</i> Hook.	CCR (10)	Erva
<i>Angelonia pubescens</i> Benth.	CCR (sopé) (10)	Sub-arbusto

Tabela 2. Correlação de Spermán entre as variáveis climáticas (precipitação/temperatura) e as fenofases analisadas da guilda de flores de óleo acompanhada no PARNA Catimbau, Município de Buíque, PE, entre 2003 e 2006 (* $P < 0,05$; # $P < 0,01$; + $P < 0,001$).

<i>Comunidade/Espécies</i>	<i>Botões</i>	<i>Floração</i>	<i>Frutificação</i>
Geral	-0,52 ⁺ / 0,32*	-0,59 ⁺ / 0,73 ⁺	-0,43 [#] / 0,32*
<i>Krameria tomentosa</i>	-0,53 ⁺ / 0,61 ⁺	-0,56 ⁺ / 0,75 ⁺	-0,21 / 0,20 ⁺
<i>Angelonia cornigera</i>	0,48 [#] / -0,71 ⁺	0,45 [#] / -0,76 ⁺	0,24 / -0,89 ⁺
<i>Angelonia pubescens</i>	-0,23 / -0,38	-0,31 / -0,42*	-0,64 / -0,04 ⁺
<i>Heteropterys</i> sp.1	-0,39 [#] / 0,48 ⁺	-0,38 [#] / 0,49 ⁺	-
<i>Carolus chasei</i>	0,15 / 0,67 ⁺	0,25 / 0,58 ⁺	0,36* / 0,37*
<i>Heteropterys</i> sp.2	-0,61 [#] / -0,10	-0,77 ⁺ / 0,29	-0,54 [#] / 0,45*
<i>Banisteriopsis muricata</i>	0,48 ⁺ / 0,06	0,38 [#] / -0,17	0,22 / -0,92 ⁺
<i>Banisteriopsis pubipetala</i>	0,31* / 0,39 [#]	0,19 / 0,29*	0,07 / -0,67 ⁺
<i>Banisteriopsis stellaris</i>	0,35 [#] / -0,04	0,17 / -0,32*	0,15 / -0,67 ⁺
<i>Diplopteris pubipetala</i>	-0,31* / -0,46 ⁺	-0,48 ⁺ / -0,23	-0,65 ⁺ / 0,20
<i>Byrsonima gardnerana</i>	-0,51 ⁺ / 0,51 ⁺	-0,26 / 0,83 ⁺	0,29* / 0,47 ⁺
<i>Banisteriopsis schizoptera</i>	-0,18 / -0,63 ⁺	-0,52 [#] / -0,31	-0,58* / 0,02
<i>Janusia anisandra</i>	0,07 / -0,75 ⁺	0,07 / -0,59 ⁺	-
<i>Stigmaphyllon auriculatum</i>	-0,18 / -0,62 [#]	-0,56 [#] / -0,15	-0,7 [#] / 0,21
<i>Stigmaphyllon ciliatum</i>	-0,16 / -0,68 [#]	-0,49 [#] / -0,17	-0,7 [#] / 0,24
<i>Stigmaphyllon paralias</i>	-0,59 ⁺ / 0,56 ⁺	-0,49 [#] / 0,77 ⁺	-0,31* / 0,83 ⁺

Tabela 3. Resultados do índice de Sincronia (Z) das populações analisadas quanto à fenofase de floração entre os anos de 2003 a 2006. CCR = Caatinga com elementos de campo rupestre; CEC = Caatinga com elementos de Cerrado; CACE = Caatinga arbustiva caducifolia espinhosa.

<i>Espécies</i>	<i>Tipo vegetacional</i>	2003	2004	2005	2006
<i>Krameria tomentosa</i>	CCR	0,73	0,78	0,79	0,84
	CEC	0,64	0,70	0,82	0,85
<i>Angelonia cornigera</i>	CCR		1	0,93	0,89
<i>Angelonia pubescens</i>	CEC		0,91	0,94	
<i>Banisteriopsis muricata</i>	CEC	0,75	0,92	0,93	0,92
<i>Banisteriopsis pubipetala</i>	CEC	0,75	0,86	0,91	0,95
<i>Banisteriopsis stellaris</i>	CCR	0,73	0,84	0,85	0,80
	CEC	0,76	0,86	0,8	0,89
<i>Heteropterys</i> sp.2	CCR		0,85	0,91	0,91
<i>Carolus casei</i>	CACE			0,83	0,87
<i>Diplopteris pubipetala</i>	CCR	1	0,1	0,93	0,9
	CEC	1	0,94	0,96	0,95
	CACE			0,9	1
<i>Byrsonima gardnerana</i>	CCR	0,69	0,92	0,78	0,92
	CEC	0,97	0,89	0,87	0,94
<i>Banisteriopsis schizoptera</i>				0,79	0,82
<i>Janusia anisandra</i>		0,83	1	1	0,75
<i>Heteropterys</i> sp.1	CCR	1	1	1	1
<i>Stigmaphyllon paralias</i>	CCR	0,9	0,73	0,83	0,87
<i>Stigmaphyllon auriculatum</i>	CACE			0,8	0,9
<i>Stigmaphyllon ciliatum</i>	CACE			0,85	0,9

Lista de figuras

- Figura 1. Dados climatológicos de temperatura e pluviosidade relativos à área de estudo (Fonte: INMET).
- Figura 2. Fisionomia vegetacional das áreas de estudo, localizadas no Parque Nacional do Catimbau, NE do Brasil.
- Figura 3. Fenograma de floração da comunidade de flores de óleo amostrada ocorrente no PARNA Catimbau. Barras escuras representam pico da fenofase e barras cinza, registro da mesma. Os meses achureados indicam o período de maior precipitação. Kt=*Krameria tomentosa*, Sp=*Stigmaphyllon paralias*, Bg=*Byrsonima gardnerana*, Bsc=*Banisteriopsis schizoptera*, Bp=*Banisteriopsis pubipetala*, Bs=*Banisteriopsis stellaris*, Bm=*Banisteriopsis muricata*, Ac=*Angelonia cornigera*, Ap=*Angelonia pubescens*, Ja=*Janusia anisandra*, Dp=*Diplopteris pubipetala*, H2=*Heteropterys* sp.2, Sa=*Stigmaphyllon auriculatum*, Sc=*Stigmaphyllon ciliatum*, Cc= *Carolus casei*, H1=*Heteropterys* sp.1.
- Figura 4. Fenograma da frutificação da comunidade de flores de óleo amostrada ocorrente no PARNA Catimbau. Barras escuras representam pico da fenofase e barras cinza, registro da mesma. Os meses achureados indicam o período de maior precipitação. Kt=*Krameria tomentosa*, Sp=*Stigmaphyllon paralias*, Bg=*Byrsonima gardnerana*, Bsc=*Banisteriopsis schizoptera*, Bp=*Banisteriopsis pubipetala*, Bs=*Banisteriopsis stellaris*, Bm=*Banisteriopsis muricata*, Ac=*Angelonia cornigera*, Ap=*Angelonia pubescens*, Ja=*Janusia anisandra*, Dp=*Diplopteris pubipetala*, H2=*Heteropterys* sp.2, Sa=*Stigmaphyllon auriculatum*, Sc=*Stigmaphyllon ciliatum*, Cc= *Carolus casei*, H1=*Heteropterys* sp.1.
- Figura 5. Porcentagem de espécies (a) e porcentagem de indivíduos (b) da guilda de flores de óleo estudada no PARNA Catimbau entre 2003 e 2006 apresentando as fenofases analisadas (emissão de botões ■, antese □ e frutificação ☐).
- Figura 6. Percentual de intensidade de Fournier para as fenofases de botão (a), antese (b) e frutificação (c) registrado na guilda de flores de óleo analisada nas diferentes áreas do PARNA Catimbau, NE do Brasil, durante os anos de 2003 a 2006. –x– = comunidade, ♦ = CCR, ■ = CEC, ▲ = CACE.
- Figura 7. Percentual de intensidade de Fournier registrado nas populações de *Krameria tomentosa* e *Stigmaphyllom paralias* para as fenofases de botão (a/d), antese (b/e) e frutificação (c/f) durante os anos de 2003 a 2006 no PARNA Catimbau, NE do Brasil. –x– = comunidade, ♦ = CCR, ■ = CEC, ▲ = CACE.

- Figura 8. Percentual de intensidade de Fournier registrado nas populações de *Banisteriopsis stellaris* e *Byrsonima gardnerana* para as fenofases de botão (a/d), antese (b/e) e frutificação (c/f) durante os anos de 2003 a 2006 no PARNA Catimbau, NE do Brasil. -x- = comunidade, ♦ = CCR, ■ = CEC, ▲ = CACE.
- Figura 9. Percentual de intensidade de Fournier registrado nas populações de *Diplopteris pubipetala* para as fenofases de botão (a), antese (b) e frutificação (c) durante os anos de 2003 a 2006 e nas populações de *Diplopterys pubipetala* (d), *Heteropterys* sp.1(e) e *Heteropterys* sp.2 (f) ocorrentes no PARNA Catimbau, NE do Brasil. -x- = comunidade, ♦ = CCR, ■ = CEC, ▲ = CACE, — = botão, — — = antese, ---- = fruto.
- Figura 10. Percentual de intensidade de Fournier para as fenofases de botão, antese e fruto registrado nas populações de *B. pubipetala* (a), *B. muricata* (b), *Angelonia cornigera* (c), *A. pubescens* (d), *B. schizoptera*,(e) e *Janusia anisandra* (f) ocorrentes no PARNA Catimbau, NE do Brasil. -x- = comunidade, ♦ = CCR, ■ = CEC, ▲ = CACE, — = botão, — — = antese, ---- = fruto.
- Figura 11. Percentual de intensidade de Fournier para as fenofases de botão, antese e fruto registrado nas populações de *Stigmaphyllon auriculatum* (a) e *S. ciliatum* (b) ocorrentes no PARNA Catimbau, NE do Brasil. -x- = comunidade, ♦ = CCR, ■ = CEC, ▲ = CACE, — = botão, — — = antese, ---- = fruto.
- Figura 12. Frequências relativas das fenofases de botão, flor e fruto registradas nas populações de *Byrsonima gardnerana* (a), *Banisteriopsis muricata* (b), *B. pubipetala* (c), *B. stellaris* (d), *K. tomentosa* (e), *Diplopteris pubipetala* (f), *S. paralias* (g) e *Heteropterys* sp.1 (h) para as fenofases de botão, antese e fruto durante os anos de 2003 a 2006 no PARNA Catimbau, Município de Buíque, PE. (■ = emissão de botões, antese □ e frutificação ▨).
- Figura 13. Frequências relativas das fenofases de botão, flor e fruto registradas nas populações de *B. schizoptera* (a), *S. auriculatum* (b), *J. anisandra* (c), *Carolus casei* (d), *S. ciliatum* (e) e *Heteropterys* sp.2 (f), *Angelonia cornigera* (g) e *A. pubescens* (h) para as fenofases de botão, antese e fruto durante os anos de 2003 a 2006 no PARNA Catimbau, Município de Buíque, PE. (■ = emissão de botões, antese □ e frutificação ▨).

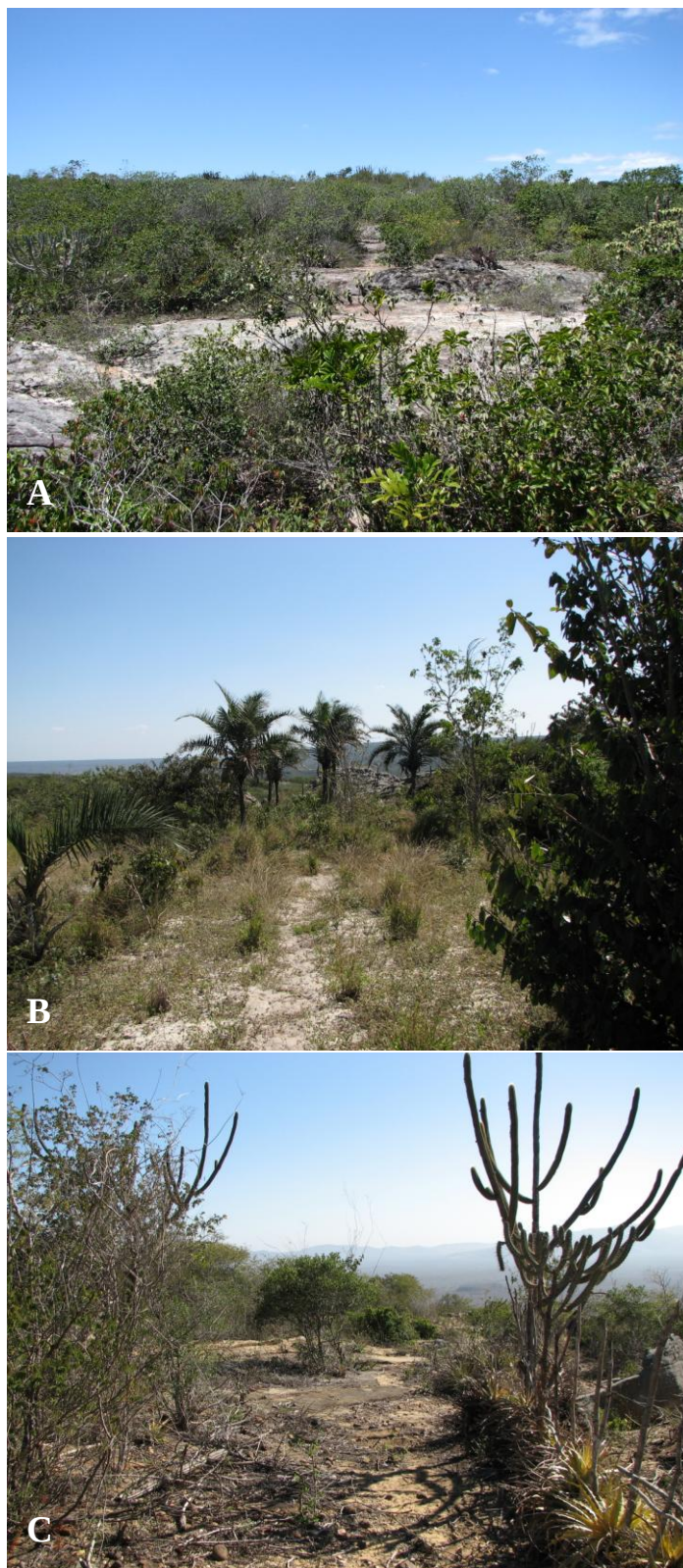


Figura 1

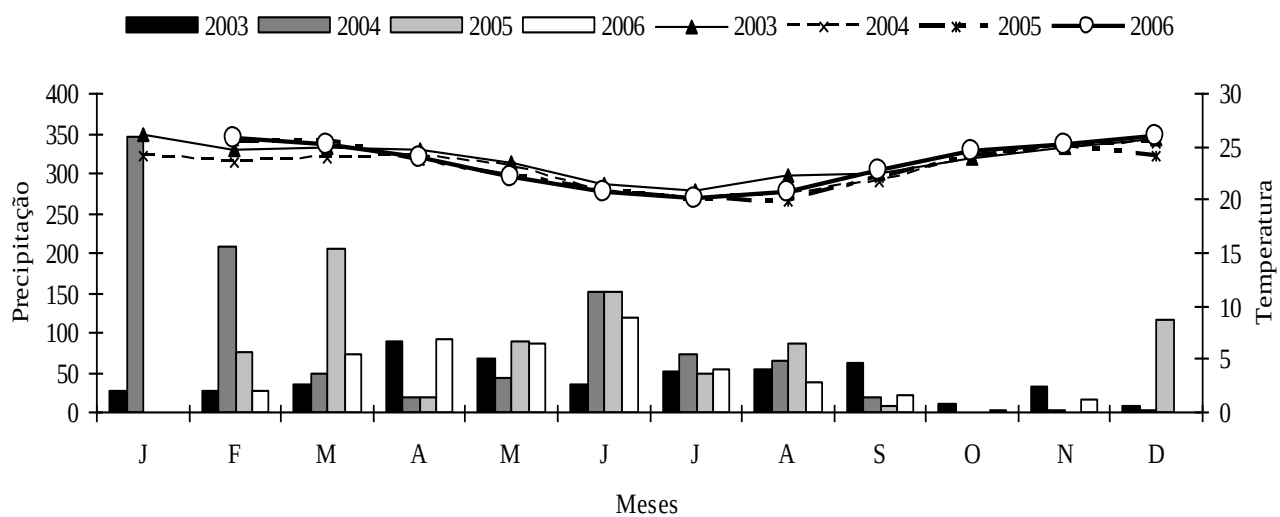


Figura 2

	2003												2004												2005												2006												
	j	f	m	a	m	j	j	a	s	o	n	d	j	f	m	a	m	j	j	a	s	o	n	d	j	f	m	a	m	j	j	a	s	o	n	d	j	f	m	a	m	j	j	a	s	o	n	d	
<i>Kt</i>																																																	
<i>Sp</i>																																																	
<i>Bg</i>																																																	
<i>Bsc</i>																																																	
<i>Bp</i>																																																	
<i>Bs</i>																																																	
<i>Bm</i>																																																	
<i>Ac</i>																																																	
<i>Ap</i>																																																	
<i>Jm</i>																																																	
<i>Ba</i>																																																	
<i>Ht</i>																																																	
<i>Sa</i>																																																	
<i>Bsp</i>																																																	
<i>Pb</i>																																																	

Figura 3

	2003												2004												2005												2006												
	j	f	m	a	m	j	j	a	s	o	n	d	j	f	m	a	m	j	j	a	s	o	n	d	j	f	m	a	m	j	j	a	s	o	n	d	j	f	m	a	m	j	j	a	s	o	n	d	
Sp																																																	
Kt																																																	
Bg																																																	
Bsc																																																	
Bm																																																	
Bp																																																	
Bs																																																	
Ac																																																	
Ap																																																	
Sa																																																	
Ba																																																	
Bsp																																																	
Ht																																																	

Figura 4

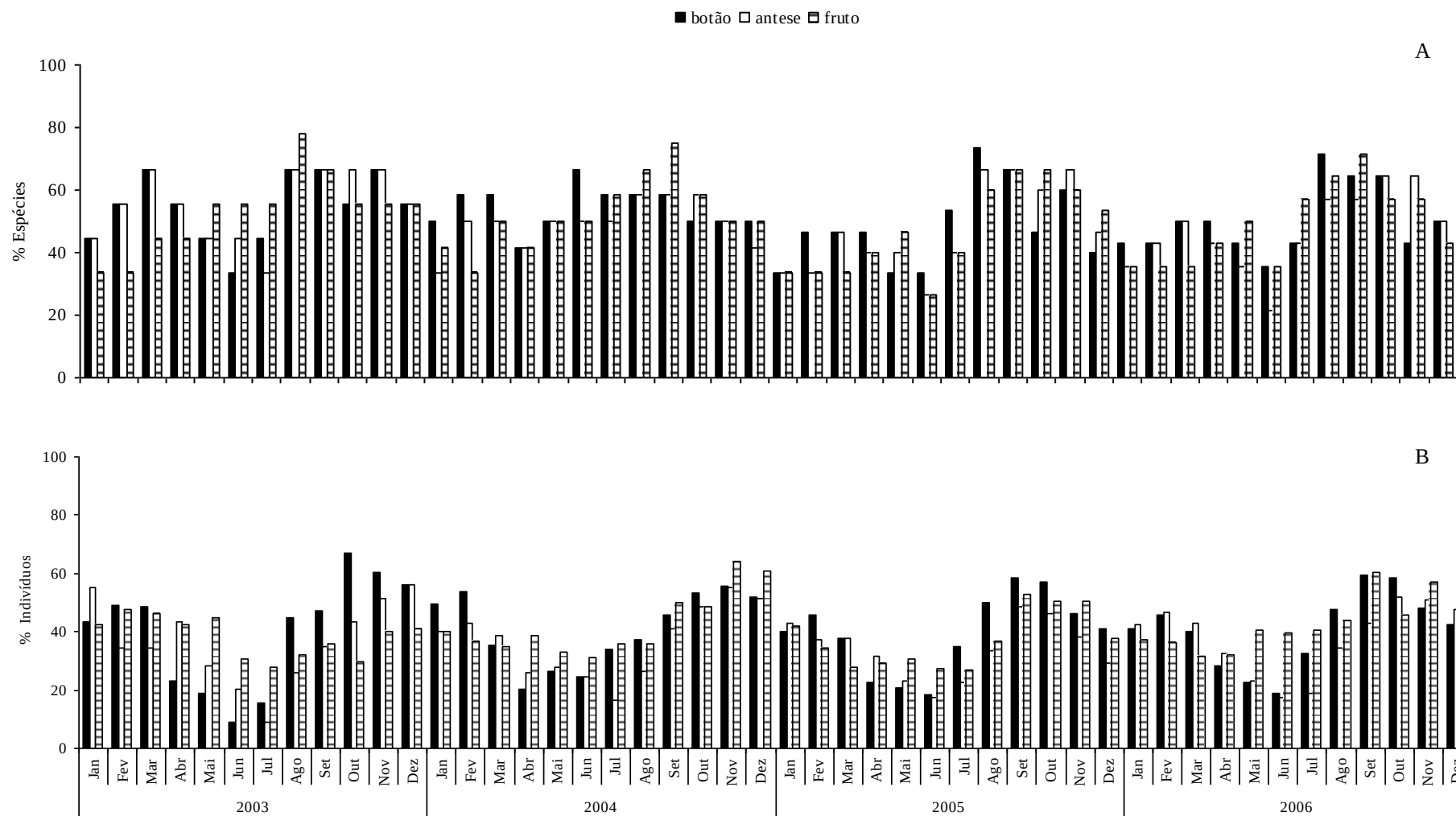


Figura 5

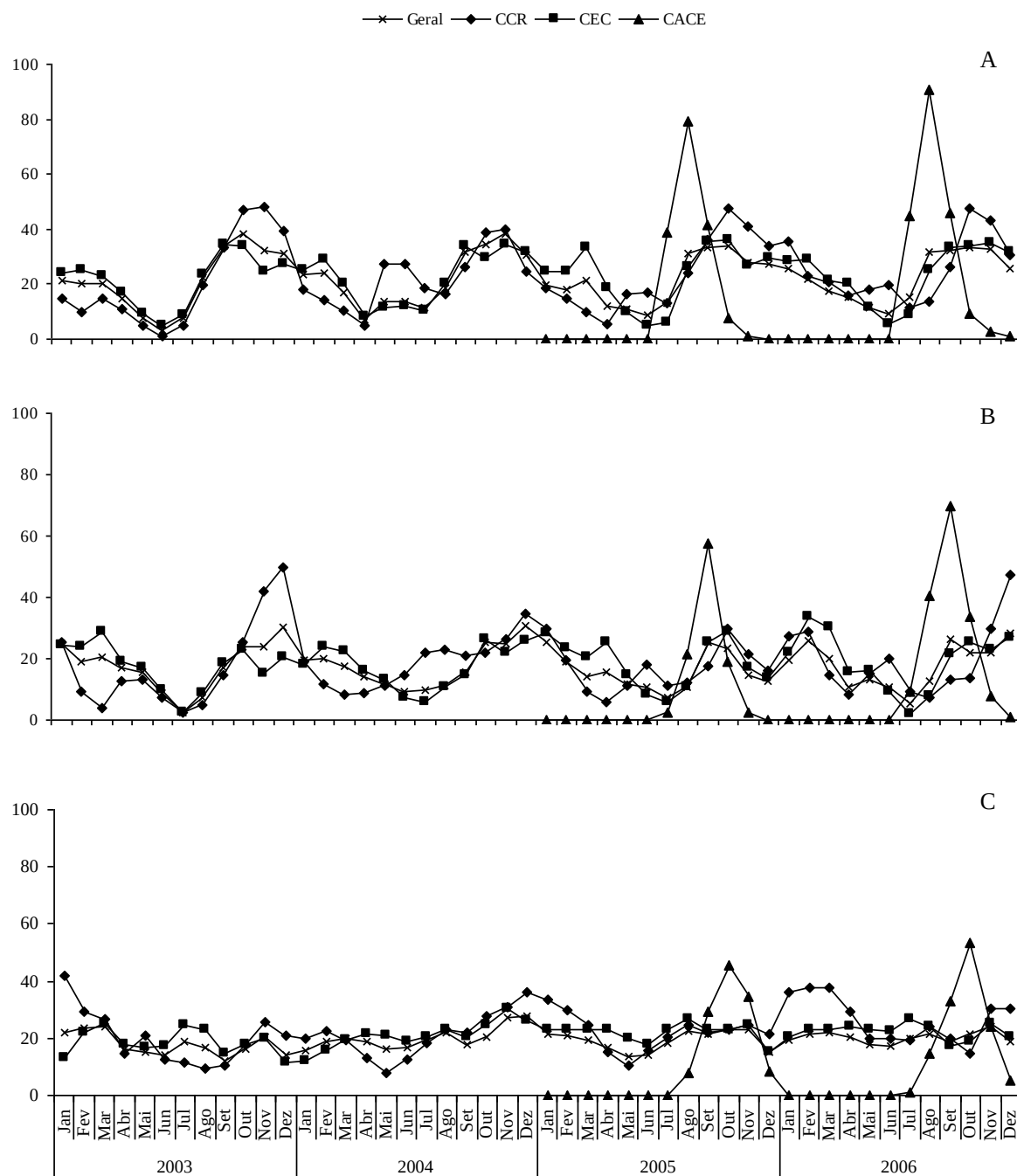


Figura 6

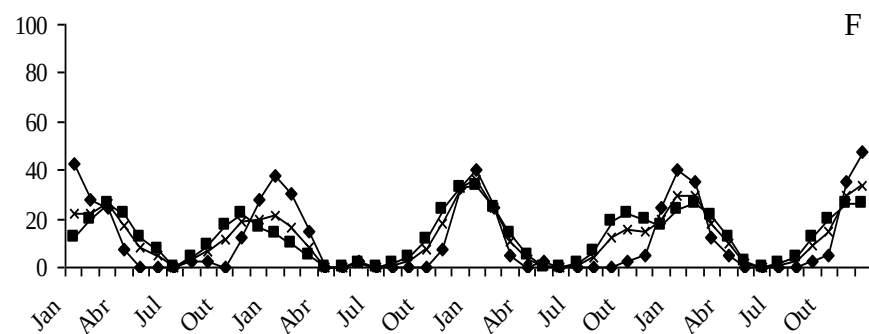
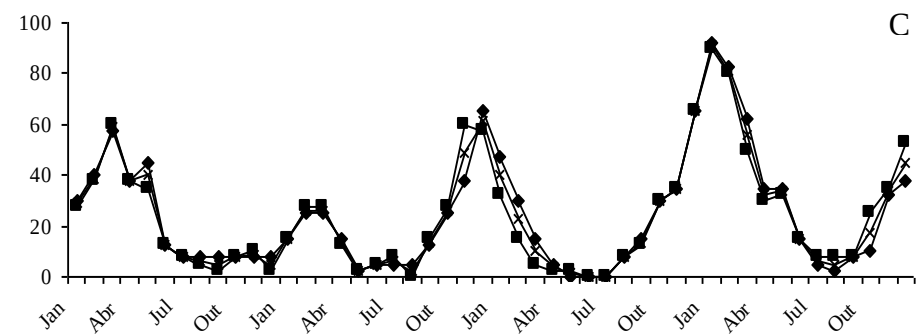
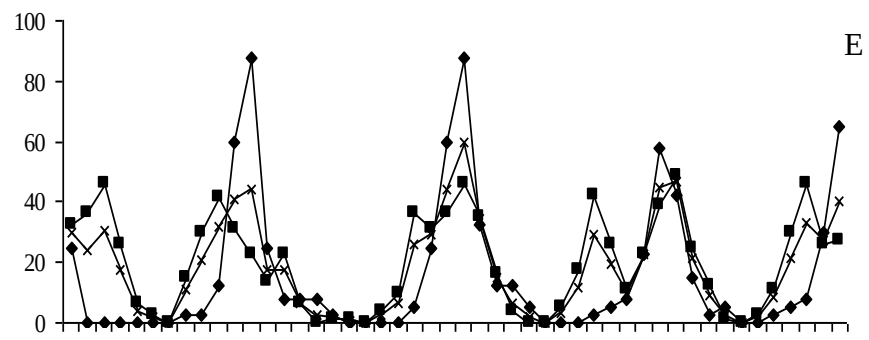
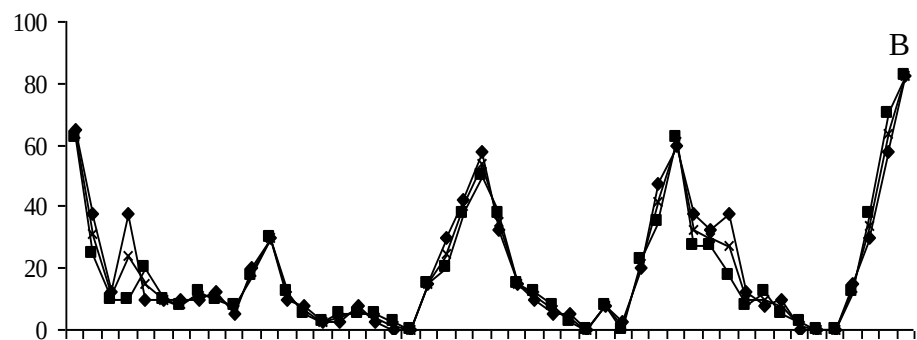
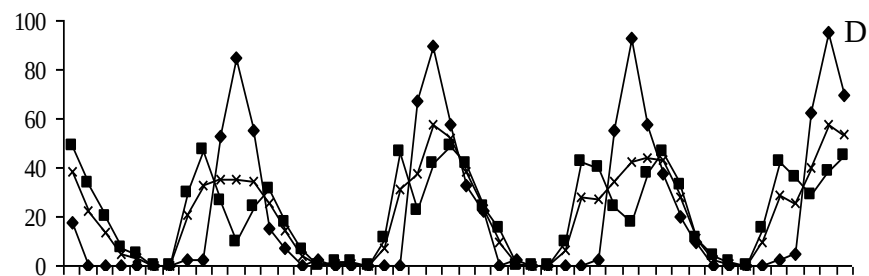
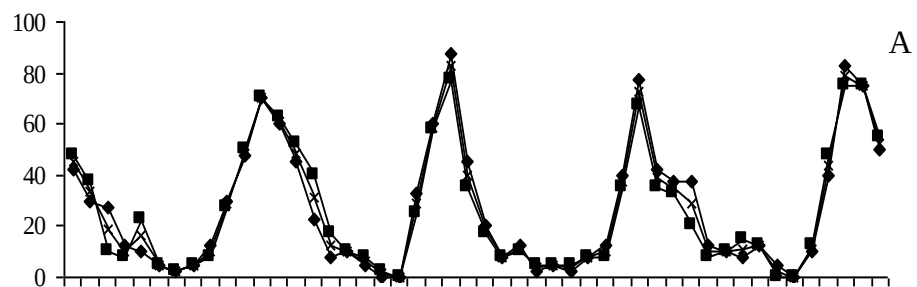


Figura 7

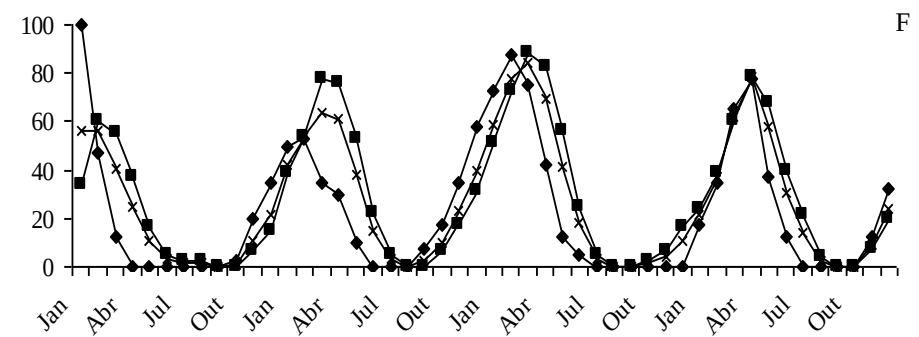
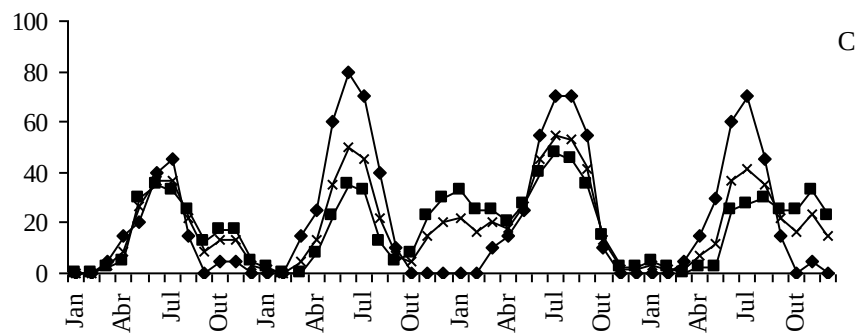
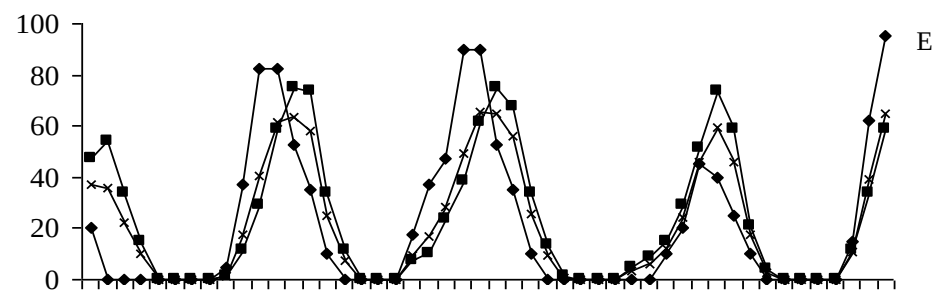
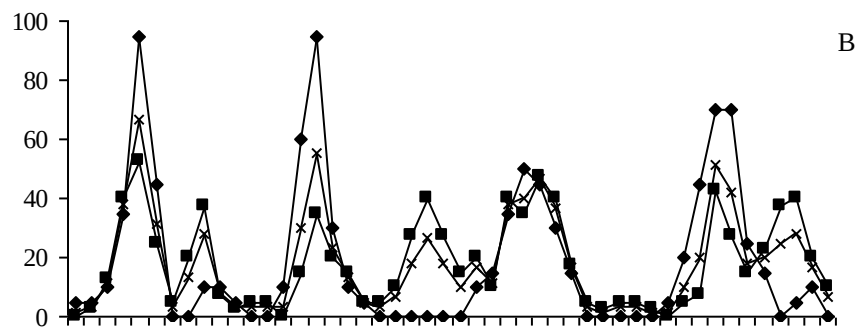
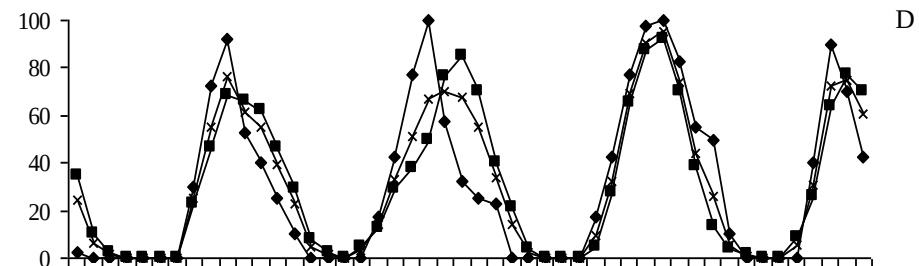
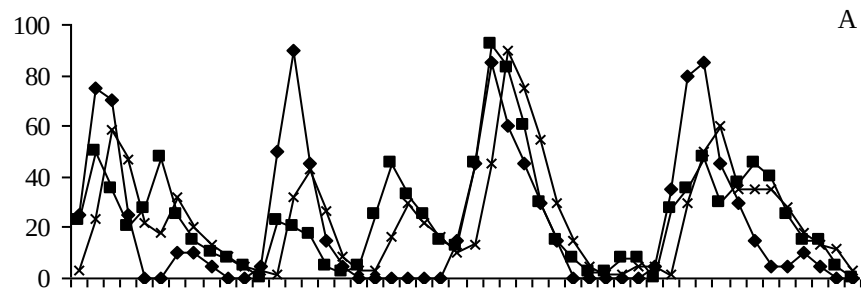


Figura 8

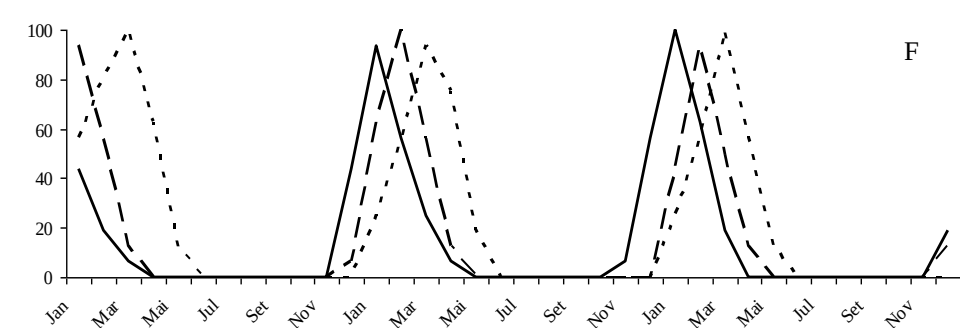
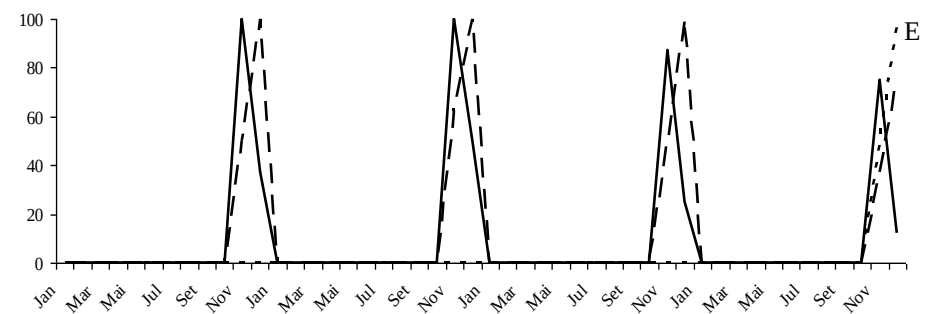
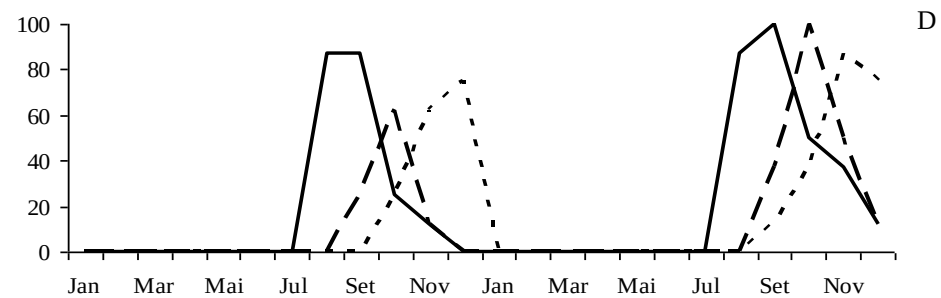
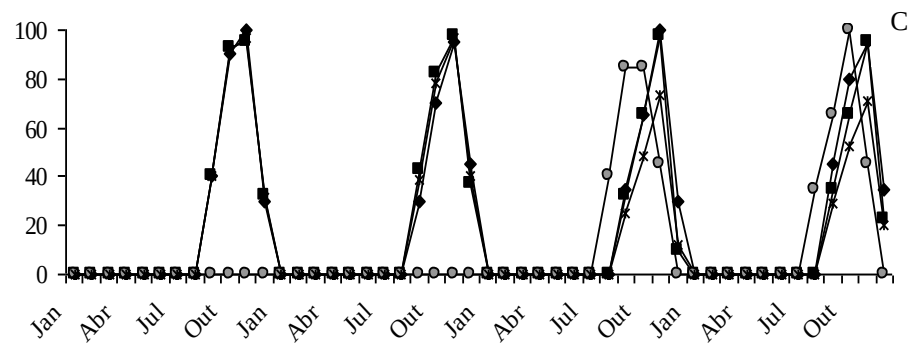
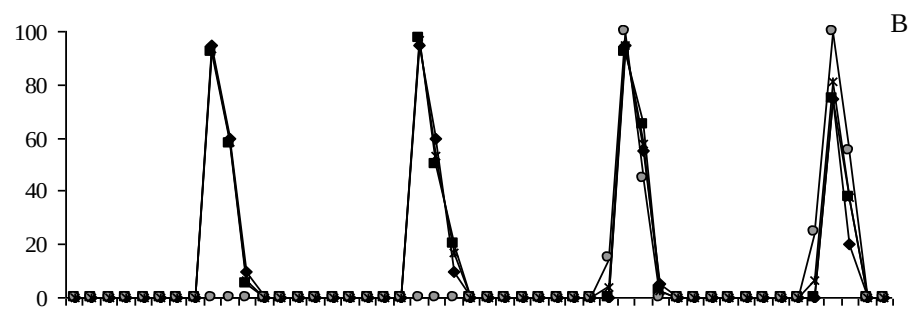
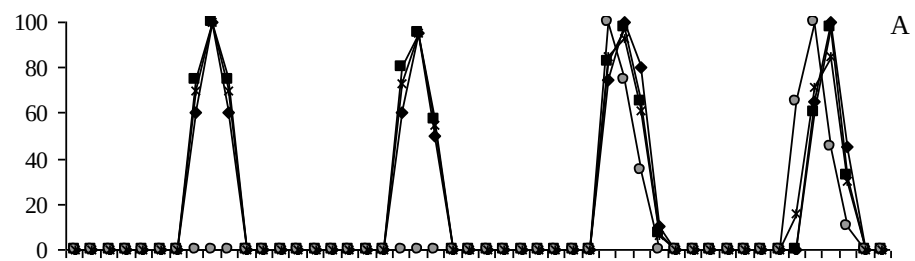


Figura 9

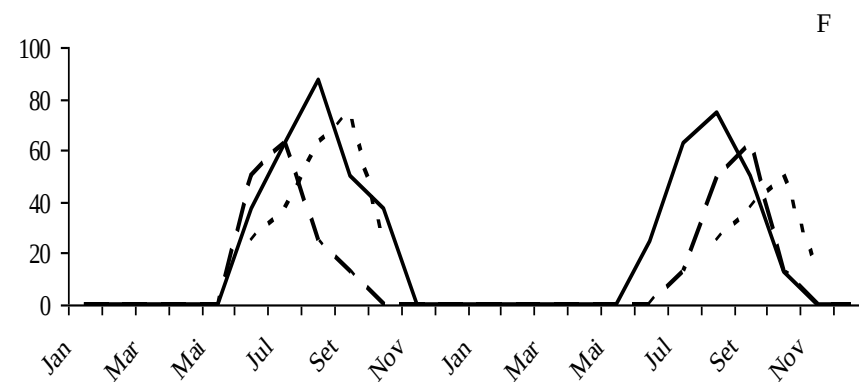
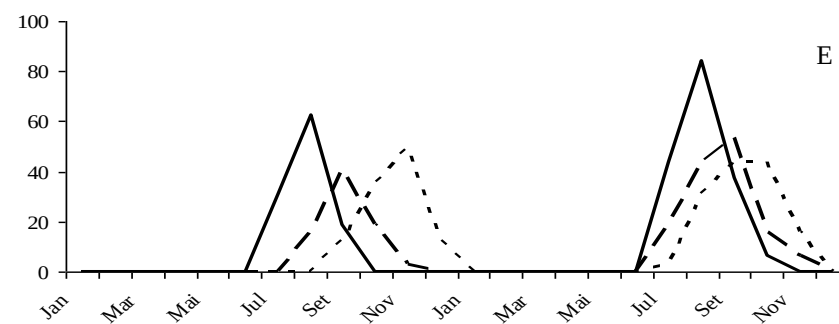
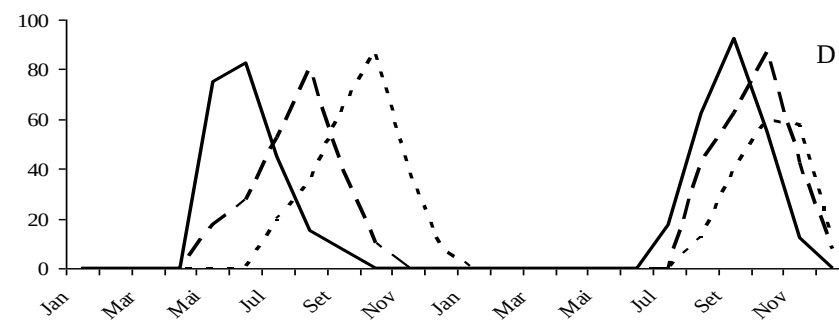
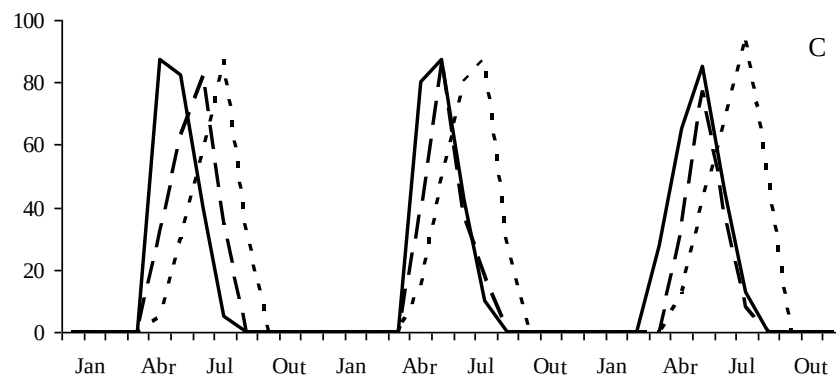
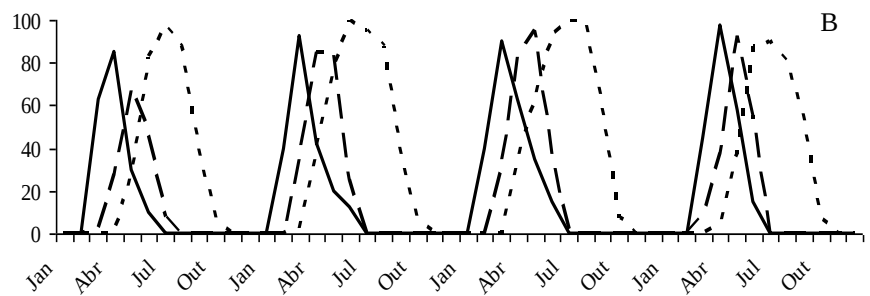
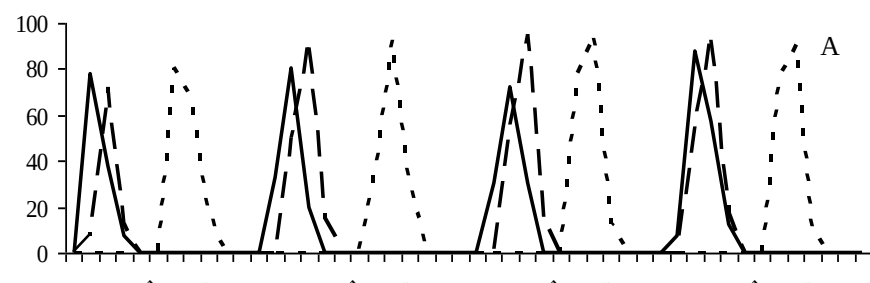


Figura 10

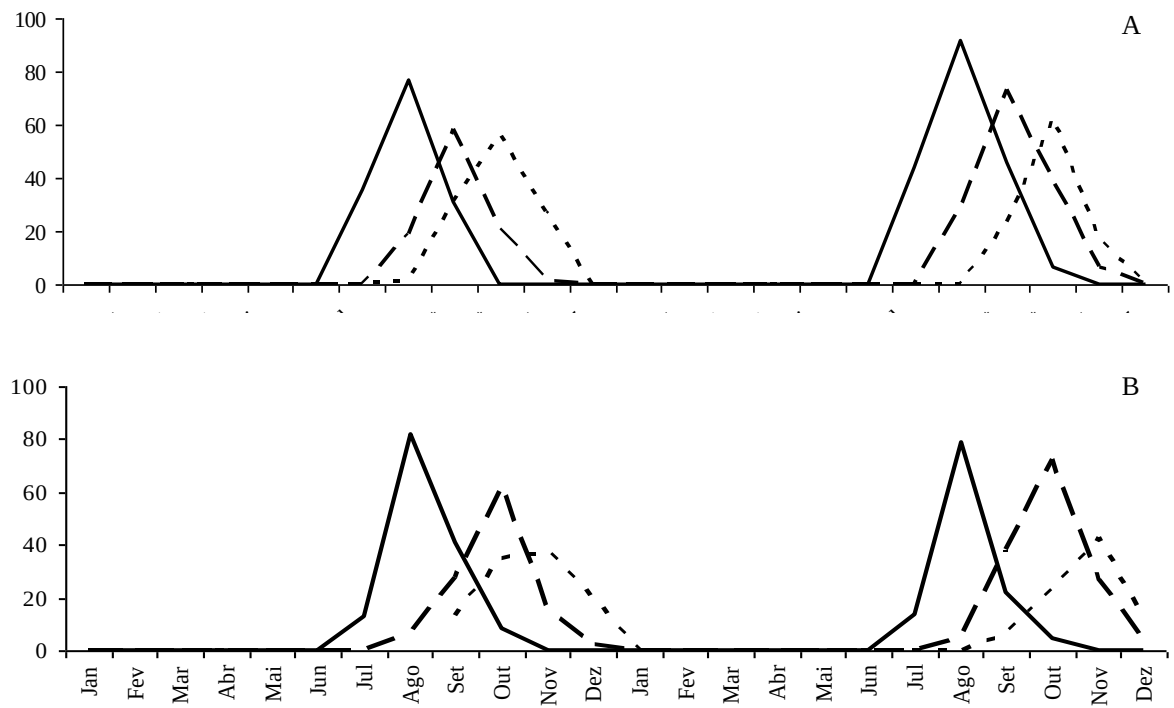


Figura 11

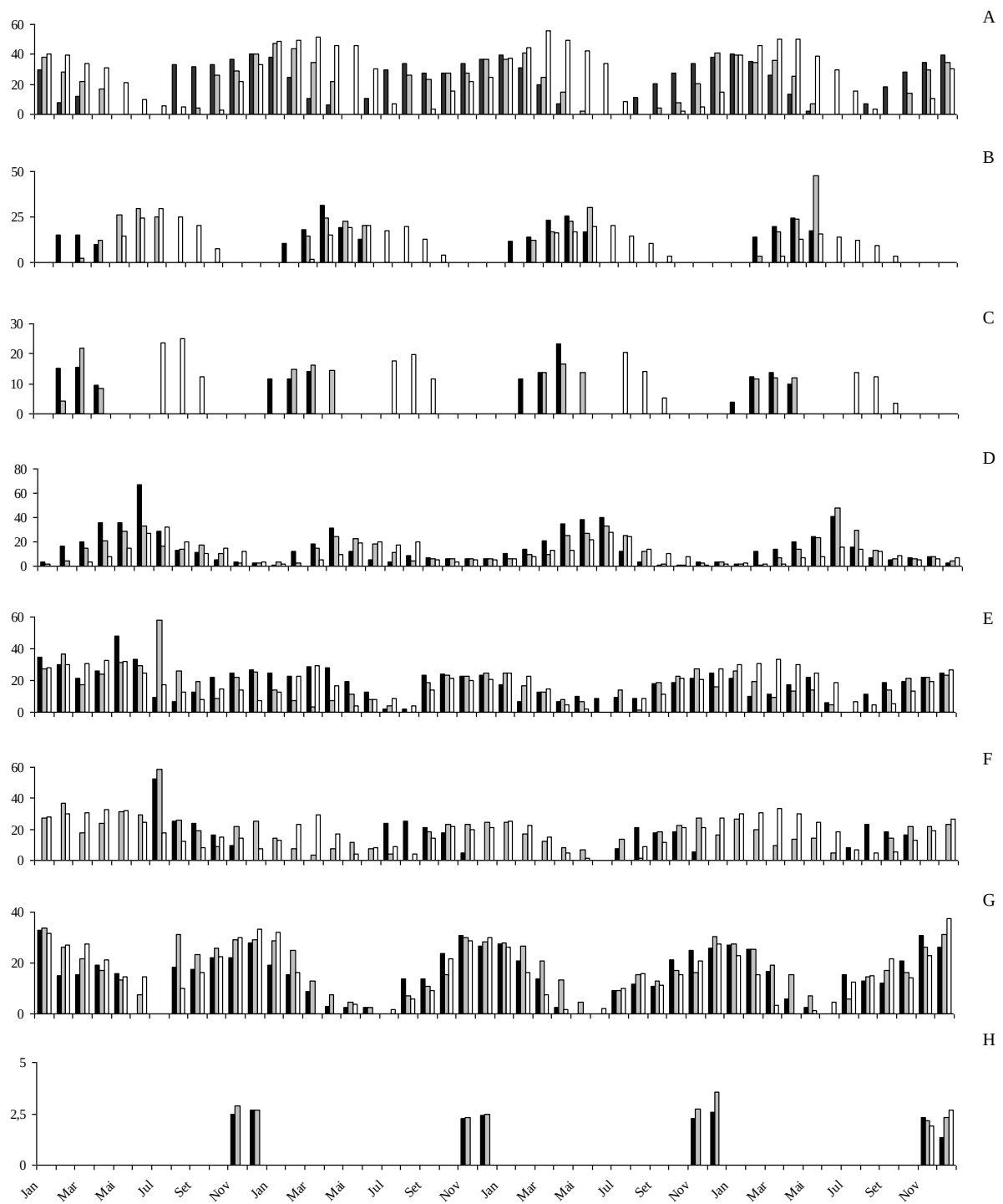


Figura 12

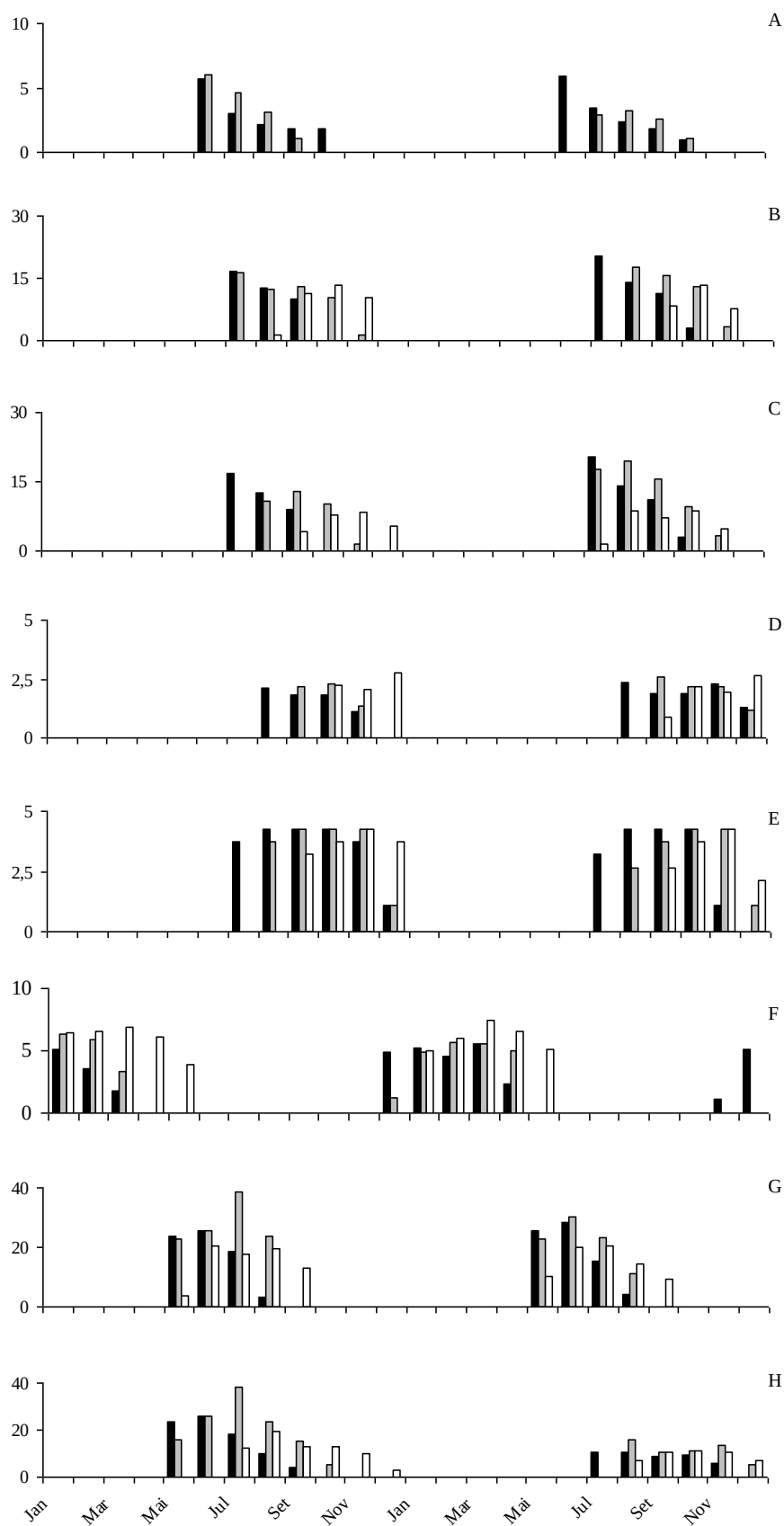


Figura 13

CAPÍTULO 2

BIOLOGIA FLORAL DE ESPÉCIES SIMPÁTRICAS DE MALPIGHIACEAE E SUAS INTERAÇÕES COM ABELHAS CENTRIDINI NO SEMI-ÁRIDO BRASILEIRO

Manuscrito a ser enviado ao periódico *Annals of Botany*

Biologia Floral de Espécies Simpátricas de Malpighiaceae e Suas Interações com Abelhas Centridini no Semi-árido Brasileiro

ELISANGELA BEZERRA^{1,*} & ISABEL CRISTINA MACHADO²

¹*Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco,*e-mail para correspondência: eli.lucia@ig.com.br e* ²*Departamento de Botânica, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Pernambuco. Av Profº Moraes Rêgo, s/nº, Cidade Universitária, 50372-970, Recife-PE, Brasil.*

Resumo – A família Malpighiaceae encontra-se distribuídas na faixa Pantropical, estando as espécies Neotropicais diretamente relacionadas com a ocorrência de abelhas especializadas na coleta dos óleos florais, pertencentes às tribos Exomalopsini, Tetrapediini e Centridini, sendo este último grupo (em especial os gêneros *Centris* e *Epicharis*) o mais representativo. Populações naturais de espécies simpátricas de Malpighiaceae ocorrentes no Parque Nacional do Catimbau foram acompanhadas entre 2003 e 2006, sendo analisados os aspectos da biologia floral e suas relações com os polinizadores. Foram estudadas 11 espécies, distribuídas entre sete gêneros: *Banisteriopsis*, *Byrsonima*, *Carolus*, *Diplopterys*, *Heteropterys*, *Janusia* e *Stigmaphyllon*. As flores apresentam corola pentâmera, zigomorfa, com androceu composto por dez estames e gineceu 3-gamo-carpelar. Foi observada ocorrência de enantiofilia dimórfica em *Janusia anisandra*, sendo este o primeiro registro para Malpighiales. Tais características enquadram as espécies na síndrome da melitofilia, sendo o óleo floral produzido pelos elaióforos epiteliais, o recurso oferecido aos polinizadores. Seus visitantes foram abelhas fêmeas das tribos Apini, Centridini, Meliponini e Xylocopini, sendo as espécies de *Centris* e *Epicharis* os principais polinizadores da guilda analisada.

Palavras-chave: Flores de óleo, abelhas coletoras de óleo floral, morfologia floral, polinização, melitofilia, Caatinga.

INTRODUÇÃO

Flores de Malpighiaceae são caracterizadas pela similaridade estrutural no que diz respeito aos verticilos protetores dentre as espécies dos diferentes gêneros, como elaióforos secretores de lipídeos que, quando presentes, encontram-se pareados e aderidos na face abaxial das sépalas. As cinco pétalas ungüiculadas, uma das quais (pétala estandarte) bem característica devido ao seu posicionamento superior e ao espessamento do ungüículo, são responsáveis pela zigomorfia floral. A corola apresenta cores variadas desde alvas até róseas, mas geralmente são amareladas, porém com uma grande amplitude entre suas nuances, desde tons alaranjados até amarelo-limão (Vogel, 1974; Anderson, 1979; Taylor e Crepet, 1987; Vogel, 1990).

Por sua vez, as 1250 espécies que compreendem a família apresentam considerável variação no que diz respeito ao hábito (desde herbáceas perenes a arbustos, lianas e árvores); habitat ocupado (florestas tropicais, savanas, cerrados, matas ciliares e regiões xéricas); tipo de fruto (drupa, sâmara, esquizocarpo) (Anderson, 1979) e morfologia polínica (pansincolporado – registro fóssil a colporado, sincolporado, porado, com ornamentação da exina reticulada a verrucada – modelos atuais) (Taylor e Crepet, 1987; Martin, 2002; Davis *et al.*, 2004). Apesar de o androceu apresentar-se geralmente diplostêmone, com anteras rimosas e o gineceu, tricarpelar com ovário súpero, há uma diversidade considerável em relação à uniformidade dos estames, disposição e fusão dos carpelos, bem como quanto à superfície estigmática (Anderson, 1990; Vogel, 1990; Sigrist e Sazima, 2004).

As espécies de Malpighiaceae encontram-se distribuídas na faixa Pantropical, e a principal diferença entre os táxons Neo e Paleotropicals está centrada no que diz respeito à presença/ausência dos elaióforos, respectivamente, diferença esta que está diretamente relacionada com a ocorrência de abelhas especializadas para a coleta dos óleos florais (Anderson, 1979; Taylor e Crepet, 1987; Vogel, 1990; Davis *et al.*, 2004), o que tem gerado diversas teorias acerca da origem e diversificação da família (Taylor e Crepet, 1987; Vogel, 1990; Davis, 2002; Davis *et al.*, 2002, 2004; Martin 2002).

Segundo Anderson (1979), a uniformidade das estruturas florais entre as espécies resultou numa seleção natural por um grupo de polinizadores especializados. Vogel (1990) aponta para o fato de que o processo de co-evolução entre as espécies inter-relacionadas de flores de óleo e abelhas coletoras de óleos florais foi o fator determinante para o sucesso das Malpighiaceae nos Neotrópicos.

Registros indicam abelhas fêmeas solitárias das tribos Exomalopsini, Tetrapediini e Centridini como os principais polinizadores Neotropicais de Malpighiaceae, sendo este último grupo (em especial os gêneros *Centris* e *Epicharis*) o mais representativo (Vogel, 1974, 1990; Anderson, 1979; Lobreau-Callen, 1983, 1989; Buchmann, 1987; Machado, 2002, 2004; Alves dos Santos *et al.*, 2007). Tais abelhas apresentam um conjunto de cerdas enfileiradas na forma de pentes, localizadas no basitarso das pernas anteriores e medianas, o que as tornam especializadas na coleta dos óleos florais (Vogel, 1974; Neff e Simpson, 1981; Machado, 2002, 2004; Alves dos Santos *et al.*, 2007).

Os óleos florais são formados basicamente por ácidos graxos livres, mono e diglicerídeos, podendo apresentar ainda um pequeno percentual de triglicerídeos (Vogel, 1974, 1990; Buchmann, 1987; Vinson *et al.*, 1997), cujo valor energético é cerca de 45% maior do que carboidratos (Buchmann, 1987). Estes compostos lipídicos misturados aos grãos de pólen compõem a dieta alimentar das larvas desse grupo de abelhas, que pode também ser acrescida de néctar (Vogel, 1974, 1990; Buchmann, 1987; Michener, 2000; Machado 2002, 2004; Alves dos Santos *et al.*, 2007), o que as tornam polinizadores-chave de várias espécies de Angiospermas (Rebelo, 1995; Albuquerque e Mendonça, 1996; Schlindwein, 2000, 2004; Ramalho e Silva 2002; Aguiar *et al.*, 2003).

O presente estudo pretende contribuir com a ampliação do panorama deste especializado sistema planta-polinizador, sobretudo em área de caatinga, onde informações envolvendo assembléia formada pelas espécies de Malpighiaceae e seus polinizadores são escassas, com base na análise da biologia floral das espécies simpátricas da família e de seus visitantes florais.

MATERIAL E MÉTODOS

Local de estudo

Os estudos de campo foram realizados no Parque Nacional do Catimbau (PARNA Catimbau; 8°32'14'' a 8°35'12'' S e 37°14'42'' a 37°15'02''W), no município de Buíque, distando 285 km do Recife, situado no Agreste Pernambucano, Nordeste do Brasil. Durante o período de janeiro/2004 a dezembro/2006, foram realizadas visitas mensais com duração de quatro a seis dias.

O PARNA Catimbau é uma das poucas unidades de conservação de proteção integral no semi-árido brasileiro, abrangendo um polígono de 607 km² ao longo dos municípios de Buíque, Tupanatinga e Ibimirim-PE. Apresenta clima quente e seco (BS'hW - Köppen), solo arenoso/pedregoso e vegetação constituída por um mosaico que inclui áreas de caatinga típica

da região semi-árida e zonas com elementos de campo rupestre e cerrado. A precipitação e temperatura médias anuais giram em torno de, respectivamente 600 mm e 26°C, sendo os meses de abril a junho o período de chuvas mais intenso na região (SUDENE, 1990; Rodal *et al.*, 1998; Gomes, 1999).

Foram selecionadas três subáreas com diferentes formações vegetacionais: 1) afloramentos rochosos de arenito apresentando vegetação de caatinga arbustiva com elementos de campo rupestre (CCR), com altitude de 800 a 1100 m (Rodal *et al.*, 1998; SNE, 2002; Andrade *et al.*, 2004); 2) caatinga arbustiva com elementos próprios de cerrado (CEC), situada em altitudes de cerca de 900 m, e 3) áreas de vegetação fechada típica de caatinga arbustiva caducifólia espinhosa (CACE), entre as cotas de 800 a 950 m (SNE, 2002), sendo percorridos cerca de 40 km de trilhas pré-existentes e incursões realizadas nas áreas fechadas.

Biologia floral

Os caracteres morfológicos foram analisados em 30 flores de cada espécie, coletadas em diferentes indivíduos, sendo observado o diâmetro da corola, o número de peças dos verticilos florais, número de elaióforos e a ocorrência ou não de variações quantitativa ou morfológica. Para melhor compreensão da localização das estruturas florais, as sépalas foram enumeradas de um a cinco no sentido anti-horário, sendo a sépala oposta à pétala estandarte a primeira (Fig. 1).

Para cada espécie, foi verificado o tipo de inflorescência, número de botões/inflorescência e o número de flores abertas/inflorescência/dia, através da contagem e do acompanhamento de 20 inflorescências/espécie. A antese foi acompanhada desde a abertura do botão até a senescência completa da flor, verificando-se a ocorrência de alteração no padrão de coloração das flores em função da: 1) exposição aos polinizadores (tratamento controle); 2) polinização, onde os botões previamente ensacados (n=10) foram submetidos à polinização cruzada manual após sua abertura e re-ensacados após o cruzamento, e 3) senescência floral, onde botões em pré-antese (n=10) permaneceram ensacados até a murcha completa das flores. A receptividade estigmática foi detectada utilizando-se cinco flores de três indivíduos/espécie através da reação com permanganato de potássio 0,25% (Robinsohn, 1924), e a existência de padrões de absorção e reflexão de ultravioleta através de hidróxido de amônio (Dafni, 2005).

A fim de avaliar o papel da pétala estandarte no comportamento dos visitantes florais, foram realizados dois experimentos em um mínimo de dois indivíduos/espécie: 1) nas espécies de floração intensa (Fig. 2a), foram selecionadas cinco inflorescências, cujas flores tiveram a pétala estandarte removida, e próximas a estas, outras cinco inflorescências cujas

flores permaneceram intactas; 2) nas espécies com floração moderada (Fig. 2b), a análise comparativa foi realizada em diferentes indivíduos, onde um permaneceu com as flores intactas e no outro, a pétala estandarte de todas as flores abertas foi removida. As flores de cada experimento foram monitoradas durante dois dias, das 0600 h às 1200 h, sendo observado o número de visitas, modo de aproximação do visitante à flor, sua manipulação e modo de coleta dos recursos florais.

Visitantes florais

O comportamento, a duração e o horário das visitas, bem como o recurso floral por eles procurado foram registrados através de observações visuais diretas no campo, sendo complementado através de registros fotográficos em plantas focais. A frequência dos polinizadores foi obtida nos períodos de pico de floração, das 0500 h às 1700 h, sendo realizada em inflorescências pontuais (espécies de floração intensa) ou em indivíduos por completo (espécies de floração moderada) durante um período mínimo de quatro dias seqüenciais/espécie.

As abelhas visitantes foram classificadas quanto ao tamanho como grandes (comprimento ≥ 12 mm) ou pequenas (< 12 mm) (*sensu* Frankie *et al.*, 1983) e quanto à eficiência na polinização como polinizadores ou pilhadores. Representantes de cada espécie foram capturados, montados, conservados a seco e enviados à especialista para identificação, encontrando-se depositados na coleção do Laboratório de Biologia Floral e Reprodutiva da UFPE, como espécimes-testemunho.

RESULTADOS DISCUSSÃO

Espécies estudadas

Foram encontradas 13 espécies de flores de óleo nas áreas percorridas no PARNA Catimbau, das quais quatro espécies (*Banisteriopsis muricata*, *B. pubipetala*, *Byrsonima gardnerana* e *Stigmaphyllon paralias*) já apresentam dados acerca da biologia floral na literatura (Bezerra, 2004; Sigrist e Sazima, 2004, Costa *et al.*, 2006). Contudo, as espécies de *Banisteriopsis* continuaram a fazer parte da guilda analisada, em decorrência da diferença de vegetação entre as áreas de estudo, totalizando 11 espécies de Malpighiaceae (Tabela 1). Quanto ao hábito, foram encontrados arvoretas, arbustos e sub-arbustos, sendo a maioria, lianas (Tabela 1).

Segundo Anderson (1979) e Taylor e Crepet (1987), espécies de Malpighiaceae seriam pouco adaptadas a ambientes xéricos. Contudo, o PARNA Catimbau registra uma grande diversidade de táxons em relação a outros biomas brasileiros onde foram realizados trabalhos

em nível de comunidade (Gottsberger, 1986; Barros, 1992; Sigrist e Sazima, 2004; Costa *et al.*, 2006). Além das 11 espécies de Malpighiaceae analisadas neste estudo, e de *Byrsonima gardnerana* e *Stigmaphyllon paralias*, outras quatro têm sua ocorrência registradas para o PARNA Catimbau em trabalhos fitossociológicos (Rodal *et al.*, 1998; Gomes, 1999; Figueirêdo *et al.*, 2000) e outras, em levantamentos de herbário.

Esta expressividade na riqueza de espécies desta família no PARNA Catimbau pode estar relacionada ao fato da área de estudo não ser uma Caatinga típica, como as que ocorrem nos embasamentos cristalinos, mas uma Caatinga particular no que se refere à flora e fisionomia, que ocorre em áreas de bacias sedimentares, com solos arenosos e profundos – Caatinga de areia (Lemos e Rodal, 2002), apresentando ainda áreas com mesclas de Campo Rupestre e elementos de Cerrado (SNE, 2002).

Anderson (1990) aponta para o fato de que a ampla variação em relação ao hábito das espécies retrata uma adaptação para ocupação de vários ambientes e diminuição da competição inter-específica, sendo as espécies arbóreas as mais basais e as trepadeiras e lianas, as mais derivadas dentro de Malpighiaceae (Lobreau-Callen, 1989).

Morfologia floral

Todas as espécies de Malpighiaceae estudadas apresentaram tipos variados de inflorescências racemosas, com exceção de *Stigmaphyllon auriculatum* e *S. ciliatum*, cujas flores se agrupam em inflorescências definidas (dicásio de umbelas). O número de flores por inflorescência é bastante expressivo (Tabela 1), sendo registrado até 38 flores numa mesma inflorescência. Segundo Ramirez e Berry (1995), a organização de flores em inflorescências pode ser considerada uma estratégia para intensificar o efeito de atração por polinizadores, o que pode proporcionar um aumento na eficácia reprodutiva das espécies.

Em toda a guilda, as flores foram completas e pentâmeras (Fig. 3a-i), geralmente com quatro pares de elaióforos aderidos exteriormente às sépalas (Figs. 3j, 4a), sendo ausente sempre o par da sépala 1 (Fig. 3k), ocorrendo variação numéricas destas glândulas, como observado em *Diplopterys pubipetala*, havendo flores com 10 (2,5%), 9 (23%), 7 e até 6 glândulas (2,5% cada morfo) (Fig. 3l) e ainda variações morfológicas (Fig. 4). Um aumento considerável dos elaióforos próximos à sépala 1 foi encontrado nas flores de *Carolus casei* (Fig. 4b), ocorrendo o inverso em *S. ciliatum* e *B. schizoptera*. Em *B. stellaris*, as glândulas próximas à pétala estandarte apresentaram-se diminuídas, tendo os elaióforos adjacentes a estas, um comprimento quase três vezes maior em relação às demais (Fig. 4a).

Anderson (1979, 1990) e Vogel (1990) atribuem esta redução à pressão seletiva do comportamento dos polinizadores, tendo em vista que estes não alcançam os elaióforos da sépala oposta à pétala estandarte durante a atividade de extração dos óleos florais durante suas visitas. Um estudo relacionando a variação no número de glândulas e a produção do óleo floral foi desenvolvido por Carvalho *et al.* (2005) em populações de *Stigmaphyllon paralias*, no qual os autores mencionam haver uma equivalência na quantidade do recurso produzido pelas flores dos diferentes morfos.

Os lipídeos florais são secretados pelos elaióforos desde a fase de botão em pré-antese, sendo acumulados sob uma fina cutícula (Vogel 1974, 1990, Simpson & Neff 1981) e evidenciado sob forma de gotas quando da ausência de visitantes, ocorrendo em *Diplopterys pubipetala*, *Heteropterys* sp.1 e *Stigmaphyllon ciliatum* no presente estudo e em *Byrsonima gardnerana*, por Bezerra *et al.* (dados não publicados).

Com exceção de *Janusia anisandra*, a zigomorfia é marcada em decorrência da proeminência de uma das pétalas, a estandarte (Fig. 1), cujo unguículo é mais espesso e o limbo apresenta-se plano e levemente menor em relação às demais pétalas, que, além de maiores, mostram-se côncavas (Fig. 3). O diâmetro floral das espécies varia de 7 mm (*Banisteriopsis pubipetala*) a 35 mm (*Stigmaphyllon ciliatum*) (Tabela 1), cuja margem fimbriada apresenta-se mais recortada em algumas espécies que em outras (Fig. 3).

O tipo floral disco foi comum em toda guilda, que segundo Faegri e Pijl (1979), é característico não só para a família, mas para a maioria das flores melitófilas. Em *Banisteriopsis pubipetala* foi encontrado um arranjo diferenciado, onde as pétalas medianas (2 e 3; Fig. 1) projetam-se para trás, paralelamente ao pedicelo da flor (Fig. 3a).

Estruturas reprodutivas

O androceu é formado por dez estames heteromórficos, diferenciados em função da variação no tamanho do filete, conectivo e/ou da antera ou pelo seu arranjo morfo-funcional, como observado em *J. anisandra* (Fig. 3b).

O gineceu 3-gamo-carpelar foi comum a todas as 11 espécies, das quais dez apresentaram fusão apenas no ovário, tendo estiletes e estigmas livres, cuja disposição pode se dar: 1) num arranjo triangular (Fig. 5a), sendo dois pistilos localizados de cada lado da pétala estandarte, e o terceiro, na extremidade oposta (próximo à sépala 1), assemelhando-se à letra Y; 2) num arranjo linear (Fig. 5b), onde os pistilos apresentam-se dispostos paralelamente, ocupando o eixo central da flor; ou ainda 3) posicionando-se lateralmente à flor, bem afastado da corola, deslocado para a direita ou para a esquerda da flor. Exemplos de espécies com estes arranjos

são *Banisteriopsis muricata* (Fig. 3g), *B. pubipetala* (Fig. 3a) e *J. anisandra* (Fig. 3b), respectivamente.

Observou-se ainda que os estames acompanham o arranjo dos pistilos, seja lado a lado (arranjo em Y), envolvendo (arranjo linear) ou, num arranjo mais elaborado, ocupando três posições na flor (arranjo lateral), sendo dois estames maiores no mesmo nível do pistilo, um oposto e outro na posição látero-inferior, e quatro menores, disposto no centro da flor. Esta combinação caracteriza o fenômeno da enantioestilia nas flores de *J. anisandra*.

O arranjo das estruturas reprodutivas favorece a polinização estenotrófica, na qual o visitante toca as anteras e os estigmas numa mesma visita com a região ventral de seu corpo (Faegri e Pijl, 1979). A disposição dos estames favorece ainda uma ampliação da área de contato com o corpo do visitante, aumentando as chances de polinizações cruzadas bem sucedidas. Em *J. anisandra*, esta transferência se torna ainda mais eficiente, em virtude da ocorrência dos morfos em indivíduos diferentes, classificando a espécie como enantioestílica dimórfica (*sensu* Jesson e Barret, 2003), a qual é promovida por polimorfismo genético (Jesson e Barret, 2002). Maiores detalhes a respeito desta espécie são apresentados no capítulo quatro desta tese.

Atrativos visuais

A coloração predominante das flores foi o amarelo em suas variadas tonalidades (figura 3), como também registrado em Barros (1992), Sigrist e Sazima (2004) e Costa *et al.* (2005). Apenas *B. muricata* apresentou flores róseas (Fig. 3g) e *B. stellaris*, flores alvas, sendo a pétala estandarte ornamentada com fímbrias róseas (Fig. 3i). Todas as espécies apresentaram padrões de reflexão de ultravioleta pela pétala estandarte, enquanto que nas demais pétalas, elaióforos, conectivo dos estames e tricomas do pedicelo floral, ocorre a emissão destes raios (áreas intensamente coradas) (Fig. 3f, l).

Associando os resultados dos experimentos de remoção da pétala estandarte com o de emissão e reflexão de UV, podemos sugerir que este seria um atrativo secundário às abelhas, cuja função seria auxiliar na localização do recurso, bem como no posicionamento do visitante durante suas visitas (Buchmann *et al.*, 1977).

Seqüência da antese

A antese em todas as espécies inicia por volta das 0500 h, levando cerca de 40 a 60 minutos para a completa distensão das pétalas (por volta das 0600 h). Entretanto, nas espécies que

florescem na estação úmida, o início da antese apresentou um atraso de cerca de 30 minutos, com espécies cujas flores mostraram-se totalmente abertas por volta das 0700 h.

As espécies apresentaram leve protandria, estando as anteras deiscentes cerca de 15 a 30 minutos após a abertura total da flor, ou logo após receber as primeiras visitas. O estigma geralmente está receptivo após duas horas de iniciada a antese. A longevidade floral foi bastante variada, havendo flores de um dia (*B. muricata*) e outras, com duração de três dias (espécies de *Stigmaphyllon*). *Banisteriopsis muricata*, *B. stellaris* e *Diplopteris pubipetala* abre em média quatro flores/inflorescência/dia, sendo observada abertura de até oito flores, enquanto que nas demais espécies, foi observada uma média de duas flores abertas/dia/inflorescência.

A antese diurna é comumente registrada em flores de Malpighiaceae (Sazima e Sazima, 1989; Barros, 1992; Freitas *et al.*, 1999; Gaglianone, 2000, 2003; Teixeira e Machado, 2000; Aguiar e Almeida, 2002; Bezerra, 2004; Sigrist e Sazima, 2004; Carvalho *et al.*, 2005; Costa *et al.*, 2006), sendo observado assincronia no horário de abertura de flor, com botões abrindo-se ao longo do dia (Gaglianone, 2000; Teixeira e Machado, 2000; Bezerra *et al.*, dados não publicados).

Alteração da coloração no decorrer da antese foi registrada apenas para duas espécies. No tratamento controle, *Banisteriopsis muricata* inicia a antese com flores róseas, estames amarelos, sépalas e elaióforos esverdeados (Fig. 3g), tendo sua coloração alterada ao final do dia, quando apresenta pétalas brancas, estames e sépalas avermelhados e elaióforos ressecados (Fig. 3h). Não houve variação na cor das flores utilizadas nos experimentos de polinização cruzada manual e no tratamento controle, porém, as flores que permaneceram ensacadas até a senescência continuaram róseas, murchando e caindo ao final do segundo dia.

Em *Banisteriopsis stellaris*, a variação de coloração foi bastante sutil, cujas flores, alvas no início da antese (Fig. 3i), adquiriam um tom pastel em decorrência da polinização, perdendo a pigmentação rósea da pétala estandarte.

O experimento de polinização manual cruzada indicou relação entre a polinização e a senescência floral, como descrito por Gori (1983), sendo comprovada pela análise comparativa entre os tratamentos aberto (controle) e restrito (flores ensacadas). A semelhança entre o controle e a polinização cruzada manual pode estar relacionada com a intensa atividade das abelhas nas primeiras horas do dia, favorecendo a deposição de grãos de pólen antes mesmo dos estigmas tornarem-se receptivos.

A polinização seria, portanto, o fator determinante no desencadeamento de alterações na coloração, acelerando ou mesmo prorrogando a senescência floral (Primack, 1985; van

Doorn, 1997), sendo uma adaptação para o redirecionamento dos polinizadores às flores novas (Anderson, 1979), funcionando ao mesmo tempo como estratégia de proteção às flores já polinizadas, evitando possíveis danos às suas estruturas (McDade e Kinsman, 1980). Weiss (1995) ressalta que tais alterações seriam uma resposta a seleção por polinizadores, refletindo numa convergência funcional em Angiospermas.

Visitantes florais

Abelhas fêmeas solitárias da tribo Centridini foram os principais polinizadores desta guilda de plantas (Tabela 2). A co-evolução entre as flores de óleo e as abelhas coletoras desse recurso floral é um exemplo de sistema de polinização especializado em plantas tropicais (Johnson e Steiner, 2000) já bem conhecido, sendo descrito detalhadamente por Vogel (1974, 1990), Anderson (1979, 1990), Neff e Simpson (1981), Simpson e Neff (1981) e por Machado (2002, 2004), que faz uma ampla revisão não apenas acerca da família Malpighiaceae, mas engloba todas as ocorrências dentro das Angiospermas até então.

A eficiência deste grupo de polinizadores endêmico dos Neotrópicos (Vogel, 1974; 1990; Anderson, 1979; Buchmann, 1987; Michener, 2000; Alves dos Santos *et al.*, 2007) na coleta dos óleos florais deve-se à presença de estruturas especializadas (Neff e Simpson 1981). O gênero *Epicharis* apresenta um conjunto conspícuos de pentes basitarsais distribuídos de forma desorganizada, uns com aparência vestigial, outros mais proeminentes, cuja concavidade favorece a manipulação dos elaióforos. Em *Centris* é encontrado o mesmo arranjo, com algumas variações entre os gêneros. Um fator distintivo é a presença de pêlos espatulados inseridos na porção posterior da superfície ventral do basitarso, opondo-se ao arranjo dos pentes primários da porção anterior (Neff e Simpson, 1981).

Dez espécies de *Centris* e duas de *Epicharis* foram registradas em visita às flores da guilda estudada. *Centris aenea* (Fig. 6a), *C. caxiense* (Fig. 6d), *C. flavifrons*, *C. fuscata* (Fig. 6b) e *C. tarsata* foram encontradas em flores de quase todas as espécies (Tabela 2), contudo, a frequência de *C. flavifrons* e *C. tarsata* foi relativamente inferior às demais espécies. Estas abelhas também foram os principais polinizadores de *Byrsonima sericea* (Teixeira e Machado, 2000; Ramalho e Silva, 2002), *B. crassifolia* (Albuquerque e Rego, 1989), *Malpighia emarginata* (Freitas *et al.*, 1999) e *Mcvaughia bahiana* (Aguiar e Almeida, 2002), bem como de um número variável de espécies vegetais (Aguiar *et al.*, 2003).

Centris obsoleta, *Centris* sp1, sp2, sp3 e *Epicharis* sp1, sp2 foram polinizadores exclusivos de *Banisteriopsis muricata* (Tabela 2; Figs. 6c, 7a). Aguiar e Almeida (2002), em análise às flores de *Mcvaughia bahiana*, registraram a presença de *C. obsoleta* apenas em

maio, período em que *B. muricata* inicia sua floração na área de estudo, podendo sua exclusividade nesta espécie estar relacionada com aspectos intrínsecos da fenologia dessa abelha.

Os polinizadores foram observadas em Malpighiaceae geralmente a partir das 0530 h, em flores ainda semi-abertas, sendo o período de maior atividade das 0700 h as 1000 h, diminuindo no período vespertino (Fig. 7a). Aguiar e Martins (1997) relacionam este padrão como uma adaptação ambiental, na qual a elevada insolação provoca altas temperaturas em decorrência da vegetação aberta característica da Caatinga, o que provocaria a murcha das flores e um aumento do gasto energético para o forrageio, além do que a intensa atividade de coleta dos recursos pela manhã diminui consideravelmente sua disponibilidade durante a tarde. Situação semelhante foi relatada por Gottsberger *et al.* (1988) e Albuquerque e Mendonça (1996) em ambiente de Dunas e Cerrado, ambos sujeitos às mesmas condições.

As primeiras visitas das abelhas geralmente foram rápidas e direcionadas à manipulação dos elaióforos, envolvendo as flores em vôo, sem prender-se à pétala estandarte, passando a fazê-lo no decorrer da manhã, quando o recurso torna-se mais escasso, necessitando de uma manipulação mais intensa para sua extração. Ao sair da flor, as abelhas passam suas pernas sobre o ventre, misturando os grãos depositados ao óleo e transferindo esta massa para as escopas das pernas posteriores em pleno ar.

Os experimentos para avaliar a função da pétala estandarte revelaram aspectos diferenciados em virtude de sua remoção. No primeiro experimento, realizado em inflorescências com flores foram alteradas e intactas, a frequência de visitas entre as flores manipuladas e o controle não demonstrou diferença significativa, nem entre os dias nem entre os horários observados. Entretanto, as abelhas raramente iniciavam seu forrageio pelas inflorescências manipuladas, chegando às suas flores após visitar inflorescências vizinhas, cujas flores permaneceram intactas. No segundo experimento, realizado entre indivíduos que tiveram todas as flores abertas manipuladas e indivíduos que permaneceram intactos, as flores manipuladas obtiveram 37% menos visitas quando comparadas com o controle.

Em relação ao comportamento, foi verificada uma certa desorientação das abelhas. Ao aproximar-se das flores manipuladas, as abelhas pairavam diante delas e ao pousar, davam voltas sobre os verticilos centrais, posicionando-se mesma forma que numa flor intacta, porém, utilizando as pernas posteriores apoiadas nas pétalas inferiores. Algumas abelhas foram vistas ainda envolvendo uma das quatro pétalas restantes, raspando os elaióforos de modo semelhante a uma flor intacta. No entanto, quando as abelhas prendiam-se ao ungüículo

com as mandíbulas e a pétala se destacava, esta flor passava a ser preterida pelas demais nas próximas rotas de forrageamento, dificilmente voltando a ser visitada.

A coleta de pólen ocorreu nas espécies que apresentaram maior quantidade de grãos: *Banisteriopsis muricata*, *Heteropterys* sp.1 e 2, além de *Diplopteris pubipetala*. Nestas espécies, as abelhas foram vistas manipulando diretamente as anteras, sendo a coleta de pólen realizada simultaneamente após a obtenção dos óleos florais através da vibração das anteras.

A coleta de grãos de pólen por meio da vibração dos estames em flores de deiscência não poricida foi descrita por Buchmann (1983), o qual em seguida refere-se à *Rubus parviflorus*, *Argemone arizonica* e *Cucurbita foetidissima* como espécies de flores não poricidas polinizadas por vibração (Buchmann 1985). Em flores de óleo, Vogel e Machado (1991) descrevem coleta de pólen por vibração por *Centris hyptidis* em flores com anteras não poricidas de *Angelonia pubescens* (Plantaginaceae). Em espécies de Malpighiaceae, vários representantes de *Centris* apresentaram este comportamento durante coleta de pólen em *Byrsonima crassifolia* (Rêgo e Albuquerque, 1989), *B. sericea* (Teixeira e Machado, 2000) e *B. gardnerana* (Bezerra *et al.*, dados não publicados), além de abelhas do gênero *Epicharis* (*Epicharis schrottkyi*) ao visitarem flores de *Byrsonima muricata* e *Stigmaphyllon lalandianum* (Sazima e Sazima, 1989). Da mesma maneira, *Xylocopa frontalis*, em visitas às flores de *Malpighia emarginata* (Freitas *et al.*, 1999), também efetuou coleta ativa de pólen.

Além dos Centridini, outras abelhas também foram observadas em visita às flores, atuando na coleta de pólen de forma passiva (Tabela 2). *Xylocopa grisescens* visitou as flores de *Banisteriopsis muricata* (Fig. 7a) até as 0600 h e *Xylocopa* sp., encontrada até o final da manhã, sendo também polinizador de *Heteropterys* sp.1 (Fig. 7b).

Trigona spinipes foi o pilhador mais comum encontrado nas flores de Malpighiaceae (Fig. 6), sendo registrada em *B. muricata* (Fig. 6e), *Carolus casei* e *Heteropterys* sp.1, porém, sua atividade de forrageio foi ainda mais intensa em *Diplopteris pubipetala* (Fig. 6f), causando mudanças nas interações com seus polinizadores (Fig. 8a, b). As operárias foram vistas agindo de forma agressiva quando da aproximação de outras espécies, não se intimidando nem mesmo com as maiores abelhas. A coleta era realizada antera por antera, sendo manipulados inclusive os estigmas. Várias vezes foram encontradas flores cujas estruturas reprodutivas tinham sido totalmente destruídas.

Vários estudos apontam *T. spinipes* como “abelhas destruidoras de flores” (e.g. Carvalho, dados não publicados; Rocha *et al.*, 2007; K Demétrio, UFPE, BR, ‘comunicação pessoal’) e até como praga na agricultura (Kerr *et al.*, 1981). Almeida e Laroca (1988) atribuem o fato de sua grande área de distribuição a construção de seus ninhos em locais inacessíveis, à

versatilidade na localização dos ninhos e à capacidade de explorar uma grande variedade de espécies de plantas, tornando-se uma das abelhas mais predominantes em vários locais e ecossistemas (Menezes-Pedro e Camargo, 1991; Silveira *et al.*, 1993; Martins, 1994).

Apis mellifera foi encontrada em *B. muricata*, *Carolus casei* e *Diplopteris pubipetala*, sendo considerada como polinizador eventual devido ao seu comportamento, visto que durante sua atividade de coleta, esta abelha geralmente pousa nas pétalas e manipula as anteras, raspando com as pernas anteriores ou com a mandíbula. Durante o período de estudo, foi verificado um aumento de sua frequência às flores de *Diplopteris pubipetala* (Fig. 8a) que, associado com o aumento da população de *Trigona spinipes*, pode ser a causa da diminuição da frequência dos Centridini em suas flores.

Em 1978, Roubik observou um declínio nas populações dos polinizadores neotropicais três anos após a introdução de abelhas melíferas, sendo comprovado através de estudos sequenciais durante 20 anos na mesma área (Roubik, 1996) e também no Panamá (Roubik, 2000).

Embora os Centridini também utilizem tais espécies de Malpighiaceae como fonte de pólen, estes diferenciam-se de *A. mellifera* em relação ao seu comportamento. Freitas e Paxton (1998), analisando flores de *Anacardium occidentale*, onde tanto *A. mellifera* quanto *Centris tarsata* removiam aproximadamente a mesma quantidade de pólen, eles verificaram que proporção de grãos depositados no estigma floral pelo polinizador nativo era bastante superior. Gross e Mackay (1998) ressaltam ainda que operárias de *A. mellifera* foram vistas coletando pólen na superfície estigmática de *Melastoma affine* e que, quando a última visita era realizada por esta abelha, o número de sementes formadas por fruto era significativamente inferior. Nadia *et al.* (2007) e Bezerra *et al.* (dados não publicados) mencionam a diminuição da frequência dos polinizadores autóctones em decorrência da atividade de *A. mellifera*, afetando negativamente as interações planta-polinizador.

Os resultados encontrados neste estudo ressaltam a forte interação existente entre as flores de Malpighiaceae e os Centridini, estando os caracteres morfológicos e suas adaptações diretamente relacionados com a síndrome de flores de óleo, cujos benefícios são representados pela reprodução das espécies de Malpighiaceae e pelo equilíbrio ecológico de seus polinizadores, o que beneficia indiretamente, um grande número de espécies vegetais ocorrentes no ecossistema ao qual estão inseridas.

AGRADECIMENTOS

A primeira autora agradece ao Dr. Emerson Rocha (UESC), à MSc. Tarcila Nadia e à bióloga Kelaine Demétrio (UFPE) pela obtenção de algumas das fotografias apresentadas neste estudo, ao Biólogo Gabriel Mendes, pelas ilustrações e ao IBAMA, pela permissão concedida para pesquisa no PARNA Catimbau. Às Dras. Rita Pereira (IPA-PE) e Maria Cândida Mamede (IBOT-SP), pela identificação das espécies vegetais e ao Dr. Fernando Zanela (UFCEG) pela identificação das espécies de abelhas. As autoras agradecem ainda à CAPES, pela bolsa de doutorado concedida a E. Bezerra e ao CNPq, pela bolsa de Produtividade em Pesquisa concedida a I. C. Machado.

LITERATURA CITADA

- Aguiar CML, Almeida GF. 2002. Atividade diária de coleta de óleo por espécies de *Centris* (Hymenoptera: Apidae) em *Mcvaughia bahiana* W.R. Anderson (Malpighiaceae) na caatinga. *Acta Biologica Leopoldensia* 24:131-140.
- Aguiar CML, Martins CF. 1997. Abundância relativa, diversidade e fenologia de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) na Caatinga, São João do Cariri, Paraíba, Brasil. *Iheringia* 83:151-163.
- Aguiar CML, Zanella FCV, Martins CF, Carvalho CAL. 2003. Plantas visitadas por *Centris* spp. (Hymenoptera: Apidae) na Caatinga para obtenção de recursos florais. *Neotropical Entomology* 32:247-259.
- Albuquerque PMC, Mendonça JAC. 1996. Anthophoridae (Hymenoptera: Apoidea) e flora associada em uma formação de cerrado no município de Barreirinhas, MA, Brasil. *Acta Amazonica* 26:45-54.
- Albuquerque PMC, Rêgo MMC. 1989. Fenologia das abelhas visitantes de murici (*Byrsonima crassifolia*, Malpighiaceae). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Zoológica* 5:163-178.
- Almeida MC, Laroca S. 1988. *Trigona spinipes* (Apidae, Meliponinae): taxonomia, bionomia e relações tróficas em áreas restritas. *Acta Biologica Paranaense* 17:67-108.
- Anderson WR. 1979. Floral conservatism in Neotropical Malpighiaceae. *Biotropica* 11:219-223.
- Anderson WR. 1990. The origin of the Malpighiaceae – the evidence from morphology. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 64:219-224.

- Andrade KVSA, Rodal MJN, Lucena MFA, Gomes APS. 2004. Composição florística de um trecho do Parque Nacional do Catimbau, Buíque, Pernambuco – Brasil. *Hoehnea* 31:337-348.
- Alves dos Santos I, Machado IC, Gaglianone MC. 2007. Historia natural das abelhas coletoras de óleo. *Oecologia Brasiliensis versão eletrônica*, <http://www.oecologia.biologia.ufrj.br/index.php/oecologiabrasiliensis/index>.
- Barros MAG. 1992. Fenologia da floração, estratégias reprodutivas e polinização de espécies simpátricas do gênero *Byrsonima* Rich (Malpighiaceae). *Revista Brasileira de Biologia* 52:343-353.
- Bezerra ELS. 2004. *Polinização e fenologia reprodutiva de Byrsonima garneriana Juss. e Stigmaphyllon paralias Juss. (Malpighiaceae) em área de caatinga/Nordeste do Brasil*. MsC Thesis, Universidade Federal de Pernambuco, Brasil.
- Buchmann SL, Jones CE, Colin LJ. 1977. Vibratile pollination of *Solanum douglasii* and *Solanum xantii* (Solanaceae) in Southern California. *The Wasman Journal Biology* 35:1-25.
- Buchmann SL 1983. Buzz pollination in Angiosperms. In: Jones CE, Little RJ, eds. *Handbook of experimental pollination biology*. Scientific and Academic Editions: New York, 73-113.
- Buchmann SL. 1985. Bees use vibration to aid collection from non-porocidal flowers. *Journal of the Kansas Entomological Society* 58:517-525.
- Buchmann SL. 1987. The ecology of oil flowers and their bees. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:343-369.
- Carvalho PD, Borba EL, Lucchese AM. 2005. Variação no número de glândulas e produção de óleo em flores de *Stigmaphyllon paralias* A. Juss. (Malpighiaceae). *Acta Botanica Brasilica* 19:209-214.
- Costa CBN, Costa JAS, Ramalho M. 2006. Biologia reprodutiva de espécies simpátricas de Malpighiaceae em dunas costeiras da Bahia, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 29:103-114.
- Dafni A, Kevan PG, Husband BC. 2005. *Practical pollination biology*. Cambridge: Enviroquest Ltd.
- Davis CC. 2002. *Madagasikaria* (Malpighiaceae): a new genus from Madagascar with implications for floral evolution in Malpighiaceae. *American Journal of Botany* 89:699-706.

- Davis CC, Bell CD, Mathews S, Donoghue MJ. 2002. Laurasian migration explains Gondwanan disjunctions: evidence from Malpighiaceae. *Evolution* 99:6833-6837.
- Davis CC, Fritsch PW, Bell CD, Mathews S. 2004. High-latitude tertiary migrations of an exclusively tropical clade: evidence from Malpighiaceae. *International Journal of Plant Sciences* 165:107-129.
- Faegri K, Pijl, L. 1979. *The principles of pollination ecology*. 3^a ed. Pergamon Press, Oxford.
- Figueirêdo LS, Rodal MJN, Melo AL 2000. Florística e fitossociologia de uma área de vegetação arbustiva caducifolia espinhosa no Município de Buíque – Pernambuco. *Naturalia* 25:205-224.
- Frankie GW, Haber WA, Opler PA., Bawa KS. 1983. Characteristics and organization of large bee pollination systems in the Costa Rican dry forest. In: Jones CE, Little RJ, eds. *Handbook of experimental pollination biology*. Scientific and Academic Editions: New York, 411-447.
- Freitas BM, Paxton RJ. 1998. A comparison of two pollinators: *Apis mellifera* and an indigenous bee *Centris tarsata* on cashew *Anacardium occidentale* in its native range of NE Brazil. *Journal of Applied Ecology* 35:109-121.
- Freitas BM, Alves JE, Brandão GF, Araújo ZB. 1999. Pollination requirements of West Indian cherry (*Malpighia emarginata*) and its putative pollinators, *Centris* bees, in NE Brazil. *Journal of Agricultural Science* 133:303-311.
- Gaglianone MC. 2000. Interações de *Epicharis* (Apidae, Centridini) e flores de Malpighiaceae em um ecossistema de Cerrado. *Anais do IV Encontro sobre Abelhas. Ribeirão Preto-SP*, p.246-252.
- Gaglianone MC. 2003. Abelhas da tribo Centridini na estação Ecológica de Jataí (Luiz Antônio, SP): composição de espécies e interações com flores de Malpighiaceae. In: Melo GAR, Alves dos Santos I, eds. *Apoidea Neotropica*. UNESCO, 279-284.
- Gomes APS. 1999. *Florística e fitossociologia da vegetação arbustiva subcaducifólia no município de Buíque-PE*. MsC Thesis, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Brasil.
- Gori DF. 1983. Post-pollination phenomena and adaptative floral changes. In: Jones CE, Little RJ, eds. *Handbook of experimental pollination biology*. Scientific and Academic Editions: New York, 31-49.
- Gottsberger, G. 1986. Some pollination strategies in Neotropical Savannas and Forest. *Plant Systematics and Evolution* 152:29-45.

- Gottsberger G, Camargo JMF, Silbaber-Gottsberger I. 1988. A bee-pollinated tropical community: the beach dune vegetation of Ilha de São Luís, Maranhão, Brazil. *Bot. Jahrb. Syst.* 109:469-500.
- Gross CL, Mackay D. 1998. Honeybees reduce fitness in the pioneer shrub *Melastoma affine* (Melastomataceae). *Biological Conservation* 86:169-178.
- Jesson LK, Barret SCH. 2002. Solving the puzzle of mirror-image flowers. *Nature* 417:707.
- Jesson LK, Barret SCH. 2003. The comparative biology of mirror-image flowers. *International Journal of Plant Science* 164:237-249.
- Johnson SD, Seiner KE. 2000. Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Tree* 15:140-143.
- Kerr WE, Blum M, Fales HM. 1981. Communication of food between workers of *Trigona* (*Trigona*) *spinipes*. *Revista Brasileira de Biologia* 41:619-623.
- Lemos JR, Rodal MJN. 2002. Fitossociologia do componente lenhoso de um trecho da vegetação de caatinga no Parque Nacional Serra da Capivara, Piauí, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 16:23-42.
- Lobreau-Callen D. 1983. Insects pollinisateurs et pollen des fleurs à élaïophores. *Bull. Mus. Natn, Hist. Nat.* 4(5) B, *Adansonia* 2:205-212.
- Lobreau-Callen D. 1989. Les Malpighiaceae et leurs pollinisateurs. Coadaptation ou coévolution. *Bull. Mus. Natn. Histoire Naturelle* 4 B *Adansonia* 1:79-94.
- Machado IC. 2002. Flores de óleo e abelhas coletoras de óleo floral: conceitos, distribuição e revisão. *Anais do V Encontro Sobre Abelhas. Ribeirão Preto- São Paulo*, p 129-135.
- Machado IC. 2004. Oil-collecting bees and related plants: a review of the studies in the last twenty years and case histories of plants occurring in NE Brazil. In: Freitas BM, Pereira JOP,orgs. *Solitary bees: Conservation, rearing and management for pollination*. 1ª ed. Fortaleza: Imprensa Universitária da Universidade Federal do Ceará, 255-280.
- Martin HA. 2002. History of the family malpighiaceae in Australia and its biogeographic implications: evidence from pollen. *Australian Journal of Botany* 50:171-182.
- Martins CF. 1994. Comunidade de abelhas (Hym., Apoidea) da Caatinga e do Cerrado com elementos de Campo Rupestre do Estado da Bahia, Brasil. *Revista Nordestina de Biologia* 9:225-257.
- McDade L, Kinsman S. 1980. The impact of floral parasitism in two neotropical hummingbird pollinated plant species. *Evolution* 34:944-958.

- Menezes-Pedro SR, Camargo JMF. 1991. Interactions on floral resources between the Africanized honey bee *Apis mellifera* L. and the native bee community (Hymenoptera: Apoidea) in a natural “cerrado” ecosystem in southeast Brazil. *Apidologie* 22:397-415.
- Michener, C.D. 2000. *The bees of the world*. Baltimore, London: The John Hopkins University Press.
- Nadia TCL, Machado IC, Lopes AV. 2007. Fenologia reprodutiva e sistema de polinização de *Ziziphus joazeiro* Mart. (Rhamnaceae): atuação de *Apis mellifera* e de visitantes florais autóctones como polinizadores. *Acta Botanica Brasilica* 27:prelo.
- Neff JL, Simpson BB. 1981. Oil-collecting structures in the Anthophoridae (Hymenoptera): Morphology, function and use in systematics. *Journal of the Kansas Entomological Society* 54:95-123.
- Primack RB. 1985. Longevity of individual flowers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16:15-35.
- Ramalho M, Silva M. 2002. Relação Centridini-flora oleífera: influência sobre a diversidade em uma comunidade tropical. *Anais do V Encontro Sobre Abelhas. Ribeirão Preto-São Paulo*, 122-128.
- Ramirez N, Berry MMC. 1995. Espécies de Anthophoridae (Hymenoptera, Apoidea) e sua associação com flores, numa área restrita da ilha de São Luis, MA, Brasil. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, série Zoológica* 11:105-124.
- Rêgo MMC, Albuquerque PMC. 1989. Comportamento das abelhas visitantes de murici, *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth, Malpighiaceae. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Zoológica* 5:179-193.
- Robinson, I. 1924. Die farbungsreaktion der narbe, stigmatochromie, als morpho-biologische blütenuntersuchungs methode. *Sitzungsberichten akademie der Wissenschaften Wien, math-nat., Abteilung I, Band* 133:180-213.
- Rocha EA, Machado IC, Zappi DC. 2007. Floral biology of *Pilosocereus tuberculatus* (Werderm.) Byles & Rowley: a bat pollinated cactus endemic from the “Caatinga” in northeastern Brazil. *Bradleya* 25:129-144.
- Rodal MJN, Andrade KVA, Sales MF, Gomes APS. 1998. Fitossociologia do componente lenhoso de um refúgio vegetal no município de Buíque, Pernambuco. *Revista Brasileira de Biologia* 58:517-526.
- Roubik DW. 1978. Competitive interactions between Neotropical pollinators and Africanized honey bees. *Science* 201:1030-1032.

- Roubik DW. 1996. African honey bees as exotic pollinators in French Guiana. In: Matheson A, Buchmann SL, Toole CO, Westrich P, Williams IH, eds. *The conservation of bees*. Academic Press. London, 163-172.
- Roubik DW. 2000. Pollination system stability in Tropical America. *Conservation Biology* 14:1235-1236.
- Sazima M, Sazima I. 1989. Oil-gathering bees visit flowers of eglandular morphs of the oil-producing Malpighiaceae. *Botanica Acta* 102:106-111.
- Schlindwein C. 2000. A importância de abelhas especializadas na polinização de plantas nativas e conservação do meio ambiente. *Anais do IV Encontro Sobre Abelhas. Ribeirão Preto-São Paulo*, 131-141.
- Schlindwein C. 2004. Are oligolectic bees always the most effective pollinators? In: Freitas BM, Pereira JOP, eds. *Solitary bees – conservation, rearing and management for pollination*. Fortaleza, Ceará. Imprensa Universitária UFC, 231-240.
- Sigrist MR, Sazima M. 2004. Pollination and reproductive biology of twelve species of neotropical Malpighiaceae: Stigma morphology and its implications for the breeding systems. *Annals of Botany* 94:33-41.
- Silveira FA, Rocha LB, Cure JR, Oliveira, MJF. 1993. Abelhas silvestres (Hymenoptera, Apoidea) da Zona da Mata de Minas Gerais II. Diversidade, abundância e fontes de alimento em uma pastagem abandonada em Ponte Nova. *Revista Brasileira de Entomologia* 37:595-610.
- Simpson BB, Neff JL. 1981. Floral rewards: alternatives to pollen and nectar. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68:301-322.
- Sociedade Nordestina de Ecologia (SNE) 2002. *Projeto técnico para criação do Parque Nacional do Catimbau/PE. Versão final*.
- SUDENE 1990. *Dados pluviométricos mensais do Nordeste. Recife, Pernambuco*.
- Taylor DW, Crepet WL. 1987. Fossil floral evidence of Malpighiaceae and an early plant-pollinator relationship. *American Journal of Botany* 74:274-286.
- Teixeira LAG, Machado IC. 2000. Sistemas de polinização e reprodução de *Byrsonima sericea* DC (Malpighiaceae). *Acta Botanica Brasilica* 14:347-357.
- van Doorn WG. 1997. Effects of pollination on floral attraction and longevity. *Journal of Experimental Botany* 48:1615-1622.
- Vinson SB, Williams HJ, Frankie GW, Shrum G. 1997. Floral lipid chemistry of *Byrsonima crassifolia* (Malpighiaceae) and a use of floral lipids by *Centris* bees (Hymenoptera: Apidae). *Biotropica* 29:76-83.

- Vogel S. 1974. Ölblumen und ölsammelnde Bienen. *Tropische und Subtropische Pflanzenwelt* 7:285-547.
- Vogel S. 1990. History of the Malpighiaceae in the light of the pollination ecology. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 55:130-142.
- Vogel S, Machado IC. 1991. Pollination of four sympatric species of *Angelonia* (Scrophulariaceae) by oil-collecting bees in NE. Brazil. *Plant Systematics and Evolution* 178:153-178.
- Weiss MR. 1995. Floral color change: a widespread functional convergence. *American Journal of Botany* 82:167-185.

Tabela 1. Caracteres morfológicos florais das espécies de Malpighiaceae analisadas no PARNA Catimbau, NE/BR. * indica mudança de coloração durante a antese floral, ** indica ocorrência de variação numérica ou morfológica dos elaióforos.

Espécies	Hábito	Tipo de inflorescência	Nº de flores/inflor.	Coloração	Diâmetro (mm)	Nº/tamanho dos elaióforos (mm)
<i>Banisteriopsis muricata</i> (Cav.) Cuatrec.	Liana	Panícula	21	Rósea*	175	8/3
<i>B. pubipetala</i> (A. Juss.) Cuatrec.	Liana	Cacho de umbela	12	Amar. claro	9	8/1
<i>B. stellaris</i> (Griseb.) B. Gates	Liana	Cacho de umbela	18	Alva*	165	8/3, 2, 1**
<i>Heteropterys</i> sp.2	Arbusto	Cacho de corimbo	18	Amarelo	1,34	8/1, 5**
<i>Carolus casei</i> (W.R.Anderson) W.R.Anderson	Subarbusto	Cacho de corimbo	16	Amarelo	125	8/3
<i>Diplopteris pubipetala</i> (A.Juss.) W.R.Anderson & C.C.Davis	Arvoreta	Panícula	24	Amar. gema	185	8**/2**
<i>Banisteriopsis schizoptera</i> (A.Juss.) B.Gates	Liana	Cacho	9	Amarelo alaranjado	22	8/2**
<i>Janusia anisandra</i> (A.Juss.) Griseb.	Liana	Cacho	12	Alaranjado	195	8/2
<i>Heteropterys</i> sp.1	Arvoreta	Cacho	12	Amarelo	166	8**/1, 5
<i>Stigmaphyllon auriculatum</i> A. Juss.	Liana	Dicásio de umbela	12	Amarelo gema	25	8/2**
<i>Stigmaphyllon ciliatum</i> A. Juss.	Liana	Dicásio de umbela	18	Amarelo limão	335	8/2

Tabela 3. Visitantes florais das espécies de flores de óleo analisadas no Parque Nacional do Catimbau (*sensu* Michener 2000). CCR=CCaatinga com elementos de Campo Rupestre; CEC=Caatinga com elementos de Cerrado; CACE=Caatinga arbustiva caducifolia espinhosa. Recurso procurado: P=pólen, O=óleo. Categoria: PO=polinizador, PE=polinizador eventual, PI=pilhador. Frequência: MF=muito frequente, F= frequente, PF=pouco frequente. *Abelhas pequenas, **abelhas grandes (*sensu* Frankie *et al.*, 1983).

Visitantes florais	Espécies visitadas	Local de captura	Recurso coletado	Categoria	Frequência
APIDAE					
Apini					
<i>Apis mellifera</i> * Linnaeus, 1758	<i>Bm, Cc, Dp</i>	CEC	P	PE	F
Centridini					
<i>Centris (Centris) aenea</i> ** Lep., 1841	<i>Bm, Bp, Bs, Bsc, Dp, Cc, Ja, H1, H2, Sa, Sc</i>	CCR, CEC, CACE	O/P	PO	MF
<i>C. (C.) caxiense</i> ** Ducke, 1907	<i>Bm, Bp, Bs, Bsc, Cc, Dp, H1, H2, Sa</i>	CCR, CEC	O/P	PO	MF
<i>C. (C.) flavifrons</i> ** Fabricius, 1775	<i>Bm, Bp, Bsc, H2, H1, Sa, Sc</i>	CEC	O	PO	F
<i>C. (Hemisiella) tarsata</i> * (Smith, 1874)	<i>Bm, Bp, Bs, H2, Dp, Bsc, Ja, H1</i>	CEC, CACE	O/P	PO	F
<i>C. (Hemisiella) trigonoides</i> ** (Lepeletier, 1841)	<i>Bm, H2, Bsc, H1</i>	CCR, CEC	O/P	PO	F
<i>C. (Melacentris) obsoleta</i> **	<i>Bm</i>	CEC	O	PO	F
<i>C. (Paremsia) fuscata</i> ** Lepeletier, 1841	<i>Bm, Bp, Bs, H2, Dp, Bsc, Cc, Ja, H1, Sa, Sc</i>	CCR, CEC	O/P	PO	MF
<i>Centris</i> sp.1**	<i>Bm</i>	CEC	O	PO	F
<i>Centris</i> sp.2**	<i>Bm</i>	CEC	O	PO	F
<i>Centris</i> sp.3**	<i>Bm</i>	CEC	O	PO	PF
<i>Epicharis</i> sp.1**	<i>Bm</i>	CEC	O	PO	MF
<i>Epicharis</i> sp.2**	<i>Bm</i>	CEC	O	PO	F
Meliponini					
<i>Trigona spinipes</i> * (Fabricius, 1793)	<i>Bm, Bs, Bsc, Dp, Ba, H1</i>	CCR, CEC, CACE	P	PI	MF

Xylocopini					
<i>Xylocopa (Neoxylocopa) grisescens</i> ** Lepeletier, 1841	<i>Bm</i>	CEC	P	PE	PF
<i>Xylocopa</i> sp.**	<i>Bm, H1</i>	CCR, CEC	P	PO	F
<i>Bm</i> = <i>Banisteriopsis muricata</i> , <i>Bp</i> = <i>B. pubipetala</i> , <i>Bs</i> = <i>B. stellaris</i> , <i>H2</i> = <i>Heteropterys</i> sp.2, <i>Cc</i> = <i>Carolus casei</i> , <i>Dp</i> = <i>Diplopteris pubipetala</i> , <i>Bsc</i> = <i>Banisteriopsis schizoptera</i> , <i>Ja</i> = <i>Janusia anisandra</i> , <i>H1</i> = <i>Heteropterys</i> sp.1, <i>Sa</i> = <i>Stigmaphyllon auriculatum</i> , <i>Sc</i> = <i>S. ciliatum</i>					

Lista de Figuras

- Figura 1. Esquema floral de Malpighiaceae, indicando o posicionamento dos verticilos e a numeração utilizada neste trabalho para indicação das sépalas.
- Figura 2. Espécies de Malpighiaceae representando os dois níveis de intensidade de floração e os tipos de arranjo das inflorescências. A) indivíduo de *Heteropterys* sp.2, apresentando floração intensa, e em B) *Stigmaphyllon auriculatum*, com floração moderada, C) detalhe da inflorescência racemosa de *Diplopteris pubipetala*, D) arranjo em dicásio encontrado em *Stigmaphyllon ciliatum*.
- Figura 3. Flores de algumas espécies analisadas no PARNA Catimbau. A) *Banisteriopsis pubipetala*, B) *Janusia anisandra*, C) *Diplopteris pubipetala*, D) *Stigmaphyllon ciliatum*, E) *Heteropterys* sp.2, F) *Carolus casei*, G) flor de *Banisteriopsis muricata* recém aberta e em H) no final da antese, I) *B. stellaris*, com coloração diferenciada na pétala estandarte, J) flor de *Diplopteris pubipetala*, evidenciando gotas de óleo acumuladas sobre os elaióforos, K) ausência do par de glândulas localizadas na sépala oposta à pétala estandarte registrada em *Stigmaphyllon auriculatum* e em L) redução de até dois pares em registrado em *Diplopteris pubipetala*.
- Figura 4. Caracterização dos elaióforos encontrados em algumas espécies. A) padrão homogêneo observado em *Heteropterys* sp.1 e variações morfológicas das glândulas encontradas em *Carolus casei* (B) e *Banisteriopsis stellaris* (C).
- Figura 5. Esquema ilustrando os arranjos dos verticilos reprodutivos encontrados nas espécies de Malpighiaceae analisadas. Partes das pétalas foram removidas para evidenciar o gineceu e o androceu. A) flor de *S. ciliatum*, apresentando arranjo em Y, B) arranjo linear, ocorrendo em *B. pubipetala*, C) arranjo lateral, encontrado exclusivamente nas flores de *J. anisandra* (escala de 5 mm para Fig. A e B e 10 mm para Fig. C).
- Figura 6. Visitantes florais. A) *Centris aenea* em flor de *B. pubipetala*, B) *C. fuscata* em visita às flores de *Diplopteris pubipetala*, C) *C. obsoleta*, um dos principais polinizadores de *B. muricata*, D) *C. caxiensis* coletando óleo em *Diplopteris pubipetala*, E e F) *T. spinipes*, pilhando pólen nas flores de *Diplopteris pubipetala* e *B. muricata*, respectivamente.
- Figura 7. Freqüência de visitas registrada em A) *Banisteriopsis muricata*, B) *Carolus casei*, C) *Heteropterys* sp.1, D) *Heteropterys* sp.2.

Figura 8. Freqüência de visitas registrada em A) *Diplopteris pubipetala*, apresentando alta freqüência das espécies de *Centris*, e em B), dois anos depois, sendo observado intensa atividade de *T. spinipes* e *A. mellifera*, C) freqüência de *B. stellaris*, D) *B. pubipetala*.

Figura 9. Freqüência de visitas registrada em populações de A) *Janusia anisandra*, B) *Stigmaphyllon auriculatum*, C) *S. ciliatum* e em D) *Banisteriopsis schizoptera*.

Pétala estandarte

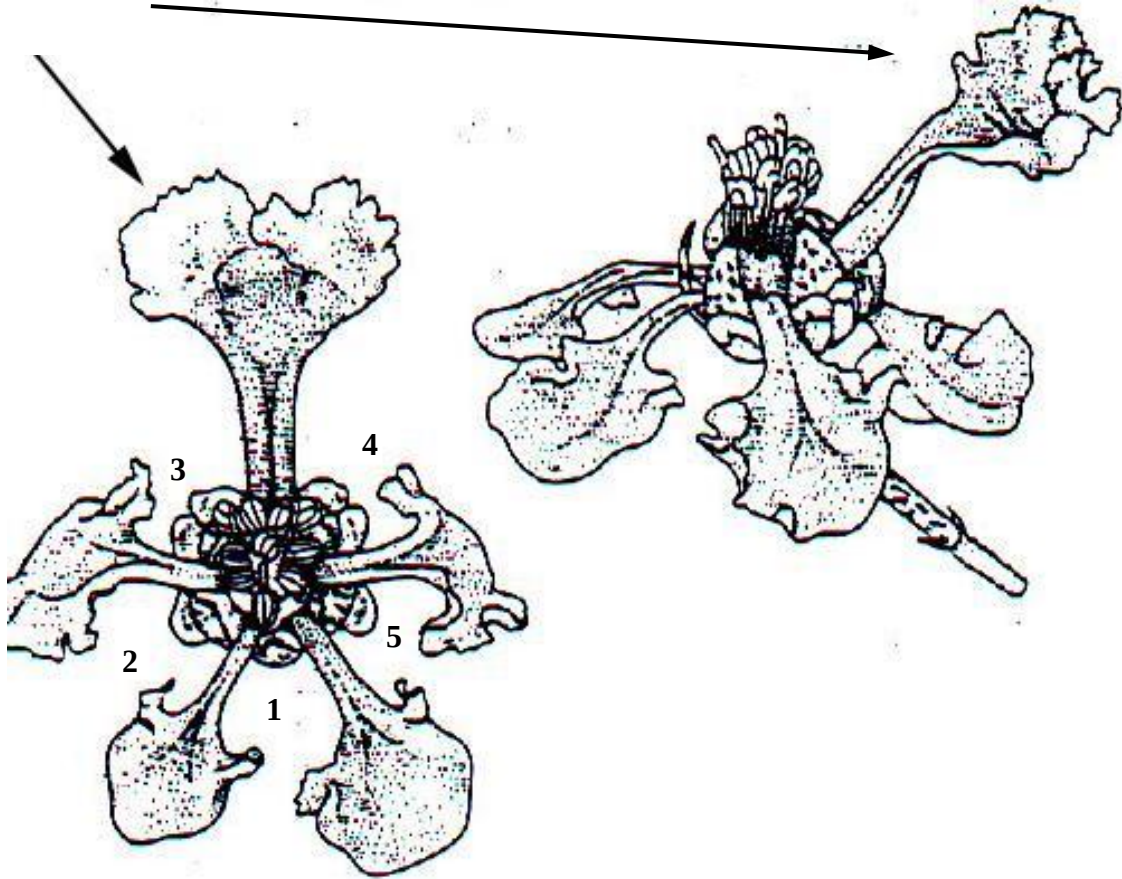


Figura 1



Figura 2



Figura 3

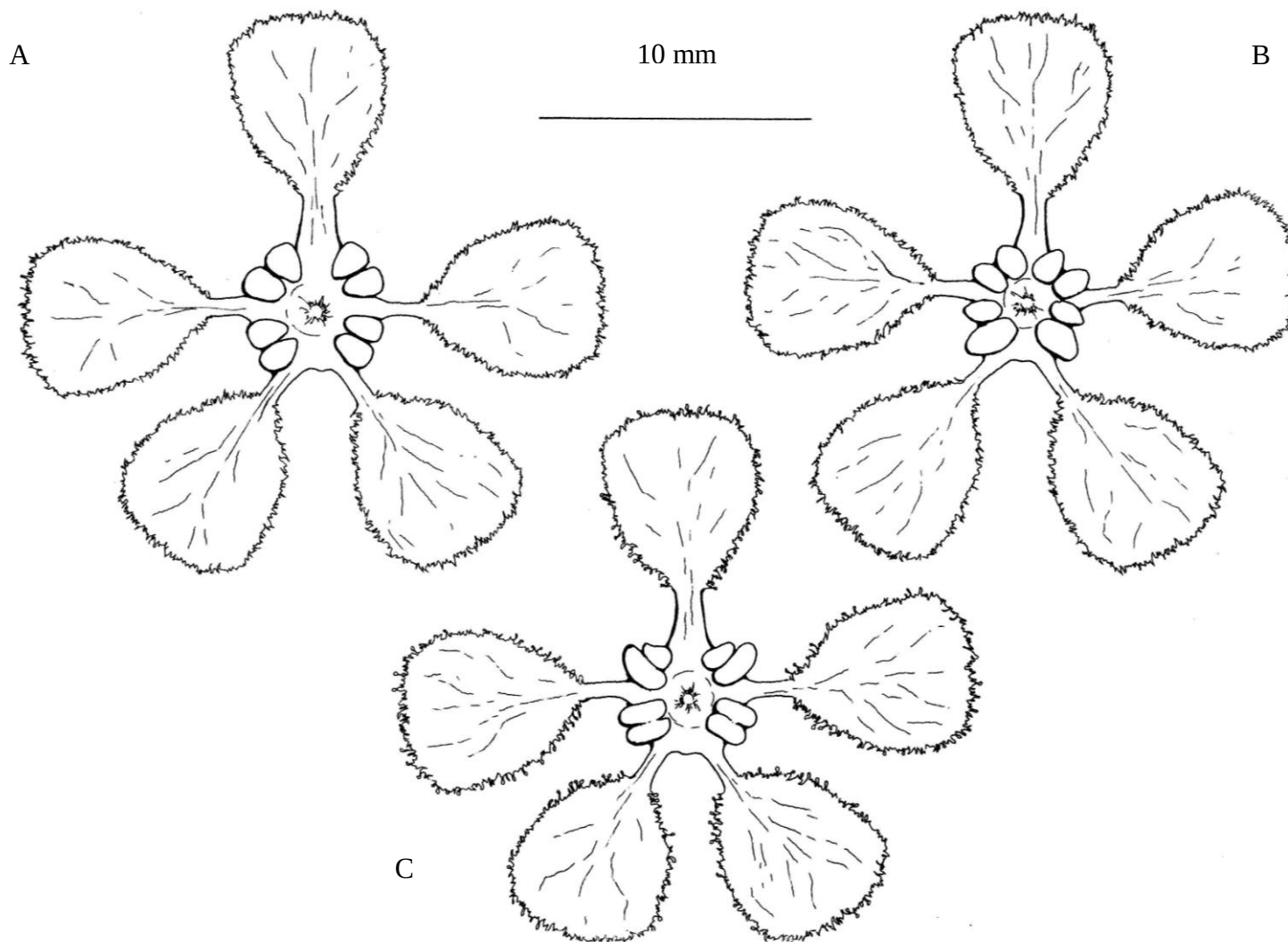


Figura 4

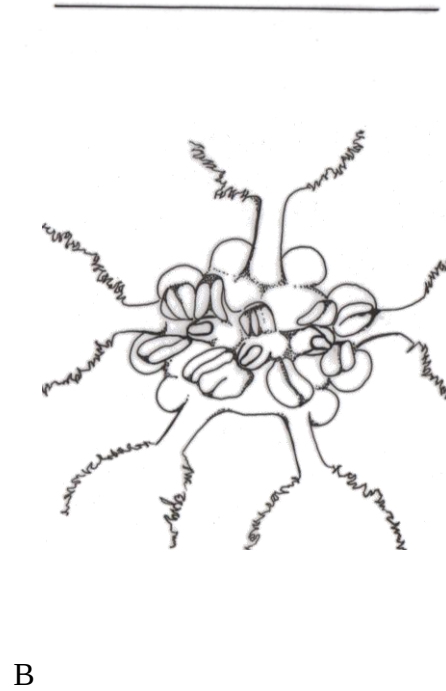
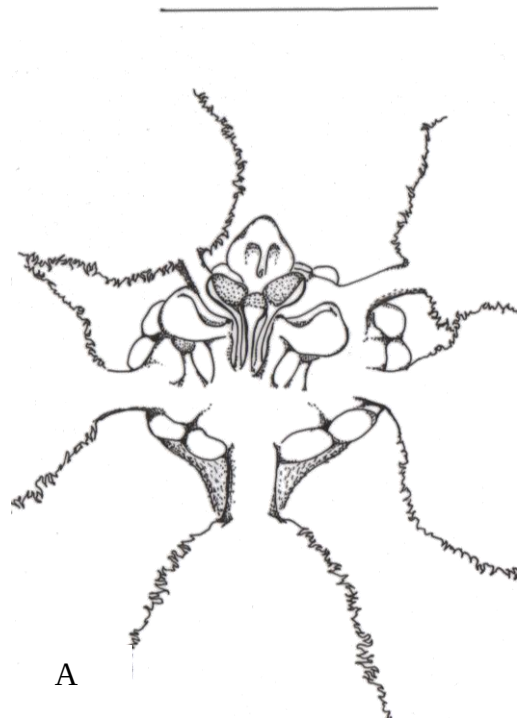


Figura 5

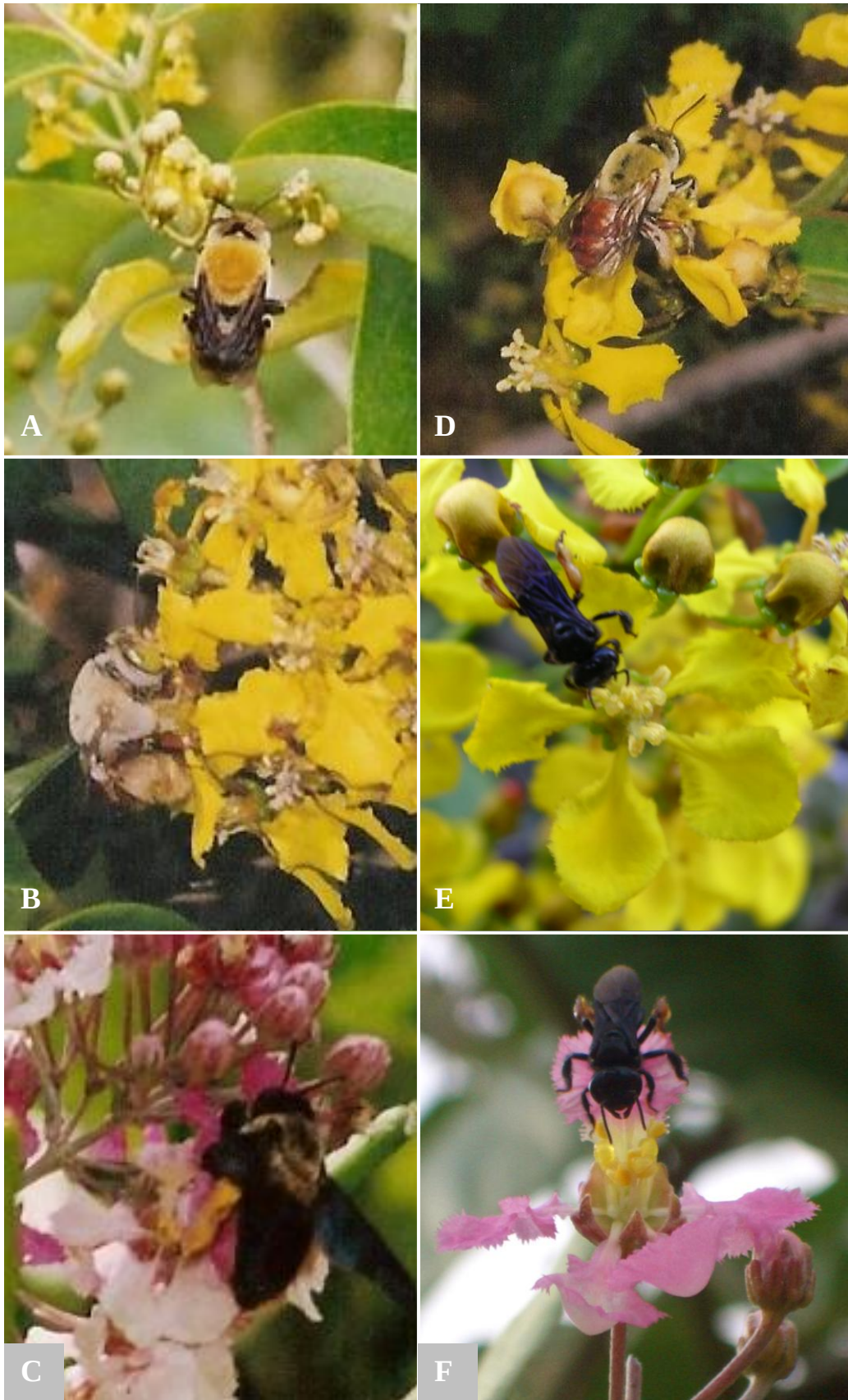


Figura 6

□ *C. aenea* ■ *C. caxiensis* ▨ *C. flavifrons* ■ *C. fuscata* □ *C. tarsata*
 ▨ *C. trigonoides* □ *C. obsoleta* ▨ *C. sp1* □ *C. sp 2* ▨ *C. sp 3*
 ▨ *Epicharis sp1* ■ *Epicharis sp2* □ *Xylocopa griseescens* ▨ *Xylocopa sp.* □ *Apis mellifera*

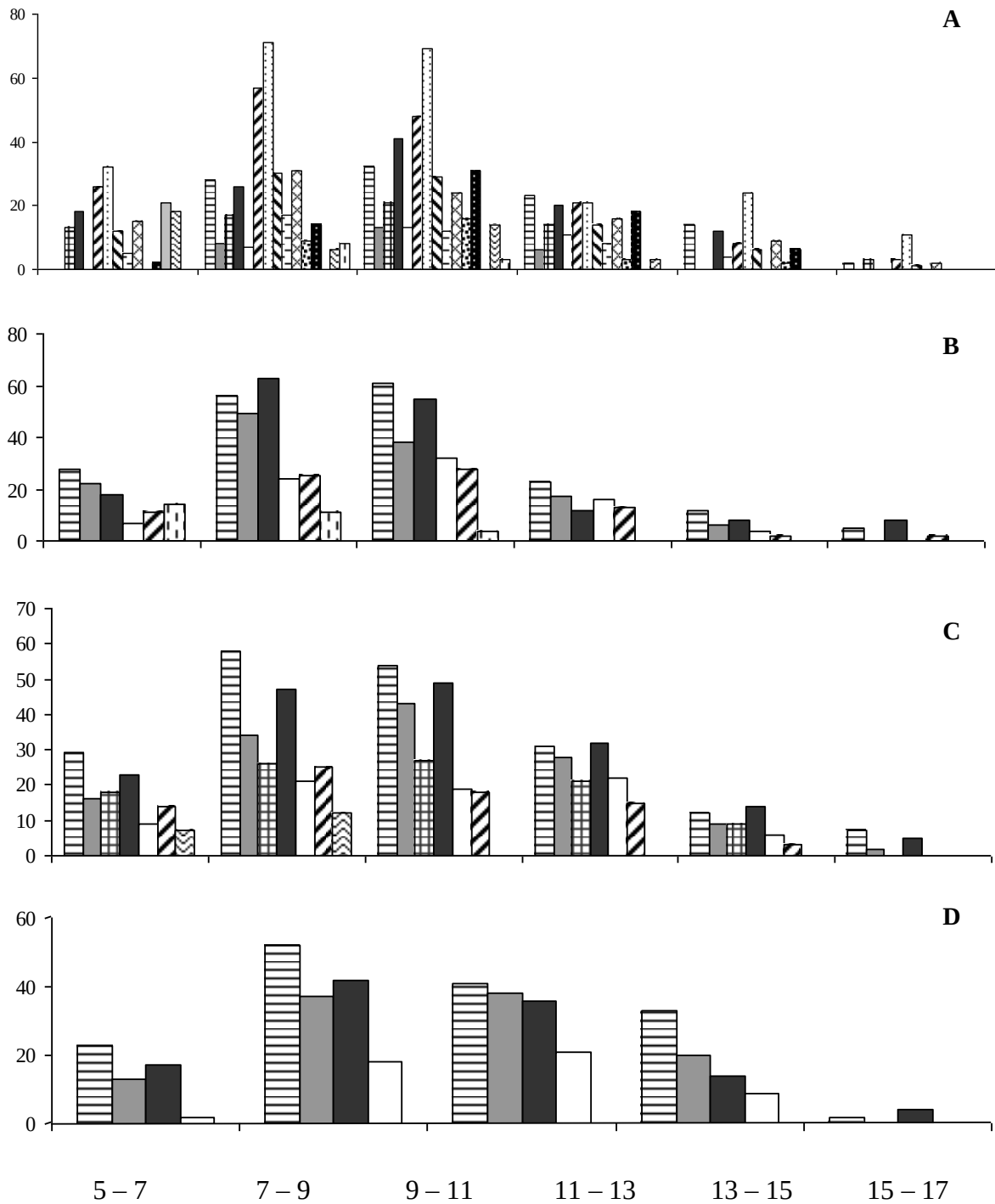


Figura 7

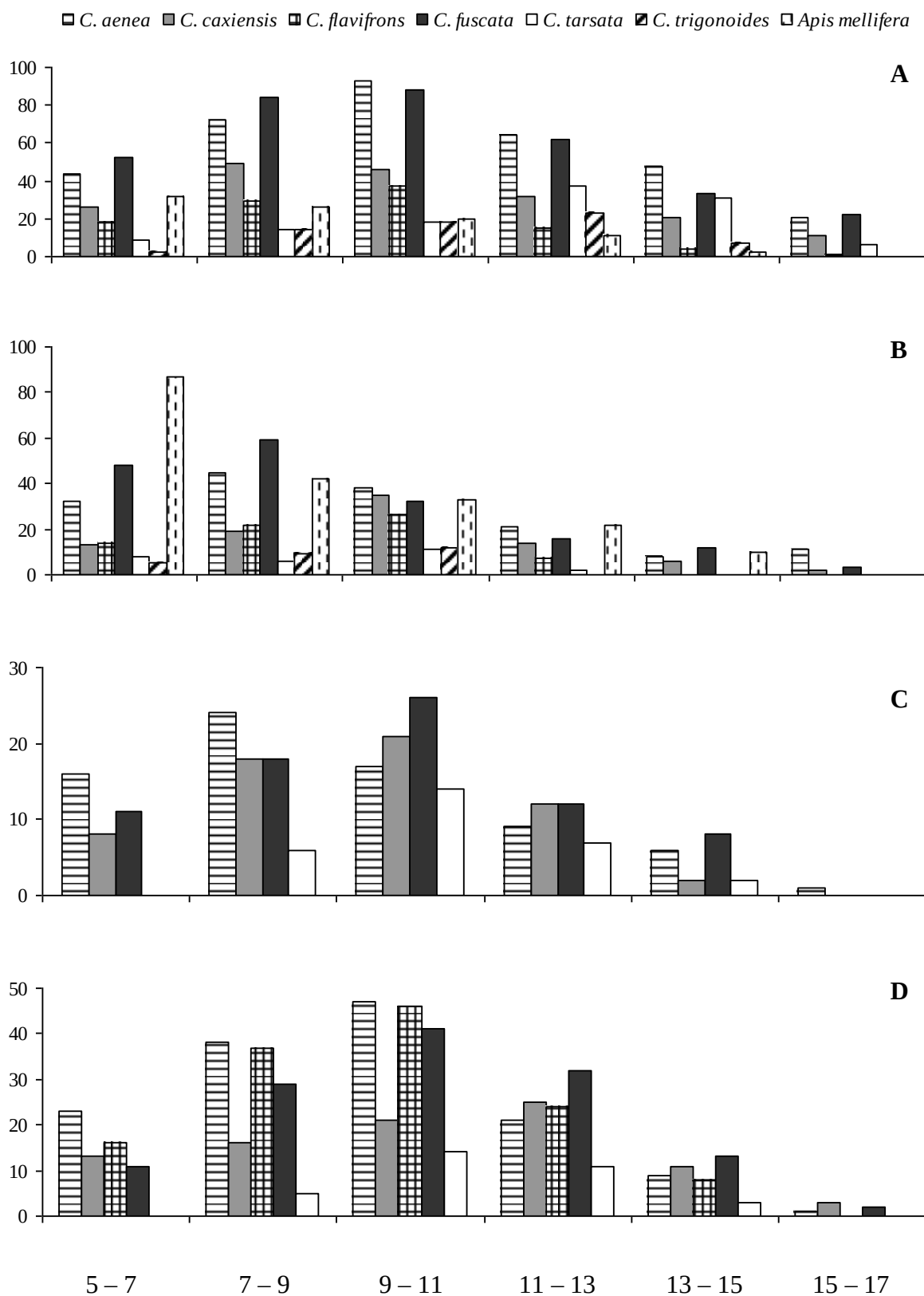


Figura 8

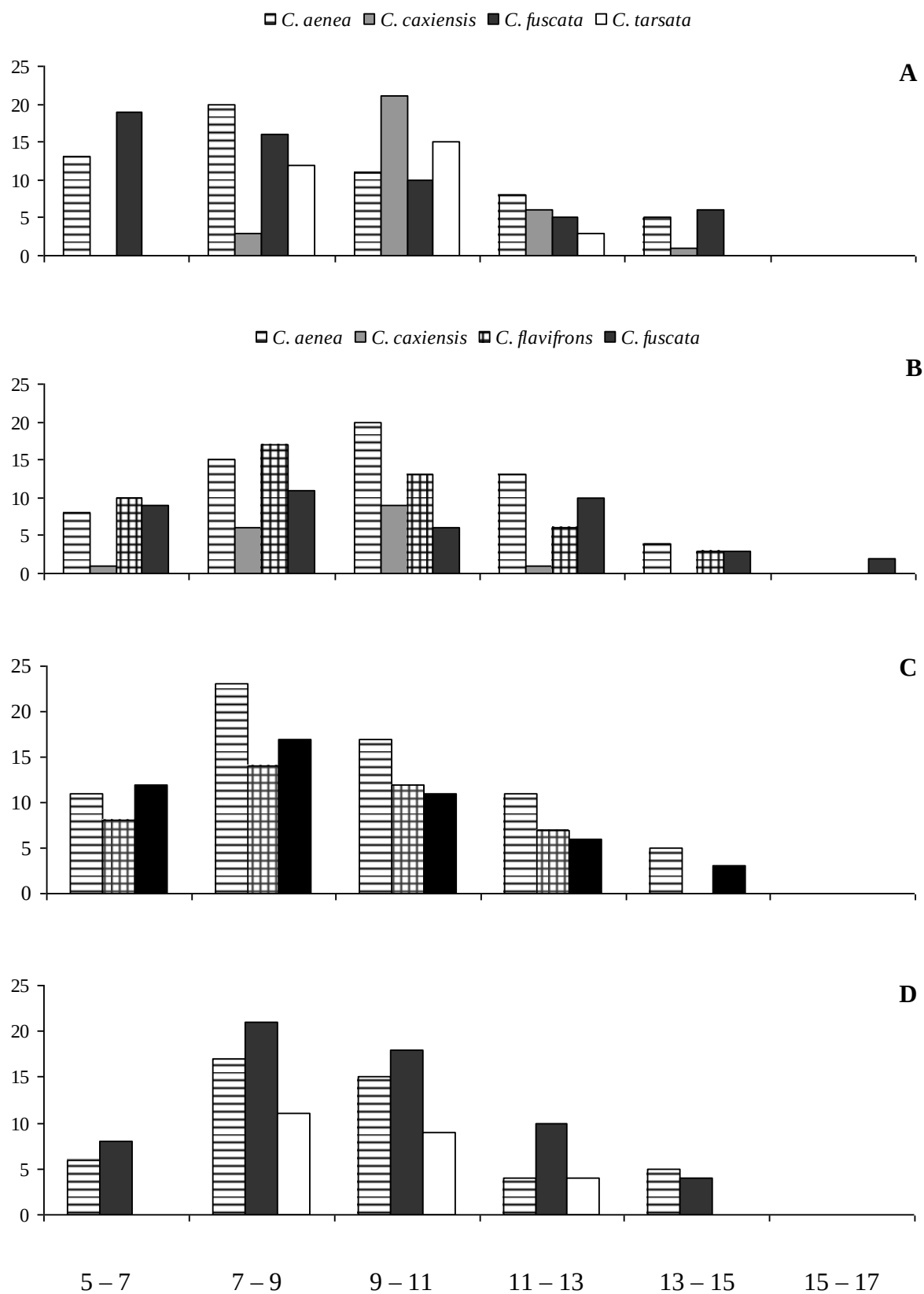


Figura 9

CAPÍTULO 3

UTILIZAÇÃO E PARTILHA DOS RECURSOS FLORAIS DE ESPÉCIES DE MALPIGHIACEAE: CONECTÂNCIA, GRAU DE DEPENDÊNCIA E SIMETRIA DO SISTEMA PLANTA-POLINIZADOR

Manuscrito a ser enviado ao periódico Oikos

**UTILIZAÇÃO E PARTILHA DOS RECURSOS FLORAIS DE ESPÉCIES DE
MALPIGHIACEAE: CONECTÂNCIA, GRAU DE DEPENDÊNCIA E SIMETRIA DO
SISTEMA PLANTA-POLINIZADOR**

Elisangela Bezerra¹ & Isabel Cristina Machado²

¹Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco,
e-mail para correspondência: eli.lucia@ig.com.br

² Departamento de Botânica, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de
Pernambuco. Av Profº Moraes Rêgo, s/nº, Cidade Universitária, 50372-970, Recife-PE, Brasil.

Fax: 55 (81) 2126 8348

Resumo

Na maior parte das relações mutualísticas envolvendo flores melitófilas, as abelhas solitárias constituem o mais importante grupo de polinizadores, em decorrência de suas necessidades alimentares e de estruturas morfofuncionais especializadas desenvolvidas ao longo da história evolutiva com as flores das Angiospermas. As interações entre flores de óleo e abelhas coletoras de óleos florais representam são bastante representativas, especialmente pela família Malpighiaceae e seu histórico de co-evolução difusa com abelhas da tribo Centridini. Visando uma melhor compreensão à respeito da estrutura destas interações, este estudo visa identificar os padrões de interação entre as comunidades de espécies de Malpighiaceae e de seus polinizadores, verificando a interação entre as espécies e sua importância dentro deste sistema mutualístico. Através das observações focais em 13 espécies de Malpighiaceae, foram feitos registros de ocorrência dos Centridini, sendo contabilizado o número de visitas. Através destes dados, foi montada a rede de interações entre planta e polinizador, sendo ainda, calculados a conectância, o índice de importância da assembléia, o grau de dependência entre as espécies e o índice de assincronia. Os resultados revelaram forte conectância nesta rede, sendo reforçado pelos índices de importância encontrados, onde *Banisteriopsis muricata* responde como a espécie de maior contribuição para a manutenção da guilda dos Centridini. O grau de dependência encontrado para as espécies vegetais ressaltou a importância de cinco espécies de abelhas para a guilda de Malpighiaceae, enquanto a análise recíproca resalta a total dependência de seis polinizadores em relação a uma única espécie vegetal. A rede de interação formada pelas flores de óleo e seus polinizadores revelou uma força simétrica, indicando uma busca direcionada das abelhas pelas fontes deste recurso, autenticando sua importância para a manutenção de populações viáveis das mesmas.

Palavras-chave: Rede de interações, Flores de óleo, Centridini, *Banisteriopsis muricata*, padrão aninhado.

Estudos sobre interações planta-polinizador têm contribuído significativamente para o conhecimento dos mecanismos de co-evolução e fluxo gênico entre as populações das espécies vegetais (Jansen 1971, Fensinger 1983, Bawa 1990) mediada por diversos vetores, principalmente animais, tais como insetos, aves e mamíferos (voadores ou não) (Endress 1994, Faegri e Pijl 1979), sendo estes responsáveis pela reprodução de cerca de 98 a 99% das plantas com flores em alguns ecossistemas (Bawa 1990).

Nesta relação mutualística, as abelhas solitárias constituem o mais importante grupo de polinizadores (Bawa et al. 1985, Roubik 1989, Michener 2000), em decorrência de seu hábito alimentar e de estruturas morfofuncionais especializadas desenvolvidas ao longo da história evolutiva com as flores das Angiospermas (Vogel 1974, 1981, Michener 1979, 2000, Neff e Simpson 1981, Roubik 1989, Alves dos Santos et al. 2007).

Abelhas fêmeas da tribo Centridini são consideradas importantes agentes polinizadores, estando intimamente relacionadas com a família Malpighiaceae (Vogel 1974, 1981, 1990, Buchmann 1987, Gaglianone 2000, 2003, Machado 2002, 2004, Sigrist e Sazima 2004, Alves dos Santos et al. 2007) devido a presença de pêlos especializados no basitarso das pernas anteriores e medianas, utilizados na manipulação dos elaióforos epiteliais presentes no cálice das flores (Vogel 1974, 1990, Anderson 1979, 1990, Neff e Simpson 1981, Buchmann 1987, Machado 2002, 2004, Alves dos Santos et al. 2007).

Óleos florais integram a dieta alimentar das larvas de Centridini, sendo as espécies que oferecem este recurso, importantes para a manutenção das populações destas abelhas. A família Malpighiaceae destaca-se neste sistema de polinização em decorrência do número de espécies, da abundância de flores produzidas a cada evento de floração e do volume de óleo secretado pelas flores (Vogel 1974, 1990, Buchmann 1987, Vinson et al. 1997, Machado 2002, 2004, Ramalho e Silva 2002, Alves dos Santos et al. 2007).

As relações entre as flores de óleo e abelhas coletoras de óleos florais são bastante conhecidas, porém, pouco se sabe a respeito da estrutura destas interações, dos graus de conectância e de dependência apresentados pelas interações mutualísticas planta-polinizador. Desta forma, este estudo visa identificar os padrões de interação entre as comunidades de espécies de Malpighiaceae e de seus polinizadores, verificando a interação entre as espécies e sua importância dentro deste sistema mutualístico.

Material e métodos

Área de estudo – este estudo foi desenvolvido no Parque Nacional do Catimbau (8° 24' 00" e 8° 36' 35" S e 37° 09' 30" e 37° 14' 40" W), município de Buíque, distando cerca de 300 km

da capital do Estado de Pernambuco, Nordeste do Brasil (Fig. 1). O Parque situa-se na região semi-árida do país, compreendendo 60,7 km², localizado em áreas sedimentares com vegetação de Caatinga de areia e áreas apresentando mosaicos com elementos de Campo Rupestre e Cerrado.

Procedimento amostral – as observações de campo foram realizadas entre janeiro a dezembro/2003, janeiro a dezembro/2005 e agosto a dezembro/2006, sendo monitorados agrupamentos naturais de treze espécies de Malpighiaceae (Tab.1). Durante o pico de floração da cada espécie, foi registrado o número de visitas das abelhas às flores por quatro dias consecutivos, das 5 h às 17 h, totalizando 1392 h de observação.

Espécimes-testemunho foram coletados com auxílio de potes de vidro e redes entomológicas e preparados conforme as técnicas usuais de conservação a seco, sendo posteriormente enviados a especialistas para identificação (Tab. 1).

Análise de dados – para o estudo dos padrões de interação entre as flores de óleo e as abelhas coletoras dos óleos florais, foi considerada uma “interação” os dados binários, ou seja, o registro ou não de atividade de raspagem dos elaióforos e conseqüente polinização. Para os demais polinizadores, foi considerado o registro ou não de visitas legítimas, onde ambas as estruturas florais reprodutivas (estames e pistilos) são contactadas. Os dados de interação formaram uma matriz (M) de plantas (P) x abelhas (A), cujo tamanho é expresso por $M = P \times A$, onde M indica o número de espécies envolvidas no sistema. Os valores obtidos pelas observações visuais diretas das visitas das abelhas às flores foram empregados na estimativa da conectância (Jordano 1987) e no índice de importância das espécies (Silva et al. 2002).

A conectância (C) do mutualismo representa a fração registrada de todas as interações possíveis de ocorrer na comunidade analisada, sendo expressa pela seguinte fórmula: $C(\%) = I/(P \times A)$, onde I = número de interações registradas, P = número de espécies de plantas e A = número de espécies de abelhas na comunidade analisada.

O índice de importância (I) (sensu Silva et al. 2002) ressalta a contribuição de uma espécie de Malpighiaceae em relação às demais para cada abelha da guilda que coleta seus recursos (óleo e/ou pólen), sendo estimado pela fórmula: $I_p = \sum [(C_{pa}/T_a)/S]$, onde p refere-se à uma espécie de Malpighiaceae da guilda encontrada; a é a espécie de abelha que faz uso da referida espécie vegetal, T é o número total de espécies de Malpighiaceae na comunidade amostrada polinizadas por a ; S é o número total de espécies de abelhas amostradas; $C_{pa} = 1$ se a espécie vegetal p for visitada pela espécie de abelha a ou $C_{pa} = 0$ caso não seja visitada.

Este mesmo índice também foi utilizado para calcular a importância das espécies de abelhas na reprodução da guilda de flores de óleo, sendo $Ia = \sum[(Cap/Tp)/S]$.

Foi agregado ao número de registro de visitas de abelhas para cada espécie de Malpighiaceae o número de interações por espécie, a fim de elaborar a rede de interações planta-polinizador (Bascompte et al. 2003, Jordano et al. 2003), sendo sua ordenação na rede através de valores decrescentes do número de registros. Dados da literatura foram compilados para a construção de matrizes entre as flores de Malpighiaceae e as abelhas coletoras de óleos florais nos diferentes ecossistemas, não se referindo à qualidade das interações, mas ao simples registro (presença) dos eventos de forrageamento.

Baseado em Jordano (1987) e Olesen et al. (2006), foi calculado o valor de dependência das relações Planta x Abelha e Abelha x Planta como medida da força de interação entre as espécies, sendo a Dependência Planta x Abelha (*Dap*) a proporção entre todas as interações de uma espécie *p* com seus visitantes florais e o número de interações da espécie *p* e uma determinada espécie de visitante floral. O inverso é válido para o cálculo da Dependência Abelha x Planta (*Dap*).

Quantificação da assimetria – a “hipótese da abundância-assimetria” lançada por Vásquez et al. (2007) pressupõe que “se os indivíduos de uma comunidade interagem aleatoriamente, a abundância de espécies deve determinar a frequência e a força das interações inter-específicas, resultando numa estrutura assimétrica”, admitindo coeficientes que expressam a força de interação entre duas espécies de dois grupos distintos de um grafo bipartido (*Spa* e *Sap*).

O índice de assimetria proposto pelos mesmos autores expressa a força do efeito de uma espécie *p* de um grupo do grafo bipartido sobre uma espécie *a* do segundo grupo do grafo: $Spa = Fpa / \sum_{m=1}^P Fma$, ou seja, a proporção entre a frequência de interações das duas espécies (*Fpa*), onde *P* representa o número total de espécies do primeiro grupo que interage com a espécie *a* e *Fma*, a soma da frequência de todas as outras interações da espécie *a*.

A diferença entre os elementos das duas matrizes ($Dpa = Spa - Sap$) é a medida da força de simetria de cada pareamento, onde 0 indica forte interação simétrica e 1 ou -1, forte assimetria. O sinal indica a direção da assimetria: valores positivos indicam que a espécie *p* exerce um forte efeito nos padrões de *a* e o sinal negativo, o efeito recíproco de *a* sobre *p*. Neste trabalho, o índice de assimetria foi calculado para as 13 espécies de Malpighiaceae e as 14 espécies de abelhas contempladas neste estudo (Tab. 1), excetuando-se *A. mellifera*, em virtude do seu comportamento (ver capítulo 2 desta tese).

Resultados

As flores de Malpighiaceae e seus polinizadores analisados neste estudo formam uma matriz composta por 28 espécies (Tab. 1) com 195 possibilidades diferentes de combinações entre si. Todas as espécies de Malpighiaceae apresentaram interações com abelhas Apidae, sendo registradas 27.980 visitas às flores, onde o gênero *Centris*, pertencente à tribo Centridini, é o mais representativo tanto pelo número de espécies (n=11) quanto pela sua frequência (capítulo 2 desta tese), proporcionando 95,42% das polinizações (Fig. 2).

A conectância obtida para a comunidade foi de 32%, ou seja, das 195 interações possíveis de ocorrer, foram registradas 62, onde destas, 87,5% (54 interações) foram realizadas por abelhas *Centris*, resultando uma conectância de 36%. A análise dos dados obtidos através de levantamento em diferentes ecossistemas envolvendo espécies de Malpighiaceae e Centridini encontram-se na tabela 2.

A análise do Índice de importância revelou *Banisteriopsis muricata* como a espécie de maior contribuição para a manutenção da guilda dos Centridini (Fig. 3), sendo fonte de óleo para as 12 espécies da tribo registradas neste estudo, além de ser fonte de pólen para outras abelhas não coletoras de óleos florais (*Apis mellifera*, *Xylocopa grisescens*, *Xylocopa* sp.) (Fig. 4).

Por sua vez, as espécies de abelhas com maior número de visitas às flores foram *Centris aenea*, *C. fuscata*, *C. caxiensis*, *C. flavifrons* e *C. tarsata*, perfazendo 83,39% dos registros de consumo (Fig. 2 e 4).

A análise do grau de dependência entre as espécies vegetais e seus polinizadores ressalta a importância destas cinco espécies de abelhas para a guilda de flores de óleo (figura 4), sendo o máximo grau de dependência abelha-planta (100%) registrado para *Centris obsoleta*, *Centris* sp.1, *Centris* sp.2, *Centris* sp.3, *Epicharis* sp.1, *Epicharis* sp.2 e *Xylocopa grisescens* em relação a *Banisteriopsis muricata* (Fig. 5).

A frequência das interações planta/polinizador e polinizador/planta da comunidade estudada revela uma matriz simétrica (Tab. 2), cuja diferença entre as matrizes é expressa em sua maioria por valores negativos, indicando que as espécies de abelhas exercem maior efeito sob as espécies de Malpighiaceae (Fig. 6). Já as matrizes formadas entre espécies de Malpighiaceae e as abelhas coletoras de óleos florais através dos dados adquiridos na literatura revelaram padrão aninhado (Tab. 3) e combinado (Tab. 4).

Discussão

A uniformidade dos caracteres florais encontrada em várias espécies de Malpighiaceae (Vogel 1974, 1990, Anderson 1979) possibilitou uma forte associação com um grupo específico de polinizadores especializados que se adaptou, ao longo dos anos, à coleta dos óleos florais através da manipulação das glândulas secretoras, em especial, abelhas fêmeas de hábito solitário pertencentes à tribo Centridini (Vogel 1974, 1990, Anderson 1979, 1990, Neff e Simpson 1981, Buchmann 1987, Gaglianone 2000, 2003, Machado 2002, 2004, Alves dos Santos et al. 2007).

Tal fato é corroborado pelo grau de conectância observado no presente estudo, bem como no valor obtido através da análise dos dados de alguns trabalhos envolvendo flores de Malpighiaceae e seus polinizadores em diferentes ecossistemas brasileiros. Trabalhos clássicos como os de Jordano (1987), Olesen e Jordano (2002) e Olesen et al. (2006) não indicam critérios para categorização de classes de conectância (alta, média ou baixa); apenas assumem que quanto maior o número de espécies compondo a matriz, menores os valores de conectância em decorrência das amplas possibilidades de interação.

Comparando várias comunidades associando o grau de conectância com a latitude e altitude, Olesen e Jordano (2002) encontraram nas regiões tropicais valores menos expressivos em virtude da grande biodiversidade concentrada nos trópicos. Dados compilados por Biesmeijer et al. (2005) envolvendo diferentes redes de interação planta-polinizador no Brasil revelaram valores de conectância mais altos para comunidades de dunas e para a Caatinga em relação ao Cerrado e a Floresta Atlântica, ecossistemas que detêm uma das mais altas biodiversidades do globo (ref???)

A assembléia formada pelas flores de óleo e seus polinizadores nos diferentes ecossistemas (Tab. 2) parece seguir o mesmo padrão apontado por Jordano (1987) e Biesmeijer et al. (2005), onde os maiores valores de conectância são encontrados nas áreas com menor riqueza de espécies e, principalmente, menor diversidade de espécies de Malpighiaceae, como observado para as áreas de Restinga (Silva e Martins 1999, Ramalho e Silva 2002), Dunas (Costa et al. 2006) e Caatinga.(Aguilar et al. 2003).

Banisteriopsis muricata desempenha papel fundamental nesta rede, acarretando sua remoção uma diminuição significativa na composição da matriz (de 195 para 96) e no número de registro de interações (de 62 para 47), tornando-se uma espécie dominante (*sensu* Power et al. 1996), em decorrência de sua ampla distribuição na área de estudo e de seu grande impacto na comunidade.

Segundo Dunne *et al.* (2002), o efeito provocado pela extinção de espécies está mais relacionado ao nicho trófico que ao número de espécies removidas do sistema. Associando aos índices de importância e dependência planta/abelha e abelha/planta, a remoção de *B. muricata* significaria a possível extinção primária de seis espécies de abelhas coletoras de óleos florais na área de estudo, que desencadearia um efeito dominó sobre dezenas de outras plantas, fonte de pólen e néctar para estas abelhas, prejudicando sua reprodução ou até a extinção secundária das mesmas.

Levantamentos da flora melitófila e fauna apícola associada autenticam a importância dos Centridini não apenas para flores de óleo, mas para comunidades vegetais como um todo, sendo polinizadores de várias famílias e dezenas de espécies, das quais coletam pólen e retiram néctar. Das 32 famílias amostradas por Martins (1995), 69% são polinizadas por Centridini em uma área de transição Cerrado/Campo Rupestre/Caatinga. Estudos realizados por Rêbello (1995), Silva e Martins (1999) e Locatelli *et al.* (2004) relatam registros em 53%, 43% e 52% das famílias analisadas e em 27%, 41% e 35% das espécies em áreas de floresta secundária, Restinga e Brejo de Altitude, respectivamente.

Do ponto de vista abelha/planta, a remoção de *Centris aenea* e *C. fuscata*, principais polinizadores do sistema, diminuiria cerca de 30 até 60% o número de polinizações das espécies por elas visitadas, sendo afetadas principalmente aquelas que apresentam auto-incompatibilidade (*Banisteriopsis stellaris*, *Carolus casei*, *Diplopterys pubipetala*, *Stigmaphyllon ciliatum*) (capítulo 3 desta tese), além de comprometer as populações de *Stigmaphyllon paralias*, que teve como únicos polinizadores *C. aenea* e *C. fuscata* na área de estudo (Bezerra 2004).

Vários estudos com enfoque em redes de interações planta-polinizador formada por flores de néctar e seus visitantes apresentam interações assimétricas, onde os animais com maior probóscide (especialistas) visitam tanto flores de tubo longo quanto curto, aleatoriamente (Petanidou & Ellis 1996, Vázquez e Simberloff 2002, 2003, Vázquez & Aizen 2004, Stang *et al.* 2007, Vázquez *et al.* 2007). Diferentemente deste sistema, a rede de interação formada pelas flores de óleo e seus polinizadores revelou uma força simétrica, indicando uma busca direcionada das abelhas pelas fontes de óleo floral, autenticando a importância deste recurso para a manutenção de populações viáveis das mesmas (Vogel 1974, 1990, Simpson e Neff 1981, Buchmann 1987, Michener 2000, Machado 2002, 2004, Alves dos Santos *et al.* 2007).

A direção do efeito da simetria amostrada neste estudo, apontando maior força dos polinizadores em relação às flores de Malpighiaceae, pode estar relacionada à abundância do

recurso bem como à sobreposição da floração das espécies na área de estudo (capítulo 1 desta tese). Foram verificadas até 10 espécies em floração no mesmo período, algumas iniciando, outras finalizando, e naquelas cujo pico de floração foram coincidentes, sendo os efeitos da competição interespecífica pelos polinizadores afins foram minimizados pela separação espacial de suas populações.

Contudo, a força de simetria expressiva observada em *Diplopterys pubipetala*, destaca a espécie como sendo a de maior efeito sobre as populações de seus polinizadores, possivelmente devido ao fato de ser a única espécie de floração intensa no período, com populações fortemente sincrônicas ocorrendo tanto nas áreas de mosaico com elementos de Campo Rupestre e Cerrado quanto nas de Caatinga Espinhosa. (capítulo 1 desta tese).

O padrão aninhado apresentado pela matriz de interação obtida através dos dados da literatura ressalta mais uma vez os processos de co-evolução difusa entre flores de Malpighiaceae e espécies de *Centris*, representando uma busca direcionada à fonte do recurso (óleo floral). O conceito de padrão aninhado, aplicado inicialmente em biogeografia (Atmar e Paterson 1993) e paisagens fragmentadas (Wright et al. 1998) foi utilizado por Bascompt et al. (2003) em matrizes de interações planta-polinizador, representando um direcionamento de algumas espécies animais por determinadas espécies vegetais, ressaltando generalistas e especialistas (Bascompte e Jordano 2006, Lewinsohn et al. 2006 a, 2006 b).

Já o padrão combinado (sensu Lewinsohn et al. 2006 a) apresentado pela matriz de interações entre abelhas dos gêneros *Epicharis*, *Oxaea*, *Paratetrapedia* e *Tetrapedia* representa as associações estabelecidas dentro de uma estrutura aninhada, ou seja, compartimentos menores dentro de um compartimento maior (Lewinsohn et al. 2006 a, b), cuja amplitude de plantas e animais associados pode ser condicionada por fatores proximais ou interações mais especializadas (Thompson 2005), como por exemplo figueiras e vespas-do-figo (Jousselin et al. 2003)

Algumas implicações importantes surgem deste estudo. Primeiro, estas análises são os primeiros dados acerca das redes mutualísticas de um sistema planta-polinizador especializado, como são as flores de óleo e as abelhas relacionadas. Segundo, a análise do grau de importância, bem como da força de dependência e simetria entre os grupos podem ressaltar interações mais especializadas dentro de um sistema, bem como estimar os possíveis efeitos na estrutura das comunidades em decorrência dos processos de extinção, como a densidade das populações ao longo do tempo, as chances de coexistência e a resiliência das espécies (Montoya et al. 2006).

Por fim, é necessário direcionar os esforços para abordagens mais amplas nos vários ecossistemas brasileiros, a fim de responder qual o grau de interação das redes planta-polinizador, sua conectância e a estrutura das matrizes, servindo de base para estratégias de manejo e conservação dos mesmos.

Agradecimentos

As autoras agradecem ao IBAMA, pela concessão da licença de pesquisa no PARNA Catimbau, à Dra. Maria Cândida Mamede, pela identificação taxonômica das espécies vegetais, à CAPES, pela bolsa de doutorado concedida à primeira autora e ao CNPq, pela bolsa de Produtividade em Pesquisa concedida a I. C. Machado.

Referências bibliográficas

- Aguiar, C. M. L. et al. 2003. Plantas visitadas por *Centris* spp. (Hymenoptera, Apidae) na Caatinga para obtenção de recursos florais. – Neo. Ent. 32: 247-259.
- Aguiar, C. M. L. e Almeida, G. F. 2002. Atividade diária de coleta de óleo por espécies de *Centris* (Hymenoptera: Apidae) em *Mcvaughia bahiana* W. R. Anderson (Malpighiaceae) na caatinga. – Acta Biol. Leop. 24: 131-140.
- Albuquerque, P. M. C. e Mendonça, J. A. C. 1996. Anthophoridae (Hymenoptera: Apoidea) e flora associada em uma formação de cerrado no município de Barreirinhas, MA, Brasil. – Acta Amaz. 26: 45-54.
- Alves dos Santos, I. 1999. Abelhas e plantas melíferas da Mata Atlântica, restinga e dunas do litoral norte do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. – Rev. Bras. Ent. 43: 191-223.
- Alves dos Santos, I. et al. 2007. Historia natural das abelhas coletoras de óleo. – Oecologia Brasiliensis versão eletrônica, <http://www.oecologia.biologia.ufrj.br/index.php/oecologiabrasiliensis/index>, 2007.
- Anderson, W. R. 1979. Floral conservatism in Neotropical Malpighiaceae. – Biotropica 11: 219-223.
- Atmar, W. e Paterson, B. D. 1993. The measure of order and disorder in the distribution of the species in fragmented habitat. – Oecologia 96: 373-382.
- Barros, M. A. G. 1992. Fenologia da floração, estratégias reprodutivas e polinização de espécies simpátricas do gênero *Byrsonima* Rich (Malpighiaceae). – Rev. Bras. Biol. 52: 343-353.

- Bascompte, J. e Jordano, P. 2006. The structure of plant-animal mutualistic networks. – In: Pascual, M. and Dunne, J. (eds.), Ecological networks. Oxford Univ. Press., pp. 143-159.
- Bascompte, J. et al. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. – Proc. Natl. Acad. Sci. USA 100: 9383-9387.
- Bawa, K. S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. – Annu. Rev. Ecol. Syst. 21: 399-422.
- Bawa, K. S. et al. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination Systems. – Amer. J. Bot. 72: 346-356.
- Blesmeijer, J. C. et al. 2005. Connectance of brazilian social bee – food plant networks is influenced by habitat, but not by latitude, altitude or network size. – Biota Neotropica 5: 85-93.
- Buchmann, S.L. 1987. The ecology of oil flowers and their bees. – Annu. Rev. Ecol. Syst. 18: 343-369.
- Costa, C. B. N. et al. 2006. Biologia reprodutiva de espécies simpátricas de Malpighiaceae em dunas costeiras da Bahia, Brasil. - Rev. Bras. Bot. 29: 103-114.
- Dunne, J. A. et al. 2002. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. – Ecol. Lett. 5: 558-567.
- Endress, P. K. 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. – Cambridge Univ. Press.
- Faria, G. M. 1994. a flora e a fauna apícola de um ecossistema de campo rupestre, Serra do Cipó, MG, Brasil: composição, fenmologia e suas interações. – Tese de Doutorado, UFRC.
- Faegri, K. e van der Pijl, L. 1979. The principles of pollination ecology. – Pergamon Press.
- Feinsinger, P. 1983. Coevolution and pollination. – In: Futuyma, D. J. e Slatkin, M. (eds.), Coevolution. Sinauer Associates, pp. 282-310.
- Freitas, B. M. et al. 1999. Pollination requirements of west Indian cherry (*Malpighia emarginata*) and its putative pollinators, *Centris* bees, in NE Brazil. – J. Agric. Sci. 133: 303-311.
- Gaglianone, M. C. 2000. Interações de *Epicharis* (Apidae, Centridini) e flores de Malpighiaceae em um ecossistema de Cerrado. – Anais do IV Encontro Sobre Abelhas 1: 246-252.
- Gaglianone, M. C. 2003. Abelhas da tribo Centridini na estação Ecológica de Jataí (Luiz Antônio, SP): composição de espécies e interações com flores de Malpighiaceae. – In:

- Melo, G. A. R. and Alves dos Santos, I. (eds.), *Apoidea Neotropica*. UNESCO, pp. 279-284.
- Gottsberger, G. 1986. Some pollination strategies in Neotropical Savannas and Forest. – *Plant Syst. Evol.* 152: 29-45.
- Janzen, D. H. 1971. The Euglossine bees as long distance pollinators of tropical plants. – *Science* 171: 203-5.
- Jordano, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. – *Am. Nat.* 129: 657-677.
- Jordano, P. et al. 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. – *Ecol. Lett.* 6: 69-81.
- Jousselin, E. et al. 2003. Convergence and coevolution in a mutualism: evidence from a molecular phylogeny of *Ficus*. – *Evolution* 57: 1255-1269.
- Lewinsohn, T. M. et al. 2006 a. Structure in plant-animal interaction assemblages. – *Oikos* 113: 174-184.
- Lewinsohn, T. M. et al. 2006 b. Matrizes, redes e ordenações: a detecção de estruturas em comunidades interativas. – *Oecologia brasiliensis* 10: 90-104.
- Locatelli, E. et al. 2004. Diversidade de abelhas e a flora apícola em um fragmento de Mata Serrana (Brejos de Altitude) em Pernambuco, Nordeste do Brasil. – In: Porto, K., Tabarelli, M. e Machado, I. C. (Orgs.), *Brejos de Altitude: História Natural, Ecologia e Conservação*. MMA/PROBIO/CNPq, pp. 153-177.
- Machado, I. C. 2002. Flores de óleo e abelhas coletoras de óleo floral: conceitos, distribuição e revisão. – *Anais do V Encontro Sobre Abelhas* 1: 129-135.
- Machado, I. C. 2004. Oil-collecting bees and related plants: a review of the studies in the last twenty years and case histories of plants occurring in NE Brazil. – In: Freitas, B. M. and Pereira, J. O. P. (orgs.), *Solitary bees: Conservation, rearing and management for pollination*. Imprensa Universitária da UFC, pp. 255-280.
- Mateus, S. Abundância relativa, fenologia e visita às flores pelos Apoidea do cerrado da estação Ecológica de Jataí-Luiz Antônio-SP. – *Dissertação de Mestrado Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto*.
- Martins, C. F. 1995. Flora apícola e nichos tróficos de abelhas (Hym., Apoidea) na Chapada Diamantina (Lençóis-BA-Brasil). – *Rev. Nord. Biol.*, 10: 119-140.
- Michener, C. D. 1979. Biogeography of the bees. – *Ann. Mo. Bot. Gdn.* 66: 277-347.
- Michener, C. D. 2000. *The bees of the world*. – The Johns Hopkins Univ. Press.
- Montoya, J. M. et al. 2006. Ecological networks and their fragility. – *Nature* 442: 259-264.

- Neff, J. L. e Simpson, B. B. 1981. Oil-collecting structures in the Anthophoridae (Hymenoptera): Morphology, function and use in systematics. – J. Kansas Ent. Soc. 54: 95-123.
- Olesen, J. M. e Jordano, P. 2002. Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks. – Ecology 83:2416-2424.
- Olesen, J. M. et al. 2006. The smallest of all worlds: pollination networks. – J. Theor. Biol. 240: 270-276.
- Pedro, S. R. M. 1994. Interações entre abelhas e flores em uma área de cerrado do NE do Estado de São Paulo: abelhas coletoras de óleo (Hymenoptera: Apoidea: Apidae). - Anais do I Encontro Sobre Abelhas 1: 243-255.
- Petanidou, T. e Ellis, W. N. 1996. Interdependence of native bee faunas and floras in changing Mediterranean communities. – In: The conservation of bees. – The Linn. Soc. Lond. & The Int. Bee Ass, pp. 201-226.
- Ramalho, M. e Silva, M. 2002. Flora oleífera e sua guilda de abelhas em uma comunidade de restinga tropical. – Sitientibus 20: 34-43.
- Rêbello, J. M. M. 1995. Espécies de Anthophoridae (Hymenoptera, Apoidea) e sua associação com flores, numa área restrita da Ilha de São Luiz, MA, Brasil. – Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, série Zoológica 11: 105-124.
- Rêgo, M. M. C. 1989. Comportamento das abelhas visitantes de murici, *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth, Malpighiaceae. – Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Zoológica 5: 179-193.
- Roubik, D. W. 1989. The ecology and natural history of tropical bees. – Cambridge Univ. Press.
- Sazima, M. e Sazima, I. 1989. Oil-gathering bees visit flowers of eglandular morphs of the oil-producing Malpighiaceae. – Botanica Acta 102: 106-111.
- Sigrist, M. R. e Sazima, M. 2004. Pollination and reproductive biology of twelve species of Neotropical Malpighiaceae: stigma morphology and its implications for the breeding systems. – Ann. Bot. 94: 33-41.
- Silva, W. R. et al. 2002. Patterns of fruit-frugivore interactions in two Atlantic Forest bird communities of south-eastern Brazil: implications for conservation. – In: Levey, D. J., Silva, W. R. e Galetti, M. (eds.), Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation. CAB International, pp. 423-435.

- Silva, M. C. M. e Martins, C. F. 1999. Flora apícola e relações tróficas de abelhas (Hymenoptera: Apoidea) em uma área de Restinga (Praia de Intermares, Cabedelo – PB, Brasil). – *Principia* 7: 40-51.
- Silveira, F. A. 1989. Abelhas silvestres (Hymenoptera, Apoidea) e suas fontes de alimento no cerrado da Estação Florestal de Experimentação de Paraopeba, MG. – Uni. Fed. Viçosa.
- Simpson, B. B. e Neff, J. L. 1981. Floral rewards: alternatives to pollen and nectar. – *Ann. Miss. Bot. Gard.* 68: 301-322.
- Simpson, B. B. e Neff, J. L. 1983. Evolution and diversity of floral rewards. – In: Jones, C. E. e Little, R. J. (orgs.), *Handbook of experimental pollination biology*. New York. Scientific and Academic Editions, pp. 142-159.
- Stang, M. et al. 2007. Asymmetric specialization and extinction risk in plant-flower visitor webs: a matter of morphology or abundance? – *Oecologia* 151: 442-453.
- Teixeira, L. A. G. e Machado, I. C. 2000. Sistemas de polinização e reprodução de *Byrsonima sericea* DC (Malpighiaceae). – *Acta Botanica Brasilica* 14: 347-357.
- Thompson, J. N. 2005. *The geographic mosaic of coevolution*. – Univ. of Chicago Press.
- Vázquez, D. P. e Simberloff, D. 2002. Ecological specialization and susceptibility to disturbance: conjectures and refutations. – *Am. Nat.* 159: 606-623.
- Vázquez, D. P. e Simberloff, D. 2003. Changes in interaction biodiversity induced by a introduced ungulate. – *Ecol. Lett.* 6: 1077-1083.
- Vázquez, D. P. e Aizen, M. A. 2004. Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant-pollinator interactions. – *Ecology* 85: 1251-1257.
- Vázquez, D. P. et al. 2007. Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. – *Oikos* 116:1120-1127.
- Vinson, S. B. et al. 1997. Floral lipid chemistry of *Byrsonima crassifolia* (Malpighiaceae) and a use of floral lipids by *Centris* bees (Hymenoptera: Apidae). – *Biotropica* 29: 76-83.
- Vogel, S. 1974. Ölblumen und ölsammelnde Bienen. – *Tropische und Subtropische Pflanzenwelt* 7: 285-547.
- Vogel, S. 1981. Abdominal oil-mopping – a new type of foraging in bees. – *Naturwissenschaften* 67: 627.
- Vogel, S. 1990. History of the Malpighiaceae in the light of the pollination ecology. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 55:130-142.
- Wright, D. H. et al. 1998. A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. – *Oecologia* 113: 1-20.

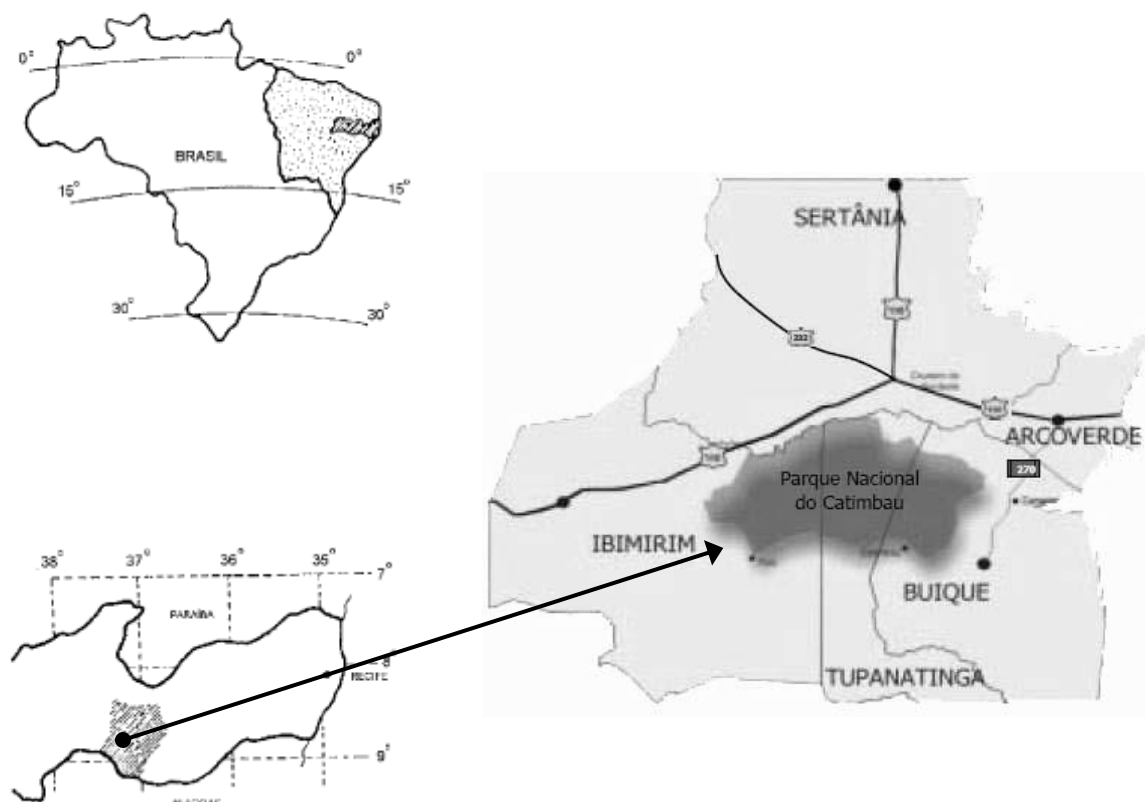


Figura 1. Área de estudo, indicando a localização no Parque Nacional do Catimbau no Estado de Pernambuco.

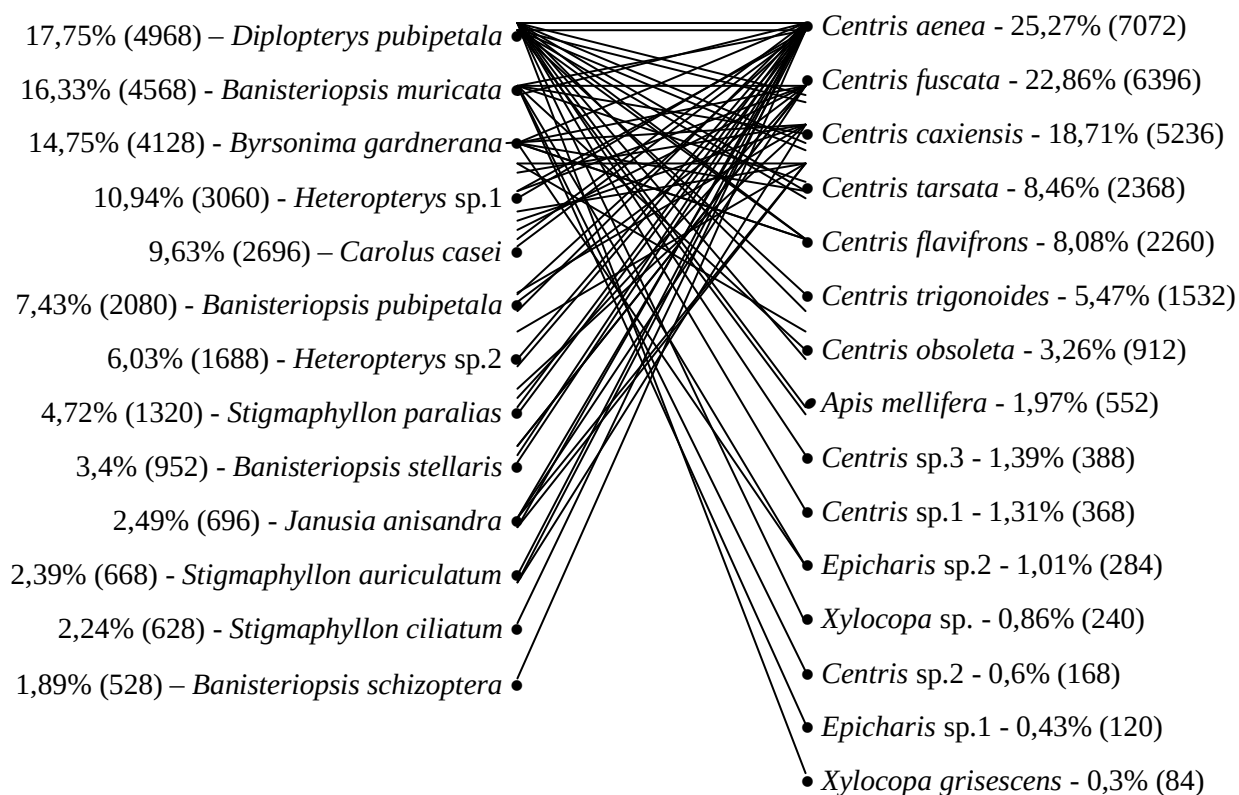


Figura 2. Rede de interações mutualísticas na guilda de Malpighiaceae encontrada no Parque Nacional do Catimbau, Buíque, PE. Espécies ordenadas pelo número de eventos registrados (n) com o percentual representativo da espécie em relação ao grupo a que pertence.

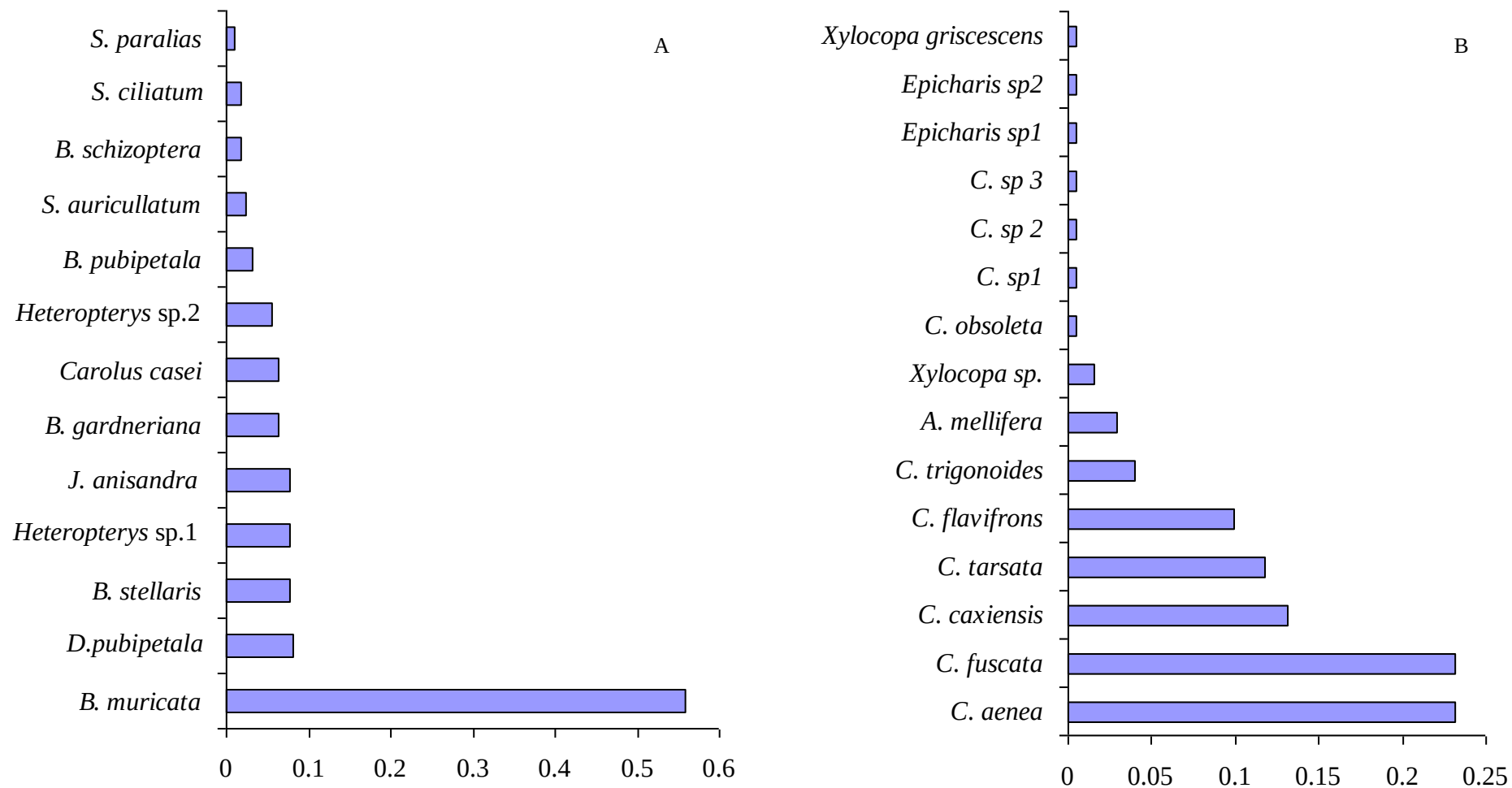


Figura 3. Importância das espécies de Malpighiaceae (A) como fonte de recurso para as abelhas e em (B), o índice de importância das mesmas na reprodução da guilda de flores de óleo.

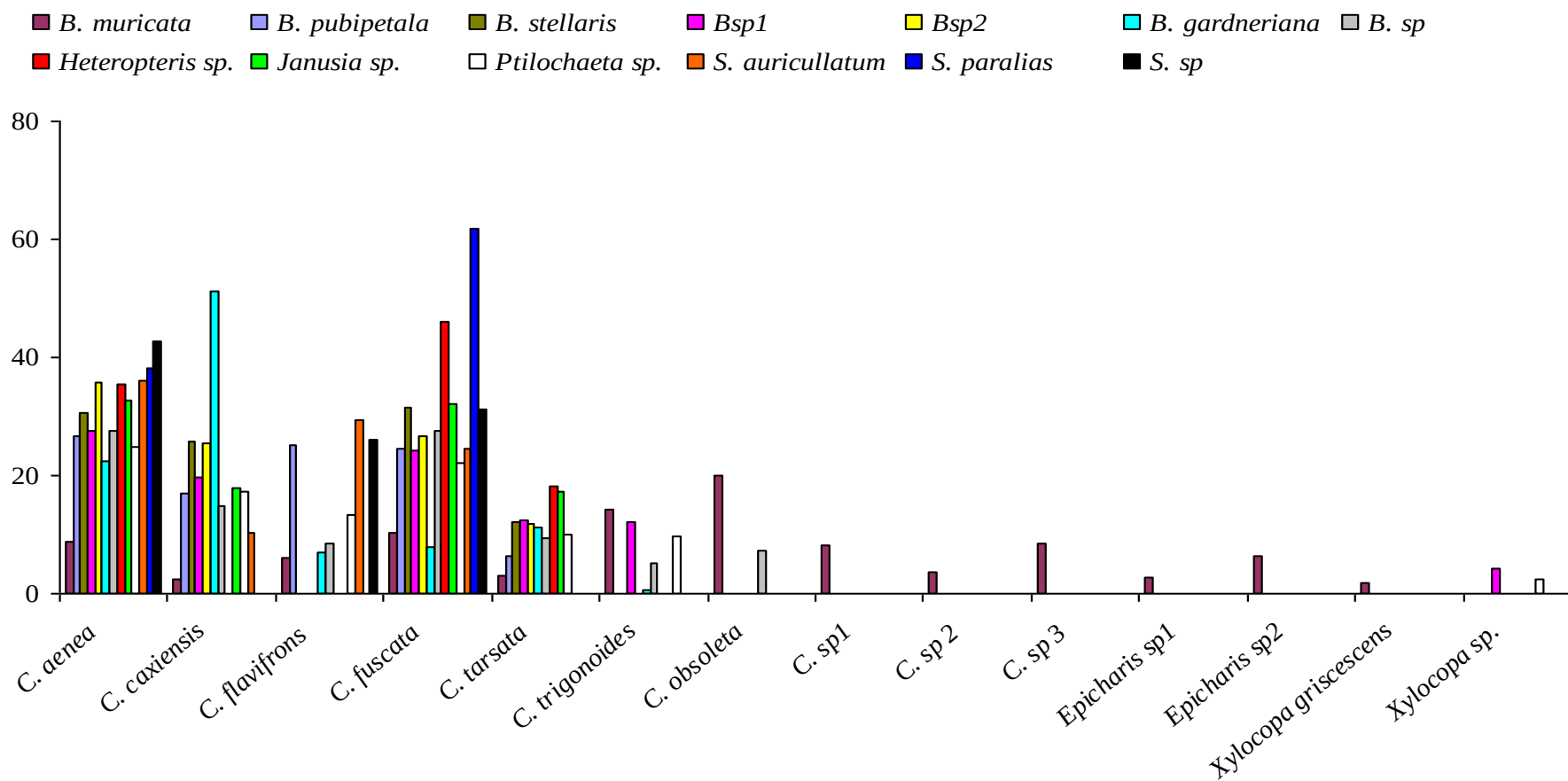


Figura 4. Grau de dependência (%) das espécies de Malpighiaceae analisadas em relação a cada espécie de polinizador com os quais interagem.

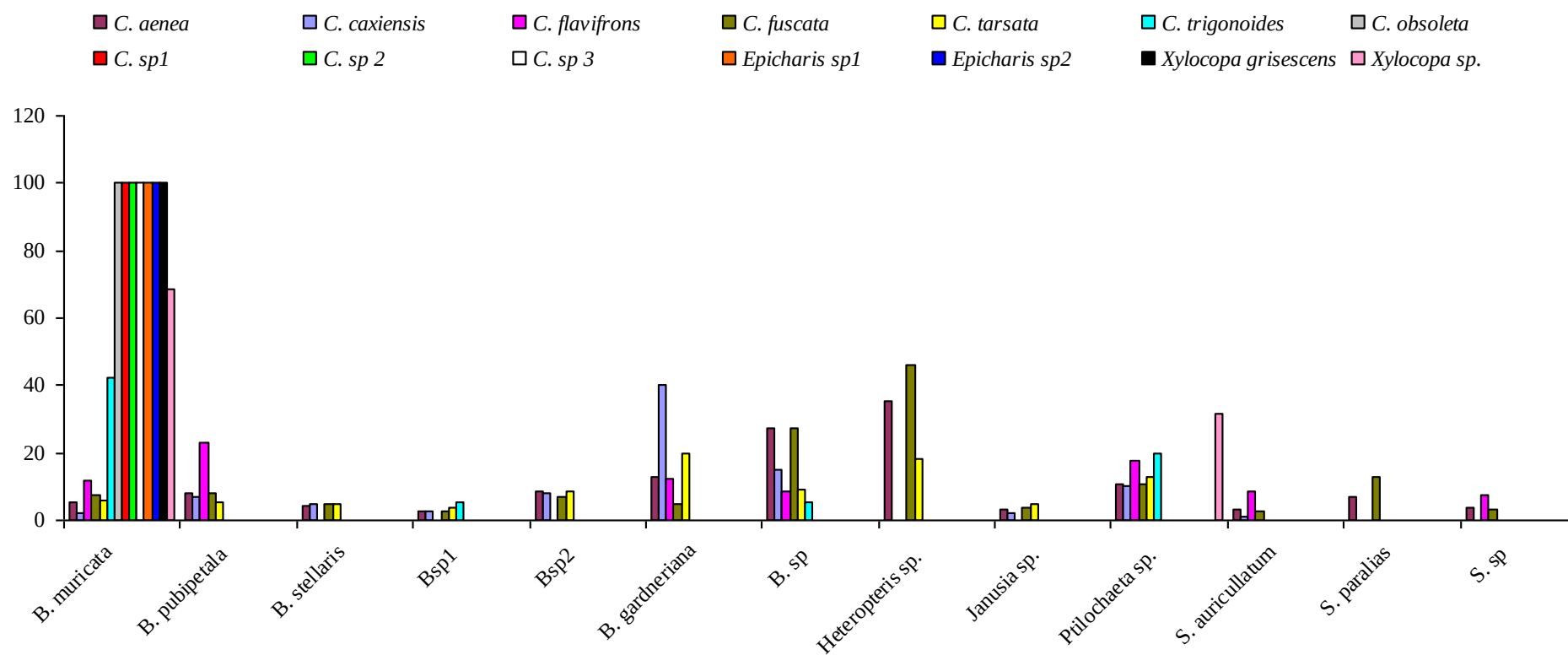


Figura 5. Grau de dependência (%) dos polinizadores das espécies de Malpighiaceae analisadas em relação a cada espécie vegetal com a qual interagem.

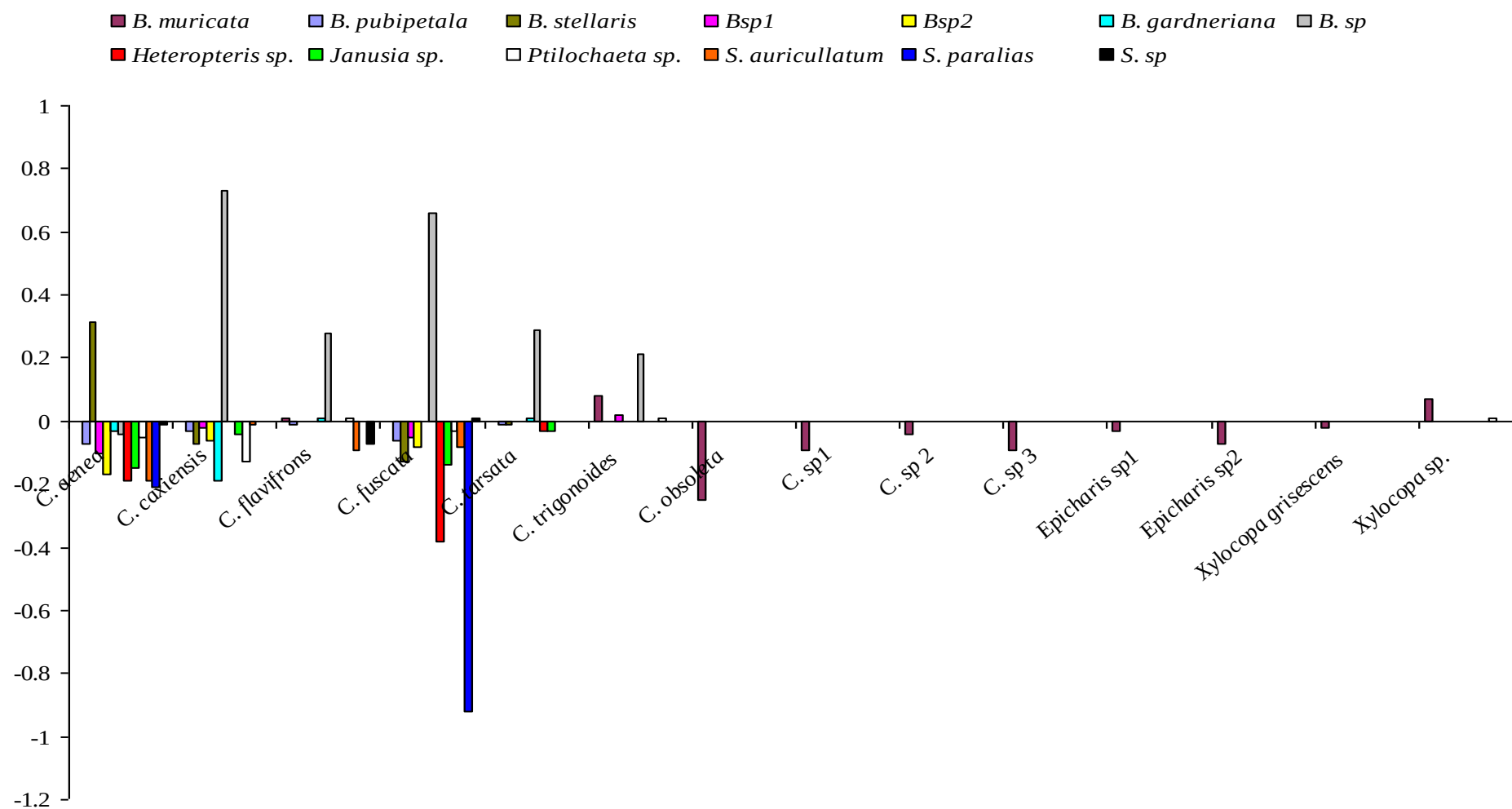


Figura 6. Força de simetria entre as espécies de Malpighiaceae analisadas em relação a cada espécie de polinizador com o qual interage.

Tabela 1. Espécies de Malpighiaceae e seus polinizadores ocorrentes no Parque Nacional do Catimbau analisadas neste estudo. Classificação das abelhas quanto ao tamanho (sensu Frankie et al., 1983): * abelhas pequenas, ** abelhas médio-grandes.

Espécies de Malpighiaceae	Espécies de abelhas
<i>Banisteriopsis muricata</i> (Cav.) Cuatrec.	<i>Apis mellifera</i> * Linnaeus, 1758
<i>Banisteriopsis pubipetala</i> (Juss.) Cuatrec.	<i>Centris (Centris) aenea</i> ** Lep., 1841
<i>Banisteriopsis schizoptera</i> (A. Juss.) B. Gates	<i>C. (C.) caxiensis</i> ** Ducke, 1907
<i>Banisteriopsis stellaris</i> (Griseb.) B.Gates	<i>C. (C.) flavifrons</i> ** Fabricius, 1775
<i>Byrsonima gardnerana</i> (A.Juss.)	<i>C. (Hemisiella) tarsata</i> * (Smith, 1874)
<i>Carolus casei</i> (W.R.Anderson) W.R.Anderson	<i>C. (Hemisiella) trigonoides</i> ** (Lepeletier, 1841)
<i>Diplopterys pubipetala</i> (A.Juss.) B.Gates	<i>C. (Melacentris) obsoleta</i> **
<i>Heteropterys</i> sp.1	<i>C. (Paremisia) fuscata</i> ** Lepeletier, 1841
<i>Heteropterys</i> sp.2	<i>Centris</i> sp.1**
<i>Janusia anisandra</i> (A.Juss.) W.R.Anderson & C.C.Davis	<i>Centris</i> sp.2**
<i>Stigmaphyllon paralias</i> A.Juss.	<i>Centris</i> sp.3**
<i>Stigmaphyllon auriculatum</i> A.Juss.	<i>Epicharis</i> sp.1**
<i>Stigmaphyllon ciliatum</i> A. Juss.	<i>Epicharis</i> sp.2**
	<i>Xylocopa (Neoxylocopa) grisescens</i> ** <i>Lepeletier, 1841</i>
	<i>Xylocopa</i> sp.**

Tabela 2. Riqueza de espécies, número de interações e grau de conectância em interações mutualísticas entre flores de Malpighiaceae e abelhas Centridini em ecossistemas brasileiros. P = número de espécies de plantas, A = número de espécies de abelhas, I = número de interações registradas, C = grau de conectância.

Ambiente	Fonte	P	A	I	C(%)
Floresta semi-decídua	Sigrist e Sazima (2004)	11	15	61	37
Cerrado	Gottsberger (1986)	9	14	30	24
	Barros (1992)	7	11	55	71
	Albuquerque e Mendonça (1996)	2	7	8	57
	Gaglianone (2003)	15	37	92	17
Dunas	Costa et al. (2006)	5	10	31	62
Restinga	Silva e Martins (1999)	1	9	9	90
	Ramalho e Silva (2002)	1	15	15	94
Caatinga	Aguiar et al. (2003) (CAA)	6	12	12	17
	Aguiar et al. (2003) (CSN)	1	8	1	12,5
	Aguiar et al. (2003) (SNN)	1	6	4	67
	Aguiar et al. (2003) (ITA)	1	10	3	30
	Aguiar et al. (2003) (SJC)	1	3	1	33

Tabela 3. Frequência das interações das relações pareadas Planta x Abelha (PxA) / Abelha x Planta (AxP) na comunidade composta pelas flores de óleo e seus polinizadores ocorrentes no Parque Nacional do Catimbau.

	<i>C.ae</i>	<i>C.ca</i>	<i>C.fl</i>	<i>C.fu</i>	<i>C.ta</i>	<i>C.tr</i>	<i>C.ob</i>	<i>C.sp1</i>	<i>C.sp 2</i>	<i>C.sp 3</i>	<i>E.sp1</i>	<i>E.sp2</i>	<i>X.gr</i>	<i>X. sp.</i>
<i>Bmu</i>	0.09 / 0,09	0.02 / 0,02	0.07 / 0,06	0.11 / 0,11	0.03 / 0,03	0.25 / 0,17	0 / 0,25	0 / 0,09	0 / 0,04	0 / 0,09	0 / 0,03	0 / 0,07	0 / 0,02	0.11 / 0,04
<i>Bpu</i>	0.29 / 0,36	0.18 / 0,21	0.33 / 0,34	0.27 / 0,33	0.06 / 0,07									
<i>Bst</i>	0.32 / 0,005	0.27 / 0,34		0.33 / 0,46	0.13 / 0,14									
<i>Bsp1</i>	0.28 / 0,38	0.22 / 0,24		0.27 / 0,32	0.14 / 0,14	0.15 / 0,13								
<i>Bsp2</i>	0.39 / 0,56	0.28 / 0,34		0.29 / 0,37	0.13 / 0,13									
<i>Byga</i>	0.26 / 0,29	0.85 / 1,04	0.08 / 0,07	0.08 / 0,08	0.14 / 0,13									
<i>Bysp</i>	0.34 / 0,38	0.900 / 0,17	0.370 / 0,09	1.040 / 0,38	0.390 / 0,1	0.260 / 0,05								
<i>Htsp.</i>	0.36 / 0,55			0.48 / 0,86	0.19 / 0,22									
<i>Jasp.</i>	0.34 / 0,49	0.18 / 0,22		0.33 / 0,48	0.18 / 0,21									
<i>Ptsp.</i>	0.28 / 0,33	0.08 / 0,21	0.16 / 0,15	0.25 / 0,28	0.11 / 0,11	0.12 / 0,11								0.04 / 0,03
<i>Sau</i>	0.37 / 0,56	0.1 / 0,11	0.32 / 0,41	0.25 / 0,33										
<i>Spa</i>	0.41 / 0,62			0.7 / 1,62										
<i>S. sp</i>	0.44 / 0,45		0.28 / 0,35	0.21 / 0,2										

Tabela 4. Matriz de interações entre espécies de Malpighiaceae e abelhas coletoras de óleo do gênero *Centris* ocorrentes em diversos ambientes (A) do Brasil registrado na literatura. Valores expressam número de trabalhos com registro das interações. F=Floresta, CE=Cerrado, CR=Campo Rupestre, D=dunas, R=Restinga, LT=vegetação litorânea, CC=Caatinga de embasamento cristalino, CA=Caatinga de areia. Fonte: ¹Este estudo, ²Silveira (1989), ³Mateus (1998), ⁴Albuquerque e Mendonça (1996), ⁵Pedro(1994), ⁶Ramalho e Silva (2000), ⁷Gaglianone (2003), ⁸Alves dos Santos (1999), ⁹Silva e Martins (1999), ¹⁰Aguiar e Almeida (2002), ¹¹Freitas et al.(1999), ¹²Rêgo e Albuquerque(1989), ¹³Costa et al. (2006), ¹⁴Sazima e Sazima (1989), ¹⁵Sigrist e Sazima (2004), ¹⁶Teixeira e Machado (2000), ¹⁷Barros (1992), ¹⁸Neves e Viana (2001), ¹⁹Faria (1994), ²⁰Martins (1995), ²¹Gottsberger (1986), ²²Aguiar et al.(2003).

Espécies de plantas e fonte dos dados	Ambiente																																			
		<i>C. aenea</i>	<i>C. tarsata</i>	<i>C. fuscata</i>	<i>C. flavifrons</i>	<i>C. caxiensis</i>	<i>C. nitens</i>	<i>C. scopipes</i>	<i>C. trigonoides</i>	<i>C. sponsa</i>	<i>C. discolor</i>	<i>C. analis</i>	<i>C. lutea</i>	<i>C. bicolor</i>	<i>C. burgdorffii</i>	<i>C. iheringi</i>	<i>C. cockerelli</i>	<i>C. vittata</i>	<i>C. leprieuri</i>	<i>C. mocsary</i>	<i>C. spilopoea</i>	<i>C. longimana</i>	<i>C. obsoleta</i>	<i>C. collaris</i>	<i>C. varia</i>	<i>C. byrsonimae</i>	<i>C. similis</i>	<i>C. dorsata</i>	<i>C. frontalis</i>	<i>C. maculata</i>	<i>C. minuta</i>	<i>C. pilolopus</i>	<i>C. moerens</i>	<i>C. xanthomelana</i>	<i>C. maranhensis</i>	
Byse 6, 13, 16, 20	D, F, R, CR	3	4	3	3	1	1		2	1		2	1					1	3		2				1				1	1	1	1				
Bycf 12,20	LT, CR	1	2	1	1	1			2		1	2	1					1				1				1										
Bmu 1,14	CA,F	1	1	1	1	1			1				1										1	1			1									
Byin 5,7,21	CE	1	1	1	1		2	1			1	1								1					1											
Mcba 10	CC	1	1	1	1				1									1					1										1	1		
Byga 1,9,13	CA, R	2	2	2	2	2	1		1										1																	
Stla 7	CE		1				1	1		1			1		1	1											1									
Byco 17,21,24	CE, CC				1		1			1					1	1	1			1	1															
Halt 13	D			1	1	1			1	1			1						1																	
Bpu 1,2,7	CA, CE	2	2	3	1	1	1																													
Stau 1,24	CA,CC	1	1	1	1	1																														1
Bad ⁷	CE			1						1	1			1						1								1								

Box ⁷	CE					1	1	1									1				1
Stpa 1,13	CA,D	1		1	1			1									1				
Bylx 17	CE					1			1			1	1	1							
Byum ¹⁷	CE					1			1			1	1	1							
Bst 1,7	CA, CE	1	1	1		1															
Jame 1	CA	1	1	1		1															
Hbyr 5,3,7	CE	1	1	1																	
Bycr 5,17	CE	1					1					1	1								
Bma ⁷	CE					1	1		1		1										
Dibr 15	F								1			1						1			
Byve 17,21	CE						1			1			1		1						
Magl 22	CC			1		1										1					
Pere 7	CE						1			1									1		
Bysu 17	CE								1				1	1							
Byla 2	CE	1		1																	
Mae 11	LT	1		1																	
Byar 19	CR	1														1					
Ban ⁷	CE		1			1															
Blu ¹⁵	F		1							1											
Stto 7	CE		1														1				
Hcam 2	CE							1										1			
Msko 5,7	CE					1				1											
Bygu 17	CE												1	1							
Mcba ²²	CC	1		1	1																
Byde 19	CR	1																			
Msri 22	CE	1																			

Tabela 5. Matriz de interações entre espécies de Malpighiaceae e de abelhas coletoras de óleos florais dos gêneros *Epicharis*, *Oaxea*, *Paratetrapedia* e *Tetrapedia* em diversos ambientes (A) do Brasil registrados na literatura. Valores expressam número de trabalhos com registro das interações. F=Floresta, CE=Cerrado, CR=Campo Rupestre, D=dunas, R=Restinga, LT=vegetação litorânea, CC=Caatinga de embasamento cristalino, CA=Caatinga de areia. Fonte: ¹Este estudo, ²Silveira (1989), ³Mateus (1998), ⁴Albuquerque e Mendonça (1996), ⁵Pedro (1994), ⁶Ramalho e Silva (2000), ⁷Gaglianone (2003), ⁸Alves dos Santos (1999), ⁹Silva e Martins (1999), ¹⁰Aguiar & Almeida (2002), ¹¹Freitas et al.(1999), ¹²Rêgo e Albuquerque(1989), ¹³Costa *et al.* (2006), ¹⁴Sazima e Sazima (1989), ¹⁵Sigrist e Sazima (2004), ¹⁶Teixeira e Machado (2000), ¹⁷Barros (1992), ¹⁸Neves e Viana (2001), ¹⁹Faria (1994), ²⁰Martins (1995), ²¹Gottsberger (1986), ²²Aguiar et al.(2003).

Espécies de plantas e fonte dos dados	Ambiente																										
		<i>E. bicolor</i>	<i>E. analis</i>	<i>E. flava</i>	<i>E. affinis</i>	<i>E. iheringi</i>	<i>E. rustica</i>	<i>E. grandior</i>	<i>E. schrottkyi</i>	<i>E. fasciata</i>	<i>E. nigrita</i>	<i>E. cockerelli</i>	<i>E. obscura</i>	<i>E. minima</i>	<i>E. albofasciata</i>	<i>E. maculata</i>	<i>E. ligulata</i>	<i>O. flavescens</i>	<i>P. velutina</i>	<i>P. nasuta</i>	<i>P. tarsalis</i>	<i>P. lineata</i>	<i>P. maculata</i>	<i>P. pygmaea</i>	<i>T. diversipes</i>	<i>T. rugulosa</i>	
<i>Byin</i> ^{7,21}	CE	2	1	2	1	1	2	1	1	1	1	2		1	1												
<i>Bylx</i> ¹⁷	CE	1	1		1	1	1	1									1										
<i>Bycr</i> ¹⁷	CE	1	1		1	1	1												1	1							
<i>Stla</i> ⁷	CE		1	1	1	1		1	1																1		
<i>Bma</i> ⁷	CE	1	1	1	1	1		1																			
<i>Bysu</i> ¹⁷	CE	1	1		1	1	1	1																			
<i>Byve</i> ¹⁷	CE	1	1			1	1											1			1						
<i>Byco</i> ^{17,21}	CE	1		1	1		2		1		1																
<i>Byse</i> ^{13,16,20}	D,F,R	2		2						1	3					1	1										
<i>Bad</i> ⁷	CE		1	1	1			1	1																1		
<i>Byum</i> ¹⁷	CE		1		1	1	1	1										1									
<i>Bmu</i> ^{1,14}	CA,F				1		1		1				1													1	
<i>Box</i> ⁷	CE		1	1				1																			
<i>Bylt</i> ²¹	CE			1					1	1																	
<i>Hace</i> ¹⁴	F											1										1	1				
<i>Bycf</i> ¹²	LT	1		1																							
<i>Msc</i> ⁷	CE	1																							1		
<i>Hpte</i> ⁷	CE		1	1																							
<i>Tgu</i> ¹⁵	F																	1							1		
<i>Ban</i> ⁷	CE	1																									
<i>Bpu</i> ⁷	CE	1																									
<i>Bst</i> ⁷	CE	1																									
<i>Bygu</i> ¹⁷	CE		1																								
<i>Blu</i> ¹⁵	F			1																							

Barg ⁷	CE	1	
Pere ⁷	CE		1

Bad, *Banisteriopsis adenopoda*; Ban, *B. anisandra*; Barg, *B. argyrophylla*; Blu, *B. lutea*; Bma, *B. malifolia*; Bmu, *B. muricata*; Box, *B. oxyclada*; Bpu, *B. pubipetala*; Bst, *B. stellaris*; Byco, *B. coccolobifolia*; Bycr, *B. crassa*; Bycf, *B. crassifolia*; Bygu, *B. guilleminiana*; Byin, *B. intermedia*; Byla, *B. lancifolia*; Bylt, *B. latifolia*; Bylx, *B. laxiflora*; Byse, *B. sericea*; Bysu, *B. subterranea*; Byum, *B. umbellata*; Byve, *B. verbascifolia*; Hace, *Heteropterys aceroides*; Hpte, *H. pteropetala*; Mscs, *Mascagnia cordifolia*; Pere, *Peixotoa reticulata*; Tgu, *Tetrapteris guilleminiana*; Stla, *S. lalandianum*.

CAPÍTULO 4

***JANUSIA ANISANDRA* (A.JUSS.) GRISEB.:
BIOLOGIA FLORAL, POLINIZAÇÃO E PRIMEIRO REGISTRO DE
ENANTIOSTILIA EM MALPIGHIACEAE**

**JANUSIA ANISANDRA (A.JUSS.) GRISEB.:
BIOLOGIA FLORAL, POLINIZAÇÃO E PRIMEIRO REGISTRO DE ENANTIOSTILIA
EM MALPIGHIALES**

Elisangela Bezerra¹ & Isabel Cristina Machado²

¹Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco. E-mail: eli.lucia@ig.com.br

² Departamento de Botânica, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Pernambuco. Av Profº Moraes Rêgo, s/nº, Cidade Universitária, 50372-970, Recife-PE, Brasil. E-mail: imachado@ufpe.br

Palavras-chave: biologia floral, enantiostilia dimórfica, flores espelho, sistema reprodutivo, Centridini, flores de óleo.

Resumo

Enantiostilia é um tipo de polimorfismo sexual das plantas no qual o pistilo encontra-se deslocado para o lado direito ou esquerdo da flor, resultando numa imagem espelhada. Sua ocorrência tem sido confirmada em oito ordens de Angiospermas: seis eudicotiledôneas e duas monocotiledôneas, não havendo referência para Malpighiales. Em análise à guilda de flores de óleo em uma área de caatinga, foi observada a ocorrência destas características nas flores de *Janusia anisandra*, sendo este o primeiro registro para a ordem. Os estudos de campo foram realizados no Parque Nacional do Catimbau, Nordeste do Brasil, sendo analisados a fenologia, a biologia floral e o sistema reprodutivo da espécie, relacionando o efeito da enantiostilia nos mecanismos de polinização da espécie. As flores de *Janusia anisandra* apresentam as características típicas de flores melitófilas, sobretudo com relação à síndrome de flores de óleo, como tipo floral disco, antese diurna, coloração conspícua e ultravioleta e elaióforos epiteliais aderidos no cálice. O arranjo das estruturas reprodutivas caracteriza o padrão de enantiostilia como sendo do tipo recíproca dimórfica, representada pela presença de um estame no lado oposto ao pistilo, com morfos florais ocorrendo em diferentes indivíduos. O fato de a espécie ser auto-compatível ressalta o efeito deste fenômeno sobre sua reprodução, onde a precisão na transferência polínica promovida pela enantiostilia aumenta as chances de polinizações cruzadas.

Introdução

Dentre as nove famílias de Angiospermas que apresentam flores que oferecem óleo como recurso aos seus polinizadores, Malpighiaceae é uma das mais representativas (Buchmann, 1987), com aproximadamente 60 gêneros e 1250 espécies predominantemente tropicais (Anderson, 1979, 1990; Vogel, 1990; Martin, 2002; Davis et al., 2002).

Com 92% das espécies neotropicais apresentando óleos florais como atrativo primário, as suas flores de representantes de Malpighiaceae têm como principais polinizadores abelhas fêmeas da tribo Centridini (representadas especialmente pelos gêneros *Centris* e *Epicharis*) (Vogel, 1974; Buchmann, 1987; Michener, 2000; Machado, 2002, 2004; Alves dos Santos et al., 2007).

Janusia A. Juss. é um gênero de Malpighiaceae representado por cerca de 20 espécies (Buchmann, 1987), caracterizado por apresentar número reduzido de estames (cinco a seis) e estiletos e estigmas fusionados. Este arranjo das estruturas reprodutivas é bastante diferenciado dos padrões descritos para a família, cujas flores apresentam androceu formado por um conjunto de dez estames e o pistilo, tricarpelar, por estiletos e estigmas livres (Anderson, 1979).

Enantiostilia é um tipo de polimorfismo sexual das plantas controlado geneticamente, no qual o pistilo encontra-se deslocado para o lado direito ou esquerdo da flor, resultando numa

imagem espelhada. (Jesson e Barrett, 2002 a). Sua ocorrência tem sido confirmada em oito ordens de Angiospermas: seis eudicotiledôneas (Fabales, Myrtales, Dipsacales, Lamiales, Solanales e Gentianales) e duas monocotiledôneas (Asparagales e Commelinales) (Jesson e Barrett, 2003a), não havendo registro para Malpighiales.

Neste estudo foram analisados a fenologia, a biologia floral e o sistema reprodutivo de *Janusia anisandra* (A.Juss.) Griseb., abordando os aspectos diferenciados da morfologia floral, relacionando o efeito da enantiofilia nos mecanismos de polinização e suas implicações na reprodução da espécie.

Material e métodos

As observações de campo foram realizadas no Parque Nacional do Catimbau, na porção situada no município de Buíque, distando cerca de 285 km da capital de Pernambuco, Nordeste do Brasil (8°32'14'' e 8°35'12''S; 37°14'42'' e 37°15'02''W). O PARNA Catimbau faz parte da bacia sedimentar do Jatobá, sendo constituído por um conjunto de serras areníticas e vegetação típica de caatinga de areia (Rodal et al., 1998; Gomes, 1999; Andrade et al., 2004), com clima quente e seco (BS'hW – Köppen) e temperatura e pluviosidade médias anuais em torno de 26°C e 600 mm, respectivamente, sendo os meses de abril a junho marcados por intensa precipitação (Rodal et al., 1998; Gomes, 1999; SNE, 2002).

Nos 607 Km² que delimitam o Parque, podem-se encontrar áreas com mosaicos vegetacionais, apresentando áreas de caatinga com elementos de campo rupestre (CCR) e outras com elementos de cerrado (CEC), além de áreas típicas de caatinga arbustiva caducifolia espinhosa (CACE) (SNE, 2002).

Entre os meses de junho a dezembro de 2005 e 2006, foram acompanhadas populações naturais de *J. anisandra*, localizadas na Chapada de São José (CCR) e no Sítio Breu (CACE), compostas por dois e 13 indivíduos, respectivamente, perfazendo um total de 268 h de observação de campo. Análises complementares foram realizadas no Laboratório de Biologia Floral e Reprodutiva da Universidade Federal de Pernambuco (UFPE).

A fenologia reprodutiva foi acompanhada mensalmente em sete indivíduos através da análise semi-quantitativa descrita por Fournier (1974), sendo registradas as fenofases de emissão de botões, floração e frutificação. O padrão de floração para a espécie foi determinado de acordo com as classificações de Gentry (1974) e Newstrom et al. (1994). Os dados referentes às médias de precipitação e temperatura do local de estudo foram fornecidos pelo Instituto Nacional de Meteorologia.

A análise da morfometria floral foi realizada inicialmente no campo e refinada em material fixado com FAA 70%. Desenhos esquemáticos foram realizados com auxílio de câmara clara acoplada a microscópio estereoscópico, a fim de evidenciar detalhes estruturais dos verticilos reprodutivos.

O arranjo e o número de flores/inflorescência, horário de abertura, duração e seqüência da antese, número de flores abertas/dia/inflorescência, cor e simetria das flores foram registrados através da análise de 40 inflorescências de quatro indivíduos da população (10 inflor./indiv.). A reflexão/absorção de ultravioleta foi verificada através da reação com hidróxido de amônio (Dafni et al., 2005), sendo utilizadas 12 flores de quatro indivíduos (3 flores/indiv.), as quais foram colocadas em tubos fechados, sendo submetidas durante cinco minutos ao reagente. A receptividade estigmática foi testada através da reação com permanganato de potássio 0,25% (Robinson, 1924), sendo as flores (n=6) submersas nesta solução por cinco minutos e posteriormente lavadas com água destilada, sendo a área corada fortemente em vermelho correspondente à área receptiva.

A viabilidade polínica foi detectada através da coloração citoplasmática com carmim acético 2% (Radford et al., 1974, Dafni et al., 2005), utilizando-se 20 botões em pré-antese coletados em quatro indivíduos (5 botões/indiv.). O conteúdo polínico foi depositado em lâminas histológicas, separadas de acordo com o tipo de estames: 1) lâminas com grãos de pólen provenientes dos estames maiores e 2) lâminas com grãos de pólen dos estames menores, sendo adicionado uma gota do corante e contados 300 grãos/lâmina, com auxílio de microscópio óptico.

Para quantificar o número de grãos de pólen/flor foram utilizados 10 botões em pré-antese coletados de diferentes indivíduos (n=4). As anteras foram isoladas e, assim como para o teste de viabilidade, os estames maiores foram analisados separadamente dos demais. Os grãos foram removidos em solução de ácido láctico glicerinado 3:1 (Lloyd, 1972) e as amostras colocadas na câmara de Neubauer (Moura et al., 1987). O resultado obtido foi dividido pelo número de óvulos, sendo estimada a razão pólen/óvulo da espécie, segundo Cruden (1977).

Para a análise do sistema reprodutivo, foram utilizadas 145 flores para a realização dos testes de verificação de agamospermia (n=30), autopolinização espontânea (n=30) e manual (n=35) e polinização cruzada (n=50), sendo para cada tratamento, isoladas com sacos de voal desde a fase de botão. Os testes de autopolinização manual e polinização cruzada, os pistilos foram polinizados com grãos de pólen dos estames grandes e pequenos, separadamente (n= 20 e n=15/auto; n=35 e n=15/cruzada). Para verificar o percentual de frutos formados sob condições naturais, 114 flores de sete indivíduos (máx. duas flores/inflor.) foram marcadas e acompanhadas até a murcha total da flor ou o desenvolvimento total do fruto.

Os valores obtidos através destes experimentos foram utilizados para calcular o índice de auto-incompatibilidade da espécie (ISI), representado pela razão entre os percentuais de frutos formados

através de autopolinizações manuais e polinizações cruzadas (Zapata e Arroyo, 1978) e a eficácia reprodutiva, representada pela razão entre os percentuais de frutos formados naturalmente e pelas polinizações cruzadas (Zapata e Arroyo, 1978).

Os visitantes florais foram observados diretamente no campo, em plantas focais, sendo analisados quanto ao comportamento, como polinizadores ou pilhadores, quanto ao tamanho, como pequenos ou médio-grandes (sensu Frankie et al., 1983), bem como o recurso por eles procurado. A frequência das visitas foi registrada por três dias consecutivos durante o pico de floração da espécie, no período das 5 h às 16 h.

Espécimes-testemunho dos visitantes florais foram coletados com o auxílio de puçá, montados e conservados a seco, sendo encaminhados à especialistas para identificação, encontrando-se depositados na coleção entomológica do Laboratório de Biologia Floral e Reprodutiva da UFPE. Ramos florais foram coletados e suas exsicatas encontram-se depositadas no Herbário UFP (Professor Geraldo Mariz) também como espécime-testemunho (Nº 48.252).

Resultados

Fenologia reprodutiva – A floração de *J. anisandra* tem início em junho, quando surgem os primeiros botões, estendendo-se até o final de setembro/início de outubro (Fig. 1A), coincidindo com o final da estação chuvosa e início da estação seca da região (Fig. 1B). O período de flores em antese atinge o pico entre os meses de julho e agosto, quando todos os indivíduos das populações estudadas apresentam-se floridos. A produção de frutos coincide com o período de estiagem na região (Fig. 1).

Morfometria e biologia floral – *Janusia anisandra* é uma liana de flores andróginas, com corola pentâmera de coloração amarelo-alaranjado, composta por pétalas livres, unguiculadas e de borda fimbriada, sendo a pétala estandarte, diferenciada por apresentar unha mais espessa e esbranquiçada, posicionada na parte superior da flor (Fig. 2A). Quatro pares de elaióforos epiteliais encontram-se aderidos ao cálice, dois em cada sépala, sendo ausente na sépala oposta à pétala estandarte. O androceu é formado por seis estames férteis: dois maiores, recurvados e posicionados no mesmo nível do pistilo: um lateralmente e um pouco abaixo do estigma e outro do lado oposto, com mesmo comprimento do pistilo e quatro menores, de coloração esverdeada, situados no centro da flor (Fig. 2A). O gineceu tricarpetal apresenta ovário súpero, trilocular, com um óvulo/lóculo, estilete único e estigma capitado.

A análise morfológica das flores revelou a presença de dois tipos, de acordo com o posicionamento do pistilo, ou deslocado lateralmente para a direita ou para a esquerda, sempre

acompanhado pelo estame maior. Os dois morfos florais ocorrem em diferentes indivíduos (Fig. 2A, B), resultando na assimetria floral da espécie.

As flores são organizadas em panículas de umbelas, com um número médio de $20,87 \pm 3,22$ flores/inflorescência, chegando a abrir diariamente até três botões/inflorescência. A antese inicia por volta das 5:00 h, com a distensão total das pétalas em torno das 6:30 h, quando as anteras mostram-se deiscentes. O teste de receptividade estigmática revelou uma leve protandria na espécie, com duração de aproximadamente duas horas após a abertura total da flor, que permanece vistosa cerca de 36 h, quando inicia o processo de senescência, desencadeando a murcha das pétalas e o escurecimento do pistilo. O teste de emissão de ultravioleta indicou o ungüículo da pétala estandarte, os estames centrais e os elaióforos como áreas intensamente coradas, sendo estes os pontos de reflexão dos raios UV na flor.

A viabilidade polínica registrada nos dois tipos de estames foi elevada, apresentando valores médios de 93,5% ($\pm 1,72$) para os maiores e 86% ($\pm 3,73$) para o conjunto formado pelos estames menores. O número médio de grãos de pólen para as respectivas classes de tamanho de estames foi de 10.870 (± 456) para os maiores e 7.570 (± 989) para os menores, totalizando cerca de 18.440 grãos/flor, resultando uma razão P/O de 6.147.

Sistema reprodutivo – Os testes de autopolinização controlados revelaram que *J. anisandra* é autocompatível, porém necessita de vetores bióticos para efetuar a polinização, visto que não houve formação de fruto espontaneamente. Os experimentos controlados (auto manual e cruzada) revelaram que a maioria dos frutos formados foram em decorrência de polinizações realizadas com grãos provenientes dos estames maiores, resultando em um ISI igual a 0,22. As polinizações naturais alcançaram 53,5% de sucesso, gerando elevado índice de eficácia reprodutiva (ER=0,7).

Visitantes florais – Quatro espécies de abelhas solitárias foram observadas nas flores de *J. anisandra* para coleta de óleo, todas pertencentes à tribo Centridini (Tabela 2). *Centris aenea* e *C. fuscata* foram seus principais polinizadores, somando 65% do total de visitas. Estas abelhas iniciavam suas atividades de forrageamento por volta das 6:00 h até as 14:00 h, não sendo mais registradas no resto do dia (Fig. 3). *Centris caxiensis* e *C. tarsata* foram mais freqüentes no período de 7:00 h as 12:00 h (Fig. 3).

As abelhas de tamanho médio-grande (Tabela 2) apresentaram comportamento semelhante entre si. Ao aproximarem-se da flor, pousavam e prendiam-se com suas mandíbulas à pétala estandarte, passando pelo espaço entre o pistilo e os estames maiores. Com suas pernas anteriores e medianas, as abelhas raspavam os elaióforos para extração do recurso floral, friccionando simultaneamente os estames menores localizados no centro da flor com a região ventral do tórax, promovendo a adesão

de grãos de pólen ao seu corpo. Ao deixar a flor, estas abelhas tocavam, com o dorso do tórax, o estigma e as anteras dos estames grandes, havendo deposição de grãos em duas áreas do dorso, na região próxima à inserção das asas.

Em uma visita subsequente à outra flor do mesmo indivíduo, o estigma pode receber auto-pólen em duas circunstâncias: durante a aproximação da abelha, quando o pistilo entra em contato com a região ventral do polinizador, ou durante a saída do mesmo, quando o pistilo toca seu dorso (polinização nototribica). A possibilidade de ocorrer auto-polinização só é minimizada na polinização esternotribica, em virtude da pouca quantidade de grãos existentes nos estames menores. A presença do estame maior posicionado lateralmente ao pistilo possibilita a geitonogamia. No entanto, polinizações cruzadas intra-morfo só são possíveis devido sua ocorrência. Nas visitas inter-morfos, a polinização pode ocorrer tanto na chegada quanto na saída do visitante floral, devido ao contato do pistilo com as regiões ventral e dorsal do visitante.

Centris tarsata foi considerada polinizador ocasional em virtude do seu tamanho e comportamento, sendo observado por várias vezes que, ao aproximar-se ou ao deixar a flor, ela o fazia pelo espaço deixado entre os estames maiores e o pistilo, não tocando o estigma floral.

Discussão

Fenologia reprodutiva – As fenofases de floração e frutificação de *Janusia anisandra* enquadram-se no padrão cornucópia, descrito por Gentry (1974) que se caracteriza pela intensa produção de flores durante várias semanas e anual com duração intermediária (1-5 meses) sensu Newstrom et al. (1994). Este padrão é comumente observado em espécies de Malpighiaceae (Gottsberger, 1986; Barros, 1992; Gaglianone, 2000, 2003; Sigrist e Sazima, 2004, Costa et al., 2006; capítulo 1 desta tese), possibilitando às espécies simpátricas uma alternância entre seus picos de floração, diminuindo a pressão inter-específica pelos polinizadores afins e ao mesmo tempo, mantendo a guilda de polinizadores especializados na comunidade ao longo do ano.

Morfologia e biologia floral – Os verticilos externos (cálice e corola) de *J. anisandra* seguem os padrões morfológicos comuns às espécies de Malpighiaceae neotropicais, como número e disposição das peças, presença e o número de elaióforos aderidos ao cálice, coloração e horário da antese (Vogel, 1974, 1990; Anderson, 1979, 1990).

No entanto, o arranjo das estruturas reprodutivas encontrado nas flores é bastante característico, no qual o posicionamento dos estames e do pistilo resulta em um elaborado sistema de polinização. Em cada visita das abelhas há uma dupla chance de ocorrer a polinização: ao pousar (polinização esternotribica) e ao sair da flor (polinização nototribica).

O polimorfismo no posicionamento do estilete observado em *J. anisandra* é característico de flores enantiostílicas (sensu Jesson e Barret, 2002 a, 2003 a; Jesson et al., 2003), sendo um caráter geneticamente determinado (Jesson e Barret, 2002 a, b), ocorrendo em várias famílias de plantas não relacionadas (Endress, 2001), representa um forte exemplo de convergência floral para estratégias refinadas de dispersão de pólen em plantas polinizadas por abelhas (Jesson e Barrett, 2002 a).

Há diversos casos de enantiostilia mencionados para Solanaceae, Caesalpinaceae, Haemodoraceae, Vochysiaceae (e.g. Bowers, 1975, Ornduff e Dulberger, 1978; Dulberger e Ornduff, 1980; Dulberger, 1981; Fenster, 1985; Oliveira, 1996; Jesson e Barret, 2002 a, b), porém, este é o primeiro registro de ocorrência deste fenômeno para a ordem Malpighiales.

Este dimorfismo assimétrico tem sido interpretado por muitos autores como um mecanismo associado com polinização cruzada, resultante da convergência de pressões seletivas (Graham e Barret, 1995), onde a relação de reciprocidade entre estigma e estame (quando estes se posicionam em lados opostos da flor), torna mais precisa a transferência de pólen entre as flores de morfos distintos (Bowers, 1975; Jesson e Barret, 2002 b, 2003).

No entanto, esta hipótese tem sido questionada no tocante à enantiostilia monomórfica, cujas espécies apresentam flores de ambos os morfos na mesma inflorescência, sendo, muitas delas, auto-compatíveis (Dulberger, 1981; Fenster, 1995; Westerkamp, 2004; Costa, 2007).

O padrão dimórfico é mencionado como tendo evoluído da enantiostilia monomórfica (Barrett et al., 2000; Jesson et al., 2003), cuja estabilidade se deu pela ocorrência de grandes populações amplamente distribuídas, presença de polinizadores efetivos e cruzamentos predominantemente inter-morfos (Jesson e Barret 2002 b). Espécies enantiostílicas com este padrão são mais raras, cuja reprodução se dá, exclusivamente, através das visitas inter-morfos (Jesson et al., 2003).

Segundo Dulberger (1981), a enantiostilia poderia ser considerada como uma síndrome floral, visto que as espécies compartilham características comuns, com: 1) presença de dois grupos de estames funcional/morfológicamente distintos (alimentação/polinização), 2) deiscência poricida; 3) orientação diferenciada das anteras, direcionando a deposição do pólen de alimentação para a parte ventral da abelha e os grãos de polinização, para o lado ou para o dorso do inseto; 4) estilete curvado e estigma tocando as regiões de deposição de pólen e 5) estigmas diminutos.

As flores de *Janusia anisandra* apresentam todos estes atributos, excetuando-se a deiscência poricida das anteras. Sua heteranteria segue os padrões descritos por Vogel (1978), sendo os estames diferenciados em função do tamanho, morfologia, localização e cor, estando os estames menores, referidos como de alimentação, associados à atração dos polinizadores e os maiores (estames de polinização), inconspícuos e afastados do centro da flor.

Em *J. anisandra*, polinizações cruzadas podem acontecer na medida em que ocorram visitas entre diferentes indivíduos da população, seja no momento das abelhas pousarem na flor (polinização esternotríbica) ou ao deixá-la (nototríbica), em virtude da existência dos estames latero-inferior e oposto ao pistilo, possibilitando polinizações cruzadas nototríbicas entre flores do mesmo morfo ou de morfos distintos, respectivamente. Em relação às outras espécies de Malpighiaceae, a enantioestilia de *J. anisandra* proporciona, além da dupla chance de polinização através de uma única visita, uma maior precisão na deposição/transferência de pólen.

Janusia anisandra quebra os padrões da família também com relação à simetria. Espécies de Malpighiaceae são tipicamente monossimétricas, em virtude da pétala estandarte, porém, o deslocamento das estruturas reprodutivas de *J. anisandra* faz com que suas flores tornem-se assimétricas. Endress (2001) refere-se a flores enantioestílicas como assimétricas direito-esquerda, nas quais o pistilo não se encontra no centro da flor, mas curvados para um dos lados. A evolução da monossimetria para assimetria tem sido registrada em algumas famílias e ordens com espécies enantioestílicas, como Leguminosae, Lamiales, Orchidaceae e Zingiberales (Endress 1999).

Sistema reprodutivo – A separação espacial entre as anteras e o estigma parece ser suficiente para evitar polinizações espontâneas nas flores. Apesar de ser uma espécie auto-compatível, *J. anisandra* apresenta vários mecanismos que restringe a geitonogamia, como floração simultânea dos indivíduos, enantioestilia recíproca dimórfica e pequeno número de flores abertas/dia/inflorescência, impelindo os polinizadores efetivos a aumentar sua área de forrageamento, intensificando as visitas, inclusive em outros indivíduos, aumentando as chances de polinização cruzada. O índice de auto-incompatibilidade classifica a espécie como sendo moderadamente auto-compatível (Zapata e Arroyo, 1978), em decorrência do baixo número de frutos formados por auto-polinizações. De acordo com a classificação de Cruden (1977), *J. anisandra* é xenógama facultativa, o que foi confirmado experimentalmente nos cruzamentos realizados manualmente.

Visitantes florais – Os atributos florais apresentados por *J. anisandra* como antese diurna, cor amarela das pétalas, tipo floral disco, reflexão UV e elaióforos aderidos às sépalas permitem incluir a espécie na síndrome das flores de óleo (sensu Vogel, 1974; Faegri e Pijl, 1979; Endress, 1994).

A maioria das abelhas observadas é capaz de polinizar as flores de *J. anisandra*. Entretanto, de acordo com o tamanho e o comportamento durante as visitas, *Centris aenea*, *C. fuscata* e *C. caxiensis* foram consideradas as espécies mais eficientes. A relação entre flores de óleo e abelhas da tribo Centridini representa um notável exemplo de co-evolução difusa (Vogel, 1974, 1990; Anderson, 1979, 1990; Buchmann, 1987; Machado, 2002, 2004, Alves dos Santos et al., 2007) no qual as abelhas se especializaram para desenvolver estruturas que auxiliassem na manipulação dos

elaióforos, bem como na extração do recurso (óleo) produzido (Neff e Simpson, 1981; Simpson e Neff, 1981, 1983; Michener, 2000).

A longa história evolutiva dos Centridini com as flores de Malpighiaceae possibilita que este grupo de abelhas fêmeas de hábito solitário sejam seus principais polinizadores, mesmo em casos onde ocorram variações morfológicas, como observado para *Janusia anisandra*.

O papel da enantiostilia na espécie representa, portanto, uma eficiente estratégia que favorece a polinização cruzada, uma vez que preserva os grãos de pólen necessários à fecundação em áreas do corpo do polinizador que são inacessíveis ao mesmo, possibilitando uma menor produção de grãos e menor gasto energético.

Agradecimentos

As autoras agradecem ao biólogo Gabriel Mendes, pela realização dos desenhos esquemáticos, ao IBAMA, pela concessão da licença de pesquisa no PARNA Catimbau, à Dra. Renata Sebastianni (IBOT/SP), pela identificação taxonômica da espécie vegetal, ao Dr. Fernando Zanela (UFCEG), pela identificação dos Centridini, à CAPES, pela bolsa de doutorado concedida à primeira autora e ao CNPq, pela bolsa de Produtividade em Pesquisa concedida a I. C. Machado.

Referências

- Alves dos Santos, I., Machado, I. C. e Gaglianone, M. C. (2007) Historia natural das abelhas coletoras de óleo. Oecologia Brasiliensis versão eletrônica, <http://www.oecologia.biologia.ufrj.br/index.php/oecologiabrasiliensis/index>, 2007.
- Anderson, W. R. (1979) Floral conservatism in Neotropical Malpighiaceae. *Biotropica* 11, 219-223.
- Anderson, W. R. (1990) The origin of the Malpighiaceae – the evidence from morphology. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 64, 219-224.
- Andrade, K. V. S. A., R. M. J. N., Lucena, M. F. A. e Gomes, A. P. S. (2004) Composição florística de um trecho do Parque Nacional do Catimbau, Buíque, Pernambuco – Brasil. *Hoehnea* 31, 337-348.
- Barrett, S. C. H., Baker, A. M. e Jesson, L. K. (2000) Mating strategies in monocotyledons. In *Systematics and evolution monocots* (Wilson, K. e Morrison, D. eds.), CSIRO Publishing, Melbourne, Austrália, pp. 258-269.
- Barros, M. A. G. (1992) Fenologia da floração, estratégias reprodutivas e polinização de espécies simpátricas do gênero *Byrsonima* Rich (Malpighiaceae). *Revista Brasileira de Biologia* 52, 343-353.

- Bowers, K. A. (1975) The pollination ecology of *Solanum rostratum* (Solanaceae). American Journal of Botany 62, 633-638.
- Buchmann, S.L. (1987) The ecology of oil flowers and their bees. – Annu. Rev. Ecol. Syst. 18: 343-369.
- Costa, C. B. N., Costa, J. A. S. e Ramalho, M. (2006) Biologia reprodutiva de espécies simpátricas de Malpighiaceae em dunas costeiras da Bahia, Brasil. Revista Brasileira de Botânica 29, 103-114.
- Costa, C. B. N. (2007) Mecanismos de isolamento reprodutivo em espécies simpátricas: biologia reprodutiva de *Chamaecrista* (Leguminosae-Caesalpinoideae) em Mucugê, Bahia. PhD thesis, Universidade Estadual de Feira de Santana, Bahia.
- Cruden, R. W. (1977) Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. Evolution 31, 32-46.
- Dafni, A., Kevan, P. G., Husband, B. C. (2005) Practical pollination biology. Cambridge: Enviroquest Ltd.
- Davis, C. C., Bell, C. D., Mathews, S. e Donoghue, M. J. (2002) Laurasian migration explains Gondwanan disjunctions: evidence from Malpighiaceae. Evolution 99, 6833-6837.
- Dulberger, R. e Ornduff, R. (1980) Floral morphology and reproductive biology of four species of *Cyanella* (Tecophilaeaceae). New Phytologist 86, 45-56.
- Dulberger, R. (1981) The floral biology of *Cassia didymobotrya* e *C. auriculata* (Caesalpinaceae). American Journal of Botany 68, 1350-1360.
- Endress, P. K. (1994) Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge Univ. Press.
- Endress, P. K. (1999) Symmetry in flowers: diversity and evolution. International Journal of Plant Science 160, 3-23.
- Endress, P. K. (2001) Evolution of floral symmetry. Current Opinion in Plant Biology 4, 86-91.
- Faegri, K. e Pijl, L. (1979) The principles of pollination ecology. Pergamon Press.
- Fenster, C. B. (1995) Mirror image and their effect on outcrossing rate in *Chamaecrista fasciculata* (Leguminosae). American Journal of Botany 82, 46-50.
- Frankie, G. W., Haber, W. A., Opler, P. A. e Bawa, K. S. (1983) Characteristics and organization of large bee pollination systems in the Costa Rican dry forest. In Handbook of experimental pollination biology (Jones, C. E. e Little, R. J., eds.). Scientific and Academic Editions, New York, pp. 411-447.
- Gaglianone, M. C. (2000). Interações de *Epicharis* (Apidae, Centridini) e flores de Malpighiaceae em um ecossistema de Cerrado. Anais do IV Encontro Sobre Abelhas 1, 246-252.

- Gaglianone, M. C. (2003). Abelhas da tribo Centridini na estação Ecológica de Jataí (Luiz Antônio, SP): composição de espécies e interações com flores de Malpighiaceae. In Apoidea Neotropica. (Melo, G. A. R. e Alves dos Santos, I., eds.). UNESCO, pp. 279-284.
- Gentry, A. H. (1974) Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. Biotropica 6, 64-68.
- Gomes, A. P. S. (1999). Florística e fitossociologia da vegetação arbustiva subcaducifólia no município de Buíque-PE. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife.
- Gottsberger, G. (1986). Some pollination strategies in Neotropical Savannas and Forest. Plant Systematics and Evolution 152, 29-45.
- Graham, S. W. e Barret, C. H. (1995) Phylogenetic systematics of the Pontederiales: implications for breeding-system evolution. In Monocotyledons: systematics and evolution (Rudall, P. J., Cribb, P. J., Cutler, D. F. e Humphries, C. J., eds.), Royal Botanic Gardens, Kew, UK, pp. 415-441.
- Jesson, L. K. e Barret, S. C. H. (2002a) Solving the puzzle of mirror-image flowers. Nature 417, 707.
- Jesson, L. K. e Barret, S. C. H. (2002b) Enantiostyly in *Wachendorfia* (Haemodoraceae): the influence of reproductive systems on the maintenance of the polymorphism. American Journal of Botany 89, 253-262.
- Jesson, L. K. e Barret, S. C. H. (2003) The comparative biology of mirror-image flowers. International Journal of Plant Science 164, 237-249.
- Jesson, L. K., Kang, J., Wagner, S. L., Barret, S. C. H. e Dengler, N. G. (2003) The development of enantiostyly. American Journal of Botany 90, 183-195.
- Lloyd, D. G. (1972) Breeding systems in *Cotula* L. (Compositae, Anthemidae). New Phytologist 71, 1181-1194.
- Machado, I. C. (2002) Flores de óleo e abelhas coletoras de óleo floral: conceitos, distribuição e revisão. Anais do V Encontro Sobre Abelhas 1, 129-135.
- Machado, I. C. (2004) Oil-collecting bees and related plants: a review of the studies in the last twenty years and case histories of plants occurring in NE Brazil. In Solitary bees: Conservation, rearing and management for pollination. (Freitas, B. M. e Pereira, J. O. P., orgs.). Imprensa Universitária/UFC, pp. 255-280.
- Martin, H. A. (2002) History of the family Malpighiaceae in Australia and its biogeographic implications: evidence from pollen. Australian Journal of Botany 50, 171-182.
- Michener, C. D. (2000) The bees of the world. The Johns Hopkins Univ. Press.

- Moura, R. A., Purchio, A., Wada, C. S. e Almeida, T. V. (1987) Técnicas de laboratório. 3ª ed. São Paulo: Livraria Atheneu Edit.
- Neff, J. L. e Simpson, B. B. (1981) Oil-collecting structures in the Anthophoridae (Hymenoptera): Morphology, function and use in systematics. *Journal of the Kansas Entomological Society* 54, 95-123.
- Newstrom, L. E., Frankie, G. W. e Baker, H. G. (1994) A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26, 141-159.
- Oliveira, P. E. (1996) Biologia floral de *Salvertia convallariodora* (Vochysiaceae): uma espécie de cerrado polinizada por mariposas. *Revista Brasileira de Botânica* 19, 49-53.
- Ornduff, R. e Dulberger, R. (1978) Floral enantiomorphy and the reproductive system of *Wachendorfia paniculata* (Haemodoraceae). *New Phytologist* 80, 427-434.
- Radford, A. E., Dickinson, W. C., Massey, J. R. e Bell, C. R. (1974) Vascular plant systematics. New York: Harper and Row Publishers.
- Rodal, M. J. N., Andrade, K.V.A., Sales, M. F. e Gomes, A. P. S. (1998) Fitossociologia do componente lenhoso de um refúgio vegetacional no município de Buíque, Pernambuco. *Revista Brasileira de Biologia* 58, 517-526.
- Robinsohn, I. (1924) Die farbungsreaktion der narbe, stigmatochromie, als morpho-biologische blütenuntersuchungs methode. *Sitzungsberichten akademie der Wissenschaften Wien, math-nat., Abteilung I* 133, 180-213.
- Sigrist, M. R. e Sazima, M. (2004) Pollination and reproductive biology of twelve species of Neotropical Malpighiaceae: stigma morphology and its implications for the breeding systems. *Annals of Botany* 94, 33-41.
- Simpson, B. B. e Neff, J. L. (1981) Floral rewards: alternatives to pollen and nectar. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68, 301-322.
- Simpson, B. B. e Neff, J. L. (1983) Evolution and diversity of floral rewards. In *Handbook of experimental pollination biology* (Jones, C. E. e Little, R. J. eds.), Scientific and Academic Editions, New York, pp.142-159.
- Sociedade Nordestina de Ecologia (SNE).(2002) Projeto técnico para criação do Parque Nacional do Catimbau/PE. Versão final.
- Vogel, S. (1974) Ölblumen und ölsammelnde Bienen. *Tropische und Subtropische Pflanzenwelt* 7, 285-547.
- Vogel, S. (1978) Evolutionary shifts from reward to deception in pollen flowers. In *The pollination of flowers by insects* (Richards, A. J. ed.), Linnean Soc. London, Academic Press, London, pp. 89-96.

- Vogel, S. (1990) History of the Malpighiaceae in the light of the pollination ecology. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 55, 130-142.
- Westercamp, C. (2004) Ricochet pollination in Cassias – and how bees explain enantiostyly. In *Solitary bees: Conservation, rearing and management for pollination*. (Freitas, B. M. e Pereira, J. O. P., eds.). Imprensa Universitária/UFC, pp. 225-230.
- Zapata, R. T. e Arroyo, M. T. K. (1978) Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest. *Biotropica* 10, 221-230.

Tabela 1. Resultados dos testes sobre o sistema reprodutivo de *J. anisandra*. As polinizações foram realizadas com grãos de pólen dos estames pequenos * e grandes**

Tratamentos	Flores/fruto formado (n)	Sucesso reprodutivo (%)
Apomixia	30/0	0
Autopolinização espontânea	30/0	0
Autopolinização manual *	15/2	13
Autopolinização manual **	20/4	20
Polinização cruzada *	15/10	67
Polinização cruzada **	35/28	80
Polinização natural	114/61	53,5

Tabela 2. Polinizadores registrados em *J. anisandra* (sensu Michener, 2000) e sua classificação quanto ao tamanho (sensu Frankie et al., 1983) como pequenos* ou médio/grande.**

Espécies	Tamanho (mm)
APIDAE	
Centridini	
<i>Centris (Centris) aenea</i> Lep., 1841	16**
<i>Centris (Centris) caxiensis</i> Ducke, 1907	13**
<i>Centris (Paremsia) fuscata</i> Lepeletier, 1841	18**
<i>Centris (Hemisiella) tarsata</i> (Smith, 1874)	10*

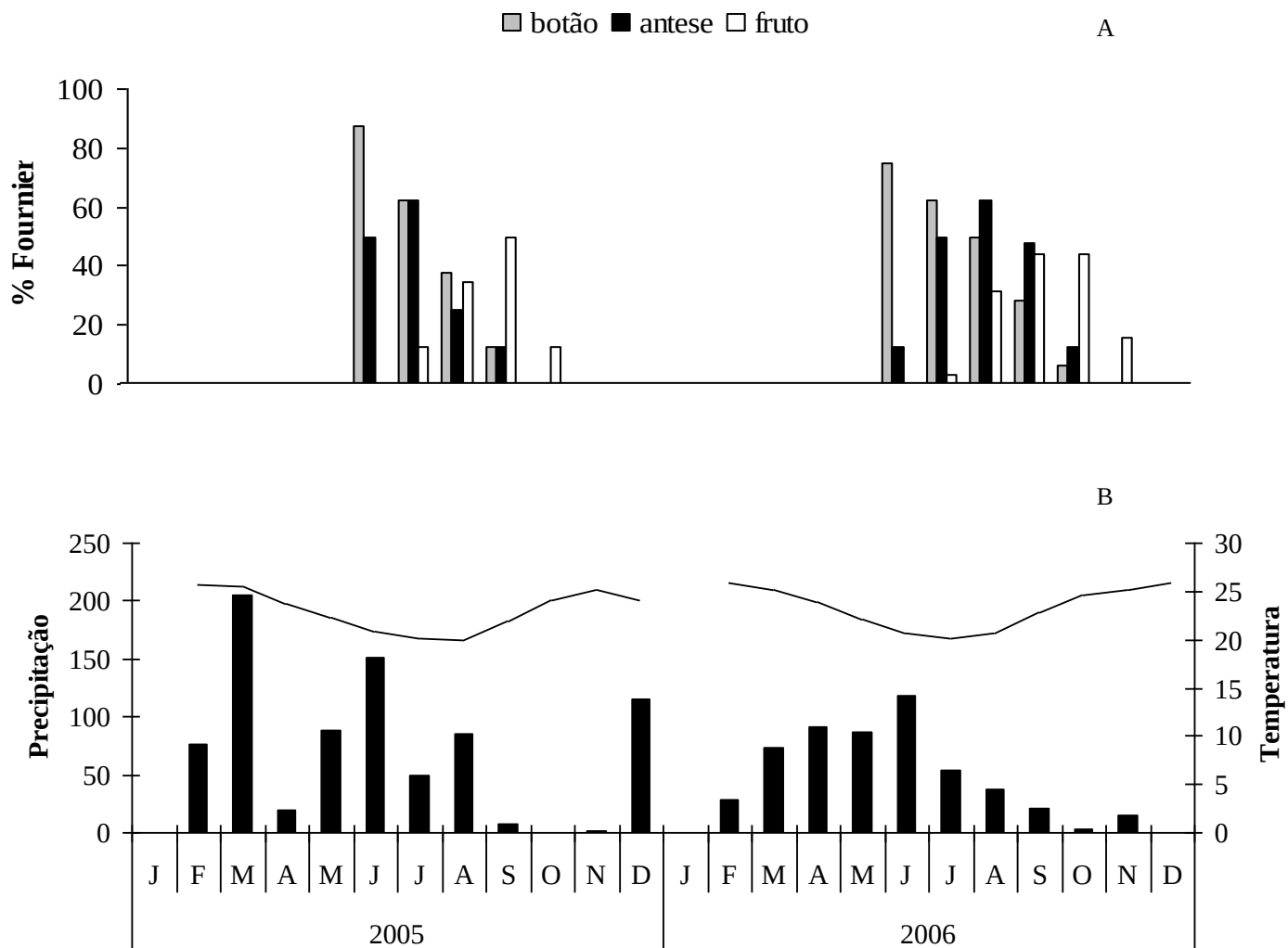


Figura 1. Dados da fenologia reprodutiva de *J. anisandra* (A) e médias da precipitação e temperatura de área de estudo (B).



10 mm

Figura 2. Flor de *J. anisandra*, evidenciando os aspectos morfológicos que a enquadra na síndrome de flores de óleo. Destaque para a pétala estandarte e o arranjo dos verticilos reprodutivos (A) e os morfos florais (dextrógiro em B e levógiro em C) ocorrentes em diferentes indivíduos.

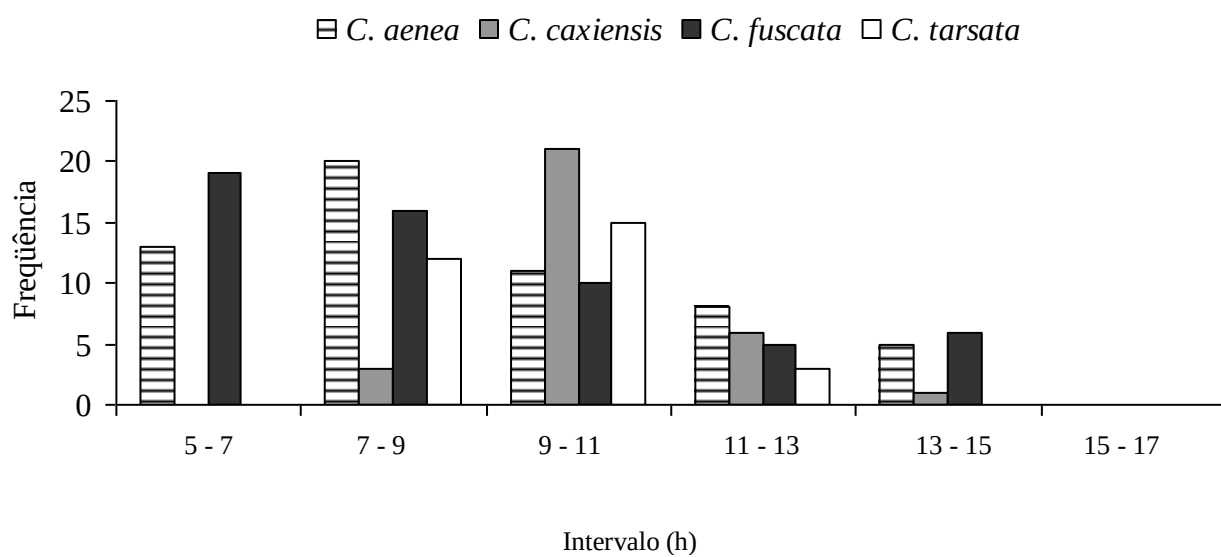


Figura 3. Frequência de visitas dos Centridini às floras de *J. anisandra* nas populações ocorrentes no PARNA Catimbau, NE/BR.

CAPÍTULO 5

BIOLOGIA REPRODUTIVA DE ESPÉCIES SIMPÁTRICAS DE MALPIGHIACEAE NO SEMI-ÁRIDO BRASILEIRO

Manuscrito a ser enviado ao periódico Flora

Biologia reprodutiva e barreiras pré-zigóticas em espécies simpátricas de Malpighiaceae no semi-árido brasileiro

Elisangela Bezerra¹ & Isabel Cristina Machado²

¹Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco. E-mail: eli.lucia@ig.com.br

² Departamento de Botânica, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Pernambuco. Av Profº Moraes Rêgo, s/nº, Cidade Universitária, 50372-970, Recife-PE, Brasil. E-mail: imachado@ufpe.br

Resumo

Malpighiaceae é uma família distribuída ao longo da faixa Pantropical, formada por 65 gêneros e cerca de 1250 espécies, das quais 85% ocorrem no Novo Mundo. Estudos enfocando o sistema reprodutivo destas plantas revelam que não há um padrão para a família, nem mesmo para as espécies de um mesmo gênero, contudo apontam uma tendência para a auto-compatibilidade. Este estudo aborda os aspectos do sistema reprodutivo de 13 espécies de Malpighiaceae, objetivando reconhecer possíveis barreiras pré-zigóticas que minimizam ou impedem a geitonogamia. Os experimentos e observações de campo foram realizados em 2005 e 2006, analisando os aspectos da biologia reprodutiva de espécies simpátricas de Malpighiaceae através de polinizações controladas, verificando os aspectos do isolamento reprodutivo das espécies sincronopátricas. Foram feitos ainda análise da razão fruto/flor, semente/óvulo e testes de viabilidade polínica. Das dez espécies analisadas, seis são auto-incompatíveis, três auto-compatíveis e uma (*Banisteriopsis pubipetala*) é agamospérmica, não havendo um padrão para a ocorrência dos sistemas reprodutivos na família Malpighiaceae, nem para as espécies do mesmo gênero. A maioria das espécies necessita, portanto, de vetores bióticos de polinização que garantam sua reprodução.

Palavras-chave: sistema reprodutivo, isolamento reprodutivo, espécies sincronopátricas, Caatinga.

Introdução

Malpighiaceae é uma família distribuída ao longo da faixa Pantropical, formada por 65 gêneros e cerca de 1250 espécies, das quais 85% ocorrem no Novo Mundo (Anderson, 1979, 1990; Davis et al., 2002; Martin, 2002). Sua grande diversidade no continente americano tem sido atribuída à ocorrência das interações mutualísticas entre suas flores, caracterizadas pela ocorrência de elaióforos epiteliais localizados no cálice, e seus polinizadores, abelhas fêmeas, solitárias, das tribos Centridini, Ctenoplectrini e Tapinotaspidini (Vogel, 1974, 1990; Anderson, 1979; Neff e Simpson, 1981; Buchmann, 1987; Machado, 2002, 2004; Alves dos Santos et al., 2007).

Os aspectos morfológicos florais e sua relação com as abelhas coletoras de óleo, em representantes de Malpighiaceae e de outras famílias de plantas com flores de óleo têm sido amplamente estudados (e.g. Vogel, 1974, 1990; Anderson, 1979; Lobreau-Callen, 1983, 1989; Simpson e Neff, 1983; Buchmann, 1987; capítulo 2 desta tese). Entretanto, com relação aos aspectos reprodutivos, ainda são relativamente poucos os gêneros e espécies de Malpighiaceae analisados (Anderson, 1980; Steiner, 1985; Barros, 1992; Freitas et al., 1999; Martins et al., 1999; Teixeira e Machado, 2000; Bezerra, 2004; Sigrist e Sazima, 2004; Benezar e Pessoni, 2006; Costa et al., 2006).

A localização dos verticilos reprodutivos no centro da flor permite que o polinizador contate anteras e estigmas ao mesmo tempo, possibilitando que numa única visita ocorra transferência polínica, otimizando as chances de ocorrer a fecundação (Vogel, 1974; Sigrist e Sazima, 2004), onde a existência de barreiras pré e pós zigóticas tendem a minimizar, ou mesmo impedir, auto-polinizações.

O presente estudo traz informações acerca da biologia reprodutiva de espécies de Malpighiaceae, sobretudo de representantes ocorrentes na região do semi-árido brasileiro, visando contribuir com a ampliação do cenário atual sobre o conhecimento do sistema reprodutivo da família, verificando os aspectos do isolamento reprodutivo das espécies sincronopáticas.

Material e métodos

Área de estudo e espécies analisadas – Os experimentos e observações de campo foram realizados no Parque Nacional do Catimbau (8°24'00'' e 8°36'35''S; 37°09'30'' e 37°14'40''W), durante os anos de 2005 e 2006. O Parque está localizado nos municípios de Buíque, Tupanatinga e Ibimirim, numa área de transição entre o Agreste e o Sertão do Estado de Pernambuco, distando cerca de 300 km de Recife, e compreende uma poligonal de 607 km², formado por embasamentos

pré-cambrianos, sedimentos da Bacia do Jatobá e coberturas Terciárias (15, 35 e 50%, respectivamente), apresentando diferentes tipos vegetacionais (SNE, 2002).

O acesso à área do Parque foi feito através do distrito do Catimbau (município de Buíque), sendo percorridas áreas de caatinga arbustiva com elementos de campo rupestre (platô da Serra de Jerusalém – Chapada de São José, com altitude de 800 a 1100m); caatinga arbustiva com elementos próprios de cerrado (Sítio Serra Branca e Cânion) e áreas de vegetação típica de caatinga (Sítios Serrinha, Igrejinha, Breu) (SNE, 2002).

Análises complementares foram realizadas no laboratório de Biologia Floral e Reprodutiva – Polinizar, Departamento de Botânica/Centro de Ciências Biológicas (UFPE).

Ramos florais foram coletados para confecção de exsicatas, sendo os espécimes-testemunho depositados no herbário UFP - Profº Geraldo Mariz da Universidade Federal de Pernambuco. As espécies estudadas, com respectivos números de registro, foram: *Banisteriopsis muricata* (Cav.) Cuatrec. (44.419), *B. pubipetala* (A. Juss.) Cuatrec. (38.992), *B. schizoptera* (A. Juss.) B. Gates (35.991), *B. stellaris* (Griseb.) B. Gates (35.678), *Diplopteris pubipetala* (41.561), *Carolus casei* (38.972), *Heteropterys* sp.2 (35.992), *Janusia anisandra* (A.Juss.) Griseb. (44.419), *Heteropterys* sp.1 (44.356), *Stigmaphyllon auriculatum* (A. Juss.) (48.254) e *Stigmaphyllon ciliatum* (45.201). Além destas, *Byrsonima gardnerana* (A. Juss.) (42.805) e *Stigmaphyllon paralias* (A. Juss.) (45.536) também foram incluídas no presente estudo, sendo complementados os dados já existentes para as referidas espécies (Bezerra, 2004).

Viabilidade polínica – para cada espécie foi determinada a viabilidade dos grãos de pólen através da coloração citoplasmática com carmim acético 2% (Radford et al., 1974; Dafni et al., 2005), sendo utilizados 10 botões em pré-antese escolhidos aleatoriamente em diferentes indivíduos. Foram removidas duas anteras/flor, sendo seu conteúdo polínico depositado em lâminas histológicas (uma lâmina/antera), com uma gota do corante. Foram contados 300 grãos por lâmina, com auxílio de microscópio óptico e lamínula milimetrada e obtida a proporção de grãos viáveis (citoplasma corado) e inviáveis (citoplasma incolor).

Sistema reprodutivo – Os tratamentos para verificação do sistema reprodutivo envolveram os seguintes experimentos: 1) autopolinização espontânea, no qual os botões permaneceram ensacados até a senescência floral; 2) verificação de ocorrência de agamospermia, no qual botões em pré-antese foram emasculados e re-ensacados; 3) autopolinização manual, onde as flores marcadas receberam grãos de pólen de seus próprios estames; 4) polinização cruzada, cujas flores receberam pólen de outros indivíduos. Para a realização deste tratamento, as espécies autocompatíveis foram emasculadas na fase de pré-antese e, posteriormente, polinizadas.

Em todos estes tratamentos, os botões foram encobertos em pré-antese com sacos de voal, sendo utilizados, para cada espécie, um mínimo de 20 flores de diferentes indivíduos e duas a quatro flores/inflorescência para cada teste. As flores manipuladas foram marcadas com linhas coloridas, possibilitando a distinção dos experimentos. Nos tratamentos envolvendo polinizações manuais, as flores foram polinizadas por volta das 10 horas da manhã.

O sucesso reprodutivo sob condições naturais (controle) foi obtido através do acompanhamento de flores marcadas ($n \geq 100$) em diferentes indivíduos ($n \geq 2$) e diferentes inflorescências ($n = 10$) até a completa formação dos frutos, sendo utilizado para o cálculo da eficácia reprodutiva das espécies, obtido pela razão entre o percentual de frutos formados por polinizações cruzadas e o percentual de frutos formados decorrente das polinizações naturais (Zapata e Arroyo, 1978). Foram também analisados os fatores pré-zigóticos relacionados ao isolamento reprodutivo das espécies simpátricas, como diferenças na morfologia da flor, período de floração, distribuição espacial das populações e partilha de visitantes.

Foi calculado o Índice de Auto-incompatibilidade (ISI) para cada espécie de acordo com Bullock (1985), que corresponde à razão entre os frutos formados por autopolinização manual sobre a polinização cruzada, sendo feitas também correlações entre o sistema reprodutivo e o hábito. Foram agregados aos resultados deste estudo, dados já publicados do sistema reprodutivo de outras espécies de Malpighiaceae para diferentes ecossistemas, contribuindo para uma visão panorâmica acerca do sistema reprodutivo das espécies dessa família.

Razões fruto/flor e semente/óvulo – As razões fruto/flor e semente/óvulo foram determinadas para cada espécie, a partir da contagem aleatória de flores e posteriormente, frutos/inflorescência ($n=30$) em dez indivíduos. Como todas as espécies apresentam um único óvulo/carpelo (três óvulos/flor, exceto *Byrsonima gardnerana*, que apresenta um único óvulo/flor), para a estimativa da razão semente/óvulo foi quantificado o número de sementes produzidas em 50 frutos de dez indivíduos, sendo então, estimado o sucesso reprodutivo pré-emergente (PERS) (Wiens et al., 1987).

Resultados

Das treze espécies analisadas neste estudo, oito são auto-incompatíveis, quatro auto-compatíveis, porém, não autógamas, com ISI variando entre 0,23 a 0,3. O experimento de emasculação dos botões revelou *Banisteriopsis pubipetala* como sendo agamospérmica (Tabela 1).

Em condições naturais, a taxa de frutificação para a guilda de flores de óleo foi elevada, uma vez que mais da metade das flores expostas aos visitantes foram fecundadas, com exceção de

Stigmaphyllon auriculatum e *S. ciliatum*, cujos resultados foram menos expressivos. Tais resultados proporcionam alta eficácia reprodutiva para as espécies estudadas (Tabela 1), sendo a média das espécies autocompatíveis igual a 0,8 ($\pm 0,18$) e das auto-incompatíveis, 0,83 ($\pm 0,22$).

Modificações da estrutura da rede de interações formada por *Diplopteris pubipetala* e seus polinizadores, em decorrência do aumento expressivo das populações de *Trigona spinipes* nas suas flores, trouxeram implicações ao seu sucesso reprodutivo, diminuindo expressivamente o percentual de frutos formados naturalmente, a eficácia reprodutiva, a razão Fr/Fl e o PERS da espécie (Tabelas 1 e 2).

Os resultados da razão fruto/flor na comunidade analisada foram elevados, revelando que aproximadamente metade das flores de uma inflorescência são fecundadas e desenvolvem frutos (Tabela 2). As sâmaras geralmente apresentam três sementes, sendo eventualmente encontrados frutos com dois ou, mais raramente, um óvulo fecundado, o que corresponde a altos percentuais do PERS para a maioria das espécies analisadas.

A viabilidade polínica variou entre 83% a 93,5%, com exceção de *Banisteriopsis pubipetala*, na qual apenas 38% dos grãos apresentaram conteúdo citoplasmático (Tabela 2). Outro aspecto interessante encontrado nesta espécie foi o fato da maioria dos indivíduos das três populações analisadas, apresentarem flores com anteras vazias, enquanto outras apresentaram uma quantidade reduzida de grãos ($n=283 \pm 27,6$ grãos/antera), numa proporção de 5:1 indivíduo.

O levantamento dos dados de literatura sobre o sistema reprodutivo de espécies de Malpighiaceae registrou um maior número de espécies autocompatíveis, independente do tipo de hábito das mesmas. A incorporação dos resultados deste estudo a estes dados contribuiu para um aumento significativo, especialmente das espécies auto-incompatíveis (Tabela 3, Fig. 1). Por motivos de dualidade nos resultados encontrados, *Banisteriopsis muricata* foi excluída desta análise.

Discussão

Os dados obtidos neste estudo e na literatura revelam que não há um padrão para a ocorrência dos sistemas reprodutivos em Malpighiaceae, nem mesmo entre as espécies de um mesmo gênero (e.g. *Banisteriopsis*, que apresenta espécies auto-incompatíveis, auto-compatíveis e agamospérmica), mas apontam uma tendência para a auto-compatibilidade (e.g. Barros, 1992; Sigrist e Sazima, 2004; Costa et al., 2006), não havendo, contudo, diferença significativa entre as espécies auto-compatíveis e auto-incompatíveis, nem na relação hábito/sistema reprodutivo.

Em menor frequência, espécies auto-férteis também são registradas para a família, como apontado por Barros (1992) para todas as sete espécies de *Byrsonima* analisadas, assim como em

Banisteriopsis adenopoda, *Mascagnia anisopetala* e *Tetrapteryx guilleminiana* (Sigrist e Sazima, 2004). A formação de frutos por agamospermia em *B. pubipetala* já havia sido anteriormente relatada por Sigrist e Sazima (2004), havendo poucos relatos para a família [Grant, 1981 (*Hiptage madablota*); Anderson, 1982 (*Peixotoa spp.*)]. Segundo Grant (1981), a ocorrência da agamospermia pode se promover pelo aumento da diversidade em comunidades formadas por espécies próximas, como observado pelo autor para 12 espécies de Dipterocarpaceae na Malásia.

Os valores expressos pelo ISI classifica a maioria das espécies autógamas como moderadamente auto-compatíveis (sensu Zapata e Arroyo, 1978), onde o alto percentual de frutos formados em decorrência de polinizações cruzadas pode indicar a ocorrência de mecanismos pós-zigóticos que diminuem a taxa de autogamia (sensu Cruden e Lyon, 1989). Hernández e Carreón (1987) ressaltam ainda que o potencial de auto-compatibilidade em comunidades preferencialmente xenógamas funciona como um suporte para contornar situações adversas.

Baker (1974), Jain (1976) e Jarne e Charlesworth (1993) associam a autogamia com a capacidade das plantas na colonização de ambientes perturbados. Esta hipótese é corroborada quando comparamos os diferentes resultados encontrados neste estudo com os de outros autores para *B. muricata*. No PARNA Catimbau, suas populações encontram-se amplamente distribuídas, com 15 espécies de polinizadores visitando freqüentemente suas flores (capítulo 2 desta tese). Zapata e Arroyo (1978) e Sigrist e Sazima (2004) descrevem suas áreas de estudo como sendo fortemente perturbadas, fator responsável pela baixa formação de frutos sob condições naturais. Portanto, a flexibilidade do sistema reprodutivo encontrado em *B. muricata*, ora se comportando como auto-compatível, ora como incompatível, pode ser uma resposta associada a, na primeira situação, fatores como fragmentação e ausência de polinizadores.

A alta eficácia reprodutiva apresentada tanto pelas espécies auto-compatíveis quanto pelas auto-incompatíveis apontam para uma eficiência dos mecanismos de polinização, já que a combinação da freqüência e do comportamento dos visitantes florais (cf. capítulo 2 desta tese) associada à alta viabilidade polínica encontrada para a guilda, proporciona elevados índices da razão fruto/flor. Contudo, a falta de manejo em relação ao aumento das populações das abelhas sociais nativa (*T. spinipes*) e introduzida (*A. mellifera*) pode afetar o sucesso das interações mutualísticas entre flores de óleo e os Centridini, como observado nos indivíduos de *Diplopteris pubipetala* neste estudo e em *Byrsonima gardnerana* (Bezerra et al., em preparação).

Os percentuais de PERS, bem acima do relatado por Wiens et al. (1987) para espécies auto-incompatíveis (22%), podem estar relacionados com o baixo número de óvulos (1 ou 3), característico das espécies de Malpighiaceae. A partir das razões Fr/Fl, S/O e do PERS, todas as espécies analisadas no presente estudo podem ser consideradas xenógamas facultativas (Wiens et al., 1987).

Uma análise conjunta dos aspectos fenológicos e morfológicos das espécies simpátricas de Malpighiaceae analisadas neste estudo (capítulos 1 e 2 desta tese), são apontados como as possíveis barreiras responsáveis pelo isolamento reprodutivo inter-específico. As espécies florescem predominantemente na estação seca, período mais favorável para a atividade dos polinizadores. Entretanto, a sobreposição dos picos ou mesmo de todo o período de floração é atenuado pela separação temporal ou espacial, respectivamente (capítulo 1 desta tese), atuando como mecanismos de isolamento pré-polinização (Jones, 1978).

Em relação aos aspectos morfológicos, é a disposição dos verticilos reprodutivos que funciona como mecanismo pré-zigótico. As espécies analisadas apresentam três tipos de arranjo dos pistilos (capítulo 2 desta tese): 1) arranjo retilíneo, com pistilos dispostos linearmente na horizontal; 2) arranjo em Y, com dois pistilos na parte superior e outro na inferior, exatamente como as extremidades da letra. Em ambos os arranjos, os estames dispõem-se próximos aos pistilos. O terceiro arranjo (lateral) é bem particular, encontrado apenas em *Janusia anisandra* (capítulo 4 desta tese). O pistilo recurvado (totalmente fusionado) encontra-se posicionado ora à direita, ora à esquerda da pétala estandarte, com um estame recíproco no lado oposto, sendo esta organização característica de flores enantiofilas.

Sobrepondo estes três arranjos, nota-se uma separação espacial dos locais de deposição de pólen/área de contato do estigma no corpo do polinizador, minimizando o fluxo gênico entre as espécies. Outras barreiras pré-zigóticas seriam ainda o comportamento e a diferença do espectro de visitantes de cada espécie, como observado por Vieira (2002) e Costa (2007) para espécies de *Ludwigia* e *Chamaecrista*, respectivamente.

A associação de todos estes fatores atua como barreiras sobrepostas de isolamento reprodutivo pré-zigótico entre as espécies simpátricas de flores de óleo ocorrentes no PARNA Catimbu analisadas neste estudo, dificultando ou impedindo o fluxo gênico inter-específico e garantindo a manutenção das espécies no mesmo ambiente.

Agradecimentos

As autoras agradecem ao IBAMA, pela concessão da licença de pesquisa no PARNA Catimbu, às Dras. Maria Cândida Mamede (IBOT/SP) e Rita Pereira (IPA/PE), pela identificação taxonômica das espécies vegetais, à CAPES, pela bolsa de doutorado concedida à primeira autora e ao CNPq, pela bolsa de Produtividade em Pesquisa concedida a I. C. Machado.

Referências bibliográficas

- ANDERSON, W.R. 1979. Floral conservatism in Neotropical Malpighiaceae. *Biotropica* 11:219-223.
- ANDERSON, W.R. 1980. Cryptic self-fertilization in the Malpighiaceae. *Science* 207:892-893.
- ANDERSON, W.R. 1982. A monograph of the genus *Peixotoa* (Malpighiaceae). *Contributions from the University of the Michigan Herbarium* 15:1-92.
- ALVES-DOS-SANTOS, I.; MACHADO, I.C.; GAGLIANONE, M.C. 2007. Historia natural das abelhas coletoras de óleo. *Oecologia Brasiliensis* versão eletrônica, <http://www.oecologia.biologia.ufrj.br/index.php/oecologiabrasiliensis/index>.
- BARROS, M.A.G. 1992. Fenologia da floração, estratégias reprodutivas e polinização de espécies simpátricas do gênero *Byrsonima* Rich (Malpighiaceae). *Revista Brasileira de Biologia* 52:343-353.
- BAWA, K.S. 1974. Breeding systems of tree species in a tropical lowland community. *Evolution* 28:85-92.
- BENEZAR, R.M.C. & PESSONI, L.A. 2006. Biologia floral e sistema reprodutivo de *Byrsonima coccolobifolia* (Kunth) em uma savana amazônica. *Acta Amazonica* 36:159-168.
- BEZERRA, E.L.S. 2004. Polinização e fenologia reprodutiva de *Byrsonima garneriana* Juss. e *Stigmaphyllon paralias* Juss. (Malpighiaceae) em área de caatinga/Nordeste do Brasil. Recife, Universidade Federal de Pernambuco, Dissertação de Mestrado.
- BULLOCK, S.H. 1985. Breeding systems in the flora a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 17:287-301.
- BUCHMANN, S.L. 1987. The ecology of oil flowers and their bees. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:343-369.
- COSTA, C.B.N., COSTA, J.A.S. & RAMALHO, M. 2006. Biologia reprodutiva de espécies simpátricas de Malpighiaceae em dunas costeiras da Bahia, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 29:103-114.
- COSTA, C. B. N. 2007. Mecanismos de isolamento reprodutivo em espécies simpátricas: biologia reprodutiva de *Chamaecrista* (Leguminosae-Caesalpinoideae) em Mucugê, Bahia. PhD thesis, Universidade Estadual de Feira de Santana, Bahia.
- DAFNI, A., KEVAN, P. G., HUSBAND, B. C. (2005) *Practical pollination biology*. Cambridge: Enviroquest Ltd.
- FREITAS, B.M., ALVES, J.E., BRANDÃO, G.F & ARAÚJO, Z.B. 1999. Pollination requirements of West Indian cherry (*Malpighia emarginata*) and its putative pollinators, *Centris* bees, in NE Brazil. *Journal of Agricultural Science* 133:303-311.

- GRANT, V. 1981. Plant speciation. Columbia University Press, New York.
- LOBREAU-CALLEN, D. 1983. Insects pollinisateurs et pollen des fleurs à élaïophores. Bull. Mus. Natn, Hist. Nat. 4(5) B, Adansonia, 2:205-212.
- LOBREAU-CALLEN, D. 1989. Les Malpighiaceae et leurs pollinisateurs. Coadaptation ou coévolution. Bulletin Museum Natn. Histoire Naturelle 4 B Adansonia, 1:79-94.
- MACHADO, I.C. 2002. Flores de óleo e abelhas coletoras de óleo floral: conceitos, distribuição e revisão. In Anais do V Encontro Sobre Abelhas. Ribeirão Preto- São Paulo, p.129-135.
- MACHADO, I.C. 2004. Oil-collecting bees and related plants: a review of the studies in the last twenty years and case histories of plants occurring in NE Brazil. In: B.M. Freitas; J.O.P. Pereira (Orgs.). Solitary bees: Conservation, rearing and management for pollination. 1ª ed. Fortaleza: Imprensa Universitária da Universidade Federal do Ceará, v. 1, p:255-280.
- MARTINS, C.G.M., LORENZON, M.C.A. & BAPTISTA, J.L. 1999. Eficiência de tipos de polinização em acerola. Caatinga 12:55-59.
- NEFF, J.L. & SIMPSON, B.B. 1981. Oil-collecting structures in the Anthophoridae (Hymenoptera): Morphology, function and use in systematics. Journal of the Kansas Entomological Society 54:95-123.
- RADFORD, A. E., DICKINSON, W. C., Massey, J. R. e Bell, C. R. (1974) Vascular plant systematics. Harper & Row Publishers, New York.
- SIGRIST, M.R. & SAZIMA, M. 2004. Pollination and reproductive biology of twelve species of neotropical Malpighiaceae: Stigma morphology and its implications for the breeding systems. Annals of Botany 94:33-41.
- SIMPSON, B. B. & NEFF, J. L. 1983. Evolution and diversity of floral rewards. In Handbook of experimental pollination biology (Jones, C. E. e Little, R. J. eds.), Scientific and Academic Editions, New York, pp.142-159.
- SOCIEDADE NORDESTINA DE ECOLOGIA (SNE). 2002. Projeto técnico para criação do Parque Nacional do Catimbau/PE. Versão final.
- STEINER, K.E. 1985. Functional dioecism in the Malpighiaceae: the breeding system of *Spachea membranacea* Cuatr. American Journal of Botany 72:1537-1543.
- TEIXEIRA, L.A.G. & MACHADO, I.C. 2000. Sistemas de polinização e reprodução de *Byrsonima sericea* DC (Malpighiaceae). Acta Botanica Brasilica 14:347-357.
- VOGEL, S. 1974. Ölblumen und ölsammelnde Bienen. Tropische und Subtropische Pflanzenwelt 7:285-547.
- VOGEL, S. 1990. History of the Malpighiaceae in the light of the pollination ecology. Memoirs of the New York Botanical Garden 55:130-142.

- WIENS, D., CALVIN, C.L., WILSON, C.A., DAVERN, C.I., FRANK, D. & SEAVEY, S.R. 1987. Reproductive success, spontaneous embryo abortion, and genetic load in flowering plants. *Oecologia* 71:501-509.
- XENA DE ENRECH, N., RAMIREZ, N. & SOBREVILA, C. 1988. Notas sobre a dinâmica reprodutiva de uma comunidade vegetal de várzea de rio. *Actes Simp. Int. Bot. Plus Font I* 2:69-82.
- ZAPATA, J.R. & ARROYO, M.T.K. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica* 10:221-230.

Tabela 1. Resultados percentuais dos experimentos de polinização controlados e sob condições naturais, eficácia reprodutiva (E.R.), índice de auto-incompatibilidade (ISI) e tipo de sistema reprodutivo das espécies estudadas. AI = auto-incompatível, AC = Auto-compatível, AG = Agamospérmica, CL = Cleistógama. *dados extraídos de Bezerra et al. (em preparação), # baixa/ + alta interferência de *Trigona spinipes* e *Apis mellifera*. % indica o sucesso de cada tratamento (nº de frutos/nº de flores).

Espécies	Agamospermia	Autopolinização espontânea	Autopolinização manual	Polinização cruzada	Polinização natural	E.R.	ISI	Sistema reprodutivo
<i>Banisteriopsis muricata</i>	0 (0/35)	0 (0/42)	0 (0/85)	84 (42/50)	70 (179/255)	0,83	0	AI
<i>Banisteriopsis pubipetala</i>	58 (87/150)							AG
<i>Heteropterys</i> sp.2	0 (0/30)	0 (0/30)	16 (6/38)	54 (27/50)	51 (81/160)	0,94	0,3	AC
<i>Banisteriopsis stellaris</i>	0 (0/38)	0 (0/30)	0 (0/73)	58 (29/50)	73 (98/134)	1,26	0	AI
<i>Carolus casei</i>	0 (0/30)	0 (0/35)	0 (0/50)	72 (36/50)	60 (108/180)	0,83	0	AI
<i>Diplopteris pubipetala</i>	0 (0/42)	0 (0/40)	0 (0/87)	94 (47/50)	78 (196/252) [#] 58 (156/268) ⁺	0,83 [#] 0,62 ⁺	0	AI
<i>Byrsonima gardnerana</i> *	0 (0/30)	0 (0/30)	0 (0/30)	92 (48/50)	53 (69/129)	0,57	0	AI
<i>Banisteriopsis schizoptera</i>	0 (0/30)	0 (0/30)	0 (0/35)	64 (32/50)	59 (59/100)	0,92	0	AI
<i>Janusia anisandra</i>	0 (0/30)	0 (0/30)	17 (6/35)	76 (38/50)	54 (61/114)	0,7	0,29	AC
<i>Heteropterys</i> sp.1	0 (0/30)	0 (0/30)	0 (0/65)	66 (33/50)	60(72/120)	0,91	0	AI
<i>Stigmaphyllon auriculatum</i>	0 (0/25)	0 (0/30)	20 (6/30)	68 (34/50)	41 (48/116)	0,6	0,29	AC
<i>Stigmaphyllon ciliatum</i>	0 (0/20)	0 (0/20)	0 (0/30)	56 (28/50)	37 (36/98)	0,66	0	AI
<i>Stigmaphyllon paralias</i> *	0 (0/30)	0 (0/30)	20 (6/30)	87 (26/30)	84 (38/45)	0,96	0,23	AC

Tabela 2. Valores percentuais da viabilidade polínica, razões fruto/flor e semente/óvulo e sucesso reprodutivo pré-emergente nas treze espécies de Malpighiaceae analisadas. *dados extraídos de Bezerra et al. (em preparação)[#] baixa/ ⁺ alta interferência de *Trigona spinipes* e *Apis mellifera*.

Espécies	Viabilidade polínica	Razão fr/fl	Razão S/O	PERS
<i>Banisteriopsis muricata</i>	91	71	100	71
<i>Banisteriopsis pubipetala</i>	38	73	100	73
<i>Heteropterys</i> sp.2	83	51	100	51
<i>Banisteriopsis stellaris</i>	87	32	100	32
<i>Carolus casei</i>	92,5	58	97	56
<i>Diplopteris pubipetala</i>	94	76 [#]	97 [#]	74 [#]
		42 ⁺	93 ⁺	39 ⁺
<i>Byrsonima gardnerana</i>	98	68	100	68
<i>Banisteriopsis schizoptera</i>	91	56	100	56
<i>Janusia anisandra</i>	89	55	100	55
<i>Heteropterys</i> sp.1	92	61	91	55
<i>Stigmaphyllon auriculatum</i>	86,5	42	100	42
<i>Stigmaphyllon ciliatum</i>	91,5	58	94	54
<i>Stigmaphyllon paralias</i>	94	48	100	68

Tabela 3. Relação entre hábito, índices de auto-incompatibilidade e polinização automática e o sistema reprodutivo registrados em espécies de Malpighiaceae, definido como AC=autocompatível, AI=autoincompatível, AG=agamospérmica, CL=cleistógama, - = dados insuficientes/ausentes para cálculo do ISI/IAS.

Espécies	Hábito	ISI	IAS	Sistema reprodutivo	Referência
<i>Banisteriopsis adenopoda</i>	Liana	1,47	0,1	AC	Sigrist e Sazima, 2004
<i>B. lútea</i>	Liana	-	-	AC	Sigrist e Sazima, 2004
<i>B. muricata</i>	Liana	0,23	0	AC	Zapata e Arroyo, 1978
		0,04	0	AC	Sigrist e Sazima, 2004
		0	0	AI	Este estudo
<i>B. pubipetala</i>	Liana	-		AG	Este estudo
<i>B.cf. schizoptera</i>	Arbusto	0,3	0	AC	Este estudo
<i>B. stellaris</i>	Sub-arbusto	0	0	AI	Este estudo
<i>Banisteriopsis</i> sp.	Sub-arbusto	0	0	AI	Este estudo
<i>Diplopteris pubipetala</i>	Arvoreta	0	0	AI	Este estudo
<i>Byrsonima coccolobifolia</i>	Arvoreta	-	1,18	AC	Barros, 1992
		0,63	0,34	AC	Benezar e Pessoni, 2006
<i>B. crassa</i>	Arbusto	-	1,9	AC	Barros, 1992
<i>B. crassifolia</i>	Árvore	-	-	AC	Bawa, 1974
<i>B. gardnerana</i>	Arbusto	0	0	AI	Bezerra, 2004
<i>B. guilleminiana</i>	Arbusto	-	0,9	AC	Barros, 1992
<i>B. laxiflora</i>	Árvore	-	0,7	AC	Barros, 1992
<i>B. microphylla</i>	Arbusto	0,27	0	AC	Costa et al., 2006
<i>B. sericea</i>	Árvore	0	0	AI	Teixeira e Machado, 2000
		0,09		AI	Costa et al., 2006
<i>B. subterrânea</i>	Sub-arbusto	-	0,9	AC	Barros, 1992
<i>B. umbellata</i>	Arvoreta	-	0,8	AC	Barros, 1992
<i>B. verbascifolia</i>	Árvore	-	1,05	AC	Barros, 1992
<i>Dicella bracteosa</i>	Liana	0	0	AI	Sigrist e Sazima, 2004
<i>Gaudichaudia</i> sp.	Liana	-	-	AC(CL)	Anderson, 1980
<i>Heteropterys alternifolia</i>	Liana	0	0	AI	Costa et al., 2006
<i>H. trichanthera</i>	Liana	0	0	AI	Este estudo
<i>Janusia guaranítica</i>	Liana	-	-	AC(CL)	Anderson, 1980

<i>J. anisandra</i>	Liana	0,22	0	AC	Este estudo
<i>Malpighia emarginata</i>	Arvoreta	0,73	0	AC	Freitas et al., 1999
		1,1	0,75	AC	Martins et al., 1999
<i>M. glabra</i>	Árvore	-	-	AI	Bawa, 1974
		-	-	AI	Xena et al., 1988
<i>Mascagnia anisopetala</i>	Liana	0,21	2,43	AC	Sigrist e Sazima, 2004
<i>M. cordifolia</i>	Liana	0	0	AI	Sigrist e Sazima, 2004
<i>M. sepium</i>	Liana	0	0	AI	Sigrist e Sazima, 2004
<i>Heteropterys sp.</i>	Arvoreta	0	0	AI	Este estudo
<i>Spachea membranacea</i>	Árvore	0	0	AI	Steiner, 1985
<i>Stigmaphyllon auriculatum</i>	Liana	0,29	0	AC	Este estudo
<i>S.cf. ciliatum</i>	Liana	0	0	AI	Este estudo
<i>S. lalandianum</i>	Liana	0	0	AI	Sigrist e Sazima, 2004
<i>S. paralias</i>	Sub-arbusto	0,23	0	AC	Bezerra, 2004
		0,33		AC	Costa et al., 2006
<i>Tetrapteryx guilleminiana</i>	Liana	-	2,5	AC	Sigrist e Sazima, 2004
<i>T. phlomoides</i>	Liana	-	-	AC	Sigrist e Sazima, 2004

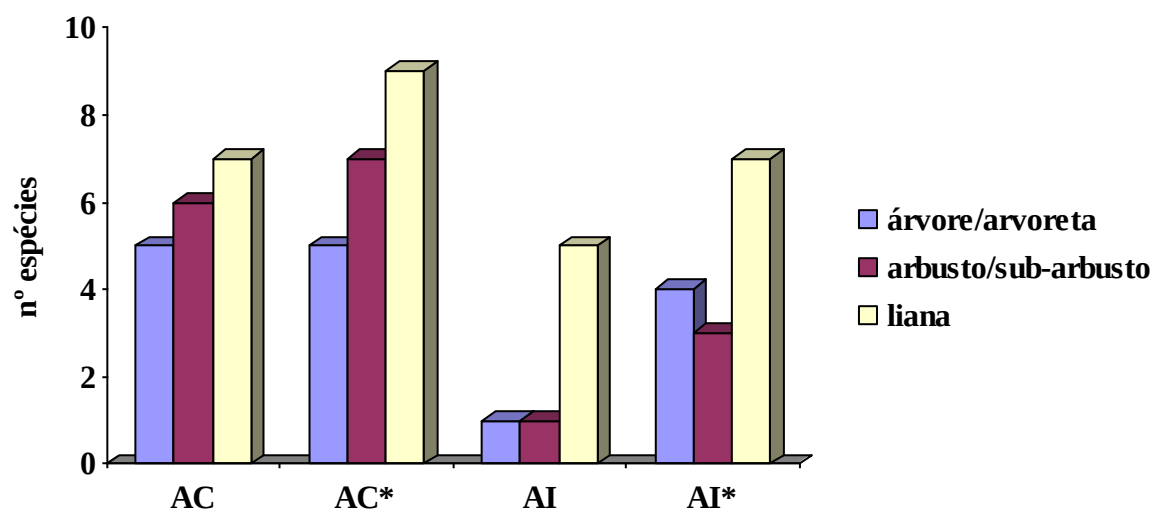


Figura 1. Representação das espécies de Malpighiaceae, relacionando o hábito ao sistema reprodutivo apresentado. * incorporação dos dados deste estudo aos registros da literatura.

CONCLUSÕES GERAIS

As flores de óleo apresentam uma grande riqueza de espécies no Parque Nacional do Catimbau, sendo representada por 16 táxons, distribuídos em três famílias (Krameriaceae, Malpighiaceae e Plantaginaceae). Estudos focando os aspectos da fenologia, biologia floral, polinização e sistema reprodutivo entre espécies simpátricas de flores de óleo têm sido realizados em diversos ecossistemas, havendo, contudo, uma carência de informações a respeito desta síndrome especializada para área de Caatinga. A análise destes aspectos revelou características importantes que atuam na manutenção desta rede de interações, como pode ser destacado a seguir:

1 – A guilda de flores de óleo proporciona oferta do recurso ao longo de todo ano, onde a maioria das espécies analisadas floresce predominantemente na estação seca, entre os meses de julho a dezembro, sendo a estação chuvosa marcada pela floração de *Angelonia cornigera* e *A. pubescens*, além de *Banisteriopsis muricata*, a única espécie de Malpighiaceae a apresentar pico de floração no período chuvoso.

2 – O padrão de floração anual apresentado pela maioria das espécies, associado à alta sincronia das populações, possibilita a sincronopatria das espécies, atenuando os efeitos da competição pelos polinizadores afins, devido a um sequenciamento da floração na diferentes espécies.

3 – Apesar da similaridade na morfologia floral das espécies de Malpighiaceae, as mesmas apresentam características peculiares, sendo verificados três arranjos estruturais dos verticilos reprodutivos que diminui a possibilidade de polinizações inter-específicas que resultariam no bloqueio da região estigmática com pólen incompatível.

4 – Semelhante ao encontrado em estudos com Malpighiaceae em outros locais e ecossistemas, os principais polinizadores da comunidade analisada foram abelhas fêmeas solitárias, pertencentes à tribo Centridini, sendo registradas 13 espécies de abelhas coletoras de óleos florais associadas às espécies vegetais analisadas.

5 – A intensa atividade de visitas realizadas por *Trigona spinipes* e *Apis mellifera* e seu comportamento agonístico, resultaram na alteração da frequência de visitas dos Centridini às flores de *Diplopteris pubipetala*, resultando na diminuição da eficácia reprodutiva da espécie, sendo um indicativo de que o desequilíbrio das populações dessas abelhas sociais podem causar prejuízo à reprodução de várias espécies vegetais, principalmente naquelas em que o pólen não é o recurso floral destinado ao polinizador.

6 – A enantiostilia dimórfica registrada em *Janusia anisandra* favorece a polinização da espécie, na qual o arranjo dos estames proporciona polinizações cruzadas entre flores do mesmo morfo.

7 – A análise da rede de polinização entre as flores de óleo e as abelhas coletoras deste recurso, registra forte simetria destas relações, cujas interações ocorrem não de modo aleatório, mas direcionado, indicando uma necessidade recíproca nas assembléias.

8 – *Banisteriopsis muricata* mostrou ter grande importância para a guilda de visitantes, especialmente àqueles encontrados exclusivamente em suas flores, onde o comprometimento desta espécie afetaria sensivelmente seis espécies de abelhas.

9 – A análise da dependência planta-abelha revelou cinco espécies de *Centris* como sendo os polinizadores mais representativos da guilda, havendo interação de *C. aenea* e *C. fuscata* com todas as espécies de Malpighiaceae estudadas.

10 – A maioria das espécies de Malpighiaceae é auto-incompatível, necessitando de vetores eficientes no transporte dos grãos de pólen, como os Centridini. Nas espécies auto-compatíveis, a separação temporal promovida pelos padrões fenológicos, bem como as variações da morfologia floral devido ao arranjo das estruturas reprodutivas, funcionam como barreiras pré-zigóticas, diminuindo os índices de geitonogamia nas mesmas.

RESUMO GERAL

As flores de óleo encontram-se agrupadas em nove famílias (Iridaceae e Orchidaceae – Monocotiledôneas; Cucurbitaceae, Malpighiaceae, Plantaginaceae, Calceolariaceae, Solanaceae, Primulaceae e Krameriaceae – Eudicotiledôneas), cujos principais polinizadores evoluíram independentemente em duas famílias dos Apoidea: Melittidae e Apidae, sendo as abelhas das tribos Centridini, Ctenoplectrini, Tapinotaspidini e Tetrapediini (Apidae), exclusivamente Neotropicais. Considerando a importância ecológica destas interações, o presente trabalho traz informações acerca da fenologia, biologia floral e sistema reprodutivo de espécies simpátricas com flores de óleo ocorrentes no Parque Nacional do Catimbau, NE/BR, com ênfase nos mecanismos de polinização deste sistema especializado. O padrão fenológico anual foi observado na maioria das espécies, sendo registrado o padrão de floração contínuo para as populações de *Banisteriopsis stellaris*, *Stigmaphyllon paralias* e *Krameria tomentosa*, promovendo disponibilidade do recurso aos visitantes florais ao longo do ano. Diferenças morfológicas encontradas nos verticilos reprodutivos das flores de Malpighiaceae, revelaram três diferentes arranjos destas estruturas, inclusive o primeiro registro do fenômeno da enantioestilia na família, encontrado em *Janusia anisandra*, o qual promove deposição de pólen em diferentes partes do corpo do visitante, tornando mais precisa a transferência dos grãos entre diferentes espécies que compartilham os mesmos polinizadores. *Banisteriopsis muricata* e *B. stellaris* apresentaram ainda mudança na coloração das pétalas, sendo acentuada em decorrência da polinização, conferindo maior proteção das mesmas, através do direcionamento dos visitantes às flores não polinizadas. Foram registradas 14 espécies de abelhas em visitas às suas flores, distribuídas entre os gêneros *Centris* (n=10), *Epicharis* (n=2), *Xylocopa* (n=2), além de *Apis mellifera* (polinizador ocasional) e *Trigona spinipes* (pilhador). A análise das interações entre as espécies vegetais e seus polinizadores apontaram cinco espécies de *Centris* como os principais polinizadores da guilda de flores de óleo, sendo *B. muricata* a espécie de maior importância para a comunidade de abelhas coletoras de óleos florais. Os testes de verificação do sistema reprodutivo revelaram auto-incompatibilidade na maioria das espécies simpátricas de Malpighiaceae, ocorrendo também, casos de auto-compatibilidade e um registro de agamospermia. De acordo com estes resultados, a guilda formada pelas espécies de flores de óleo e as abelhas coletoras de óleos florais expressam refinadas estratégias relacionadas aos padrões fenológicos, aspectos morfológicos e reprodutivos, possibilitando a co-existência das espécies na área de estudo.

Palavras-chave: Caatinga, Centridini, Malpighiaceae

GENERAL ABSTRACT

The oil flowers are agrouped in nine families (Iridaceae and Orquidaceae – Monocots; Cucurbitaceae, Malpighiaceae, Plantaginaceae, Calceolariaceae, Solanaceae, Primulaceae and Krameriaceae – Eudicots), whose mais pollinators evolved independently inside two families ao Apoidea: Mellitidae and Apidae, whereas the bees of Centridini, Ctenoplectrini, Tapinotaspidini and Tetrapediini (Apidae) are exclusively Neotropical. The present study approaches the phenology, floral biology and reproductive systems of sympatric plant species with oil flowers at “Parque nacional do Catimbau”, Northeastern/Brazil, emphasizing the pollination mechanisms of this specialized system. An annual phonological pattern was registrered for *Banisteriopsis stellaris*, *Stigmaphyllon paralias* and *Krameria tomentosa*, promoting reavailability of rewards to floral visitors along the year. Morphological differences on the reproductive whorls of the Malpighiaceae flowers revealed three different arrangements in these structures, including the first record of enantiostyly in the family. This phenomenon occurred in *Janusia anisandra* and promotes the pollen deposition at different species that sharing the same pollinators. *Banisteriopsis muricata* and *B. stellaris* showed some changes in color of petals. There were 14 species of bees of the following genera that visit their flowers, *Centris* (n=10), *Epicharis* (n=2), *Xylocopa* (n=2). Furthermore, *Apis mellifera* (occasional pollinator) and *Trigona spinipes* (pollen rober) also visited their flowers. The analyses of mutualistic network interaction among the plant species and pollinators showed five species of *Centris* as the maisn pollinators of the oil flower guild. *Banisteriopsis muricata* was the most important species to oil-collecting bee community. The treatments of breeding system indicated self-incompatibility and agamospermy were also registered. According to these results, the guild of oil-flowers and oil-collecting bee shows close strategies with phonological patterns, morphological and reproductive aspects, allowing the co-existence of the species in the study area.

Key-words: Caatinga, Centridini, Malpighiaceae

MANUSCRIPT JOURNAL OF ECOLOGY

A standard paper should not normally be longer than 12 printed pages. (A page of printed text, without figures or tables carries c. 800 words). The typescript should be arranged as follows, with each section starting on a separate page.

Title page. This should contain:

- (1) A concise and informative title (as short as possible). Do not include the authorities for taxonomic names in the title. We discourage titles with numerical series designations (I, II, III, etc.) and they are not acceptable unless the editor's agreement has been obtained and at least Part II of the series has been submitted and accepted before Part I is sent to the printer. Such series must begin in one of the journals of the British Ecological Society.
- (2) A list of authors' names with names and addresses of Institutions.
- (3) The name, address and e-mail address of the correspondence author to whom decisions, and if appropriate, proofs will be sent. (A telex and/or fax number should also be supplied if possible).
- (4) A running headline of not more than 45 characters.

Summary (called the Abstract on the web submission site). This must not exceed 350 words and should list the main results and conclusions, using simple, factual, numbered statements. The final point of your Summary must be headed 'Synthesis', and must emphasize the key findings of the work and its general significance, indicating clearly how this study has advanced ecological understanding. This policy is intended to maximize the impact of your paper, by making it of as wide interest as possible. This final point should therefore explain the importance of your paper in a way that is accessible to non-specialists. We emphasize that the Journal is more likely to accept manuscripts that address important and topical questions and hypotheses, and deliver generic rather than specific messages.

Keywords. A list in alphabetical order not exceeding ten words or short phrases.

Introduction. This should state the reason for doing the work, the nature of the hypothesis or hypotheses under consideration, and should outline the essential background.

Materials and methods. This should provide sufficient details of the techniques to enable the work to be repeated. Do not describe or refer to commonplace statistical tests in Methods but allude to them briefly in Results.

Results. This should state the results, drawing attention in the text to important details shown in tables and figures.

Discussion. This should point out the significance of the results in relation to the reasons for doing the work, and place them in the context of other work.

Acknowledgements. If authors refer to themselves as recipients of assistance or funding, they should do so by their initials (e.g. J.B.T.).

References*

*Tables**. Each table should be on a separate page, numbered and accompanied by a legend at the top. They should be referred to in the text as Table 1, etc. Do not present the same data in both figure and table form or repeat large numbers of values from Tables in the text.

*Figure legends (and Figures)**. Figures and their legends should be grouped together at the end of the paper, before the appendices (if present). If figures have been embedded into the text file (as recommended), they should appear above their respective legend. The word figures should be abbreviated in the text (e.g. Fig. 1; Figs. 2 and 3), except when starting a sentence. Photographic illustrations should also be referred to as Figures.

Appendices / Supplementary Material. Please note that *Journal of Ecology* no longer publishes Appendices in the printed version, but a limited amount of essential supplementary material may be published in electronic form. Instructions for the preparation of Supplementary Material is available [here](#). In order to promote the advancement of science through the process of documenting and making available the research information and supporting data behind published studies, the editors of this journal strongly encourage authors to make arrangements for archiving their underlying data.

Figure legends

They should give enough detail so that the figure can be understood without reference to the text. Information (e.g. keys) that appears on the figure itself should not be duplicated in the legend.

Tables

Tables should be constructed using 'tabs' (not spaces or software options). Units should appear in parentheses after the column or row title.

Citations and References

Citation to work by three or more authors in the text should be abbreviated with the use of *et al.* (e.g. Able *et al.* 1997). Work with the same first author and date should be coded by letters, e.g. Thompson *et al.* 1991a,b. Citations should be listed in chronological order in the text, e.g. Zimmerman *et al.* 1986; Able *et al.* 1997.

We recommend the use of a tool such as EndNote or Reference Manager for reference management and formatting. EndNote reference styles can be searched for here: <http://www.endnote.com/support/enstyles.asp>; Reference Manager reference styles can be searched for here: <http://www.refman.com/support/rmstyles.asp>. The references in the Reference list should be in alphabetical order with the journal name unabbreviated. The format for papers, entire books and chapters in books is as follows:

Boutin, C. & Harper, J.L. (1991) A comparative study of the population dynamics of five species of *Veronica* in natural habitats. *Journal of Ecology*, 79, 199-221.

Clarke, N.A. (1983) *The ecology of dunlin (Calidris alpina L.) wintering on the Severn estuary*. PhD thesis, University of Edinburgh, Edinburgh.

Pimm, S.L. (1982) *Food Webs*. Chapman and Hall, London.

Sibly, R.M. (1981) Strategies of digestion and defecation. *Physiological Ecology* (eds C. R. Townsend & P. Calow), pp. 109-139. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

References should only be cited as 'in press' if the paper has been accepted for publication. Reference to unpublished works, works in preparation or works under review should be cited as 'unpublished data', with the author's initials and surname given; such works should not be included in the Reference section. Any paper cited as 'in press' or under review elsewhere must be uploaded with the author's manuscript as a file 'not for review' so that it can be seen by the editors and, if necessary, made available to the referees.

Units, symbols and abbreviations

Authors are requested to use the International System of Units (SI, *Système International d'Unités*) where possible for all measurements (see *Quantities, Units and Symbols*, 2nd edn (1975) The Royal Society, London). Note that mathematical expressions should contain symbols not abbreviations. If the paper contains many symbols, it is recommended that they should be defined as early in the text as possible, or within a subsection of the Materials and Methods section. Journal style for time units are: s, min, h, days, weeks, months, years.

Scientific names

Give the Latin names of each species in full, together with the authority for its name, at first mention in the main text. Subsequently, the genus name may be abbreviated, except at the beginning of a sentence. If there are many species, cite a Flora or checklist which may be consulted for authorities instead of listing them in the text. Do not give authorities for species cited from published references. Give priority to scientific names in the text (with colloquial names in parentheses, if desired).

Makers' names

When a special piece of equipment has been used it should be described so that the reader can trace its specifications by writing to the manufacturer; thus: 'Data were collected using a solid-state data logger (CR21X, Campbell Scientific, Utah, USA)'.

Mathematical material

Where ever possible, mathematical equations and symbols should be typed in-line by keyboard entry (using Symbol font for Greek characters, and superscript and subscript options where applicable). Do not embed equations or symbols using Equation Editor or Math Type, or equivalents, when simple in-line, keyboard entry is possible. Equation software should be used only for displayed, multi-line equations and equations and symbols that can not be typed. Suffixes and operators such as d, log, ln and exp will be set in Roman type; matrices and vectors in bold type; other algebraic symbols in italics; and Greek symbols in upright type. Make sure that there is no confusion between similar characters like l ('ell') and 1 ('one'). If there are several equations they should be identified by an equation number (e.g. 'eqn 1' after the equation, and cited in the text as 'equation 1').

PREPARING THE ARTICLE FILE

(Always consult a recent issue of *Annals of Botany* for layout and style)

Text should be typed using size 12 Times New Roman or Courier, double-spaced throughout and with an approx. 25 mm margin. All pages should be numbered sequentially. Each line of the text should also be numbered, with the top line of each page being line 1. The first page should provide a concise and informative full title followed by the names of all authors. Where necessary, each name should be followed by an identifying superscript number (¹, ², ³ etc.) associated with the appropriate institutional address to be entered further down the page. For papers with more than one author, the corresponding author's name should be followed by a superscript asterisk*. The institutional address(es) of each author should be listed next, each address being preceded by the relevant superscript number where appropriate. A running title of not more than 75 characters, including spaces, should also be provided, followed by the e-mail address of the corresponding author. Please follow the layout used for the first page of papers published in *Annals of Botany*.

The Abstract should be followed by between three and 12 Key words that include the complete botanical name(s) of any relevant plant material. If many species are involved, species groups should be listed instead. Note that essential words in the title should be repeated in the key words since these, rather than the title, are used in some electronic searches. Title, Abstract and Key words should be self-explanatory without reference to the remainder of the paper.

The third and subsequent pages should comprise the remaining contents of the article text. 'ORIGINAL ARTICLES' and 'SHORT COMMUNICATIONS' will usually have the structure INTRODUCTION, MATERIALS AND METHODS, RESULTS, DISCUSSION, ACKNOWLEDGEMENTS and LITERATURE CITED followed by a list of captions to any figures.

The RESULTS section should not include extensive discussion and data should not be repeated in both graphical and tabular form. The DISCUSSION section should avoid extensive repetition of the RESULTS and *must* finish with some conclusions.

Items of Specialized Equipment mentioned in MATERIALS AND METHODS should be accompanied by details of the model, manufacturer, and city and country of origin.

Numbers up to and including ten should be written out unless they are measurements. All numbers above ten should be in numerals except at the start of sentences. Dates should be in the form of 10 Jan. 1999, **and** Clock Time **in the form of 1600 h**.

The meaning of terms used in equations should be explained when they first appear. Standard conventions for use of *italics* only for variables should be followed: normal (Roman) font should be used for letters that are identifiers. Thus in the above example, *M* is the *variable quantity* of mass, the subscripts d and f are identifiers for dry and fresh respectively.

Citations in the text. These should take the form of Felle (2005) or Jacobsen and Forbes (1999) or (Williamson and Watanabe, 1987; Rodrigues, 2002a, b) and be ordered chronologically. Papers by three or more authors, even on first mention, should be abbreviated to the name of the first author followed by et al. (e.g. Zhang *et al.*, 2005). If two different authors have the same last name, give their initials (e.g. NH Kawano, 2003) to avoid confusion. Only refer to papers as 'in press' if they

have been accepted for publication in a named journal, otherwise use the terms 'unpubl. res.', giving the initials and location of the person concerned. (e.g. H Gautier, INRA, Lusignan, France, unpubl. res.) or 'pers. comm.' (e.g. WT Jones, University of Oxford, UK, 'pers. comm.')

The LITERATURE CITED should be arranged alphabetically based on the surname of the first or sole author. Where the same sole author or same first author has two or more papers listed, these papers should be grouped in year order. Where such an author has more than one paper *in the same year*, these should be ordered with single authored papers first followed by two-author papers (ordered first alphabetically based on the second author's surname, then by year) , and then any three-or-more-author papers (in year order only). Italicized letters 'a', 'b', 'c', etc., should be added to the date of papers with the same first authorship and year.

Each entry must conform to one of the following styles according to the type of publication.

Books

Öpik H, Rolfe S. 2005. *The physiology of flowering plants. Physicochemical and environmental plant physiology*, 4th edn. Cambridge: Cambridge University Press.

Chapters in books

Scandalios JG. 2001. Molecular responses to oxidative stress. In: Hawkesford MJ, Buchner P, eds. *Molecular analysis of plant adaptation to the environment*. Dordrecht: Kluwer, 181-208.

Research papers

Popper ZA, Fry SC. 2003. Primary cell wall composition of bryophytes and charophytes. *Annals of Botany* 91: 1–12.

Theses

Tholen D. 2005. *Growth and photosynthesis in ethylene-insensitive plants*. PhD Thesis, University of Utrecht, The Netherlands.

Anonymous sources

Anonymous. Year. *Title of booklet, leaflet, report, etc.* City: Publisher or other source, Country.

Online references should be structured as: Author(s) name, author(s) initial(s). year. *Full title of article*. Full URL. Date of last successful access (e.g. 12 Jan. 2003)

Acknowledgements. In the ACKNOWLEDGEMENTS, please be brief. 'We thank . . .' (not 'The present authors would like to express their thanks to . . .').

Funding. Details of all funding sources for the work in question should be given in a separate section entitled 'Funding'. This should appear before the 'Acknowledgements' section. The following rules should be followed: the full official funding agency name should be given, i.e. 'National Institutes of Health', not 'NIH'; grant numbers should be given in brackets; multiple grant numbers should be separated by a comma; agencies should be separated by a semi-colon; no extra wording like 'Funding for this work was provided by ...' should be used; where individuals need to be specified for certain sources of funding the following text should be added after the relevant agency or grant number 'to [author initials]'. An example is given here: 'National Institutes of Health (CB5453961 to C.S., DB645473 to M.H.); Funding Agency (hfygr667789).'

Appendix.

If elaborate use is made of units, symbols and abbreviations, or a detailed explanation of one facet of the paper seems in order, further details may be included in a separate APPENDIX placed after the LITERATURE CITED.

For more detail and information on types of files required for text, graphics and tables etc., please see the next section.

MANUSCRIPT OIKOS

Manuscripts should be submitted as one single pdf-file with tables and figures included. Upon acceptance the manuscript should be provided in Microsoft Word, Rich Text Format or Post Script format with high resolution figures included. Oikos does not yet accept manuscripts in Microsoft Word 2007 format.

Language. Manuscripts should be in English. Linguistic usage should be correct. Avoid the use of the passive voice. Avoid extensive reviews in the Introduction and Discussion. Cite only essential sources of a theory or opinion.

Title. The title should be brief and contain words useful for indexing and information retrieval.

Text. The first page should contain only the title and the author's name, address, fax and email-address. Page two contains the abstract, in which the main results of the work should be summarized. The abstract should not contain more than **300** words. Begin the introduction on page three. Avoid right margin justification and hyphenation. Double-check the contents of your manuscript before submitting. Only printer's mistakes in proofs will be changed free of charge. Oikos do not print symbols or formulas in italics.

Illustrations. Tables and legends of illustrations should be written double-spaced on separate sheets. Do not incorporate the legend in the figure itself. Tables and illustrations should be comprehensible without reference to the text. Do not use italic lettering.

Figures should be planned to appear with a maximum final width of 8 cm (single-column), 12.5 cm (1.5 column) or 16.6 cm (double-column). The font used in figures should be either Helvetica or Arial. Letters, numbers and symbols must appear clearly but not oversized. A suitable final size for lettering is 1-2 mm at reproduction size. One uniform size throughout is generally recommended. Avoid complicated symbols or patterns. Use open and closed circles, squares and triangles; open, striped and closed bars in histograms. Each figure should be boxed in and scale marks (turning inwards) provided. Lines should be clear, but not thick and heavy. Plan your illustrations for the smallest size possible (one column). Be sure that the lettering is clear and readable, even if the figure is de-sized.

Colour plates may be included at the author's expense.

Units. Use SI units as far as possible.

Nomenclature. Binomial Latin names should be used in accordance with International Rules of Nomenclature.

References. In the list of references (double-spaced), the following usage should be conformed to:

Journal

Haila, Y. and Järvinen, O. 1983. Land bird communities on a Finnish island: species impoverishment and abundance patterns. - *Oikos* 41: 255-273.

If more than two authors:

Lindsay, A. et al. 2000. Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. - *Oikos* 88: 225-238.

Book

Mayr, E. 1963. Animal species and evolution. - Harvard Univ. Press.

Chapter

Goodall, D. W. 1972. Building and testing ecosystem models. - In: Jeffers, J. N. R. (ed.), Mathematical models in ecology. Blackwell, pp. 173-194.

In the text references are given: Mayr (1963) or, at the end of a sentence, (Mayr 1963). Titles of journals should be abbreviated following Biological Abstracts. If in doubt, give the title in full. Do not refer to unpublished material.

The list of references should be arranged alphabetically on authors' names and chronologically per author. If the author's name is also mentioned with co-authors the following order should be used: publications of the single author, arranged chronologically - publications of the same author with one co-author, arranged chronologically - publications of the author with more than one co-author, arranged chronologically. Publications by the same author(s) in the same year should be listed as 2004a, 2004b, etc. Reference lists not conforming to this format will be returned for revision.

Excessive use of references causes unnecessary long articles. To avoid excessive use of references, use only the most relevant. As a rule, avoid using more than 50 references in a regular research paper.

Acknowledgements. Keep them short.

Appendices. Long appendices may be posted on the journals homepage.

Authors are recommended to follow the guidelines set out in: O'Connor, M. 1991. Writing successfully in science. - Harper Collins Academic, London, **and to examine the latest issues of Oikos**. Manuscripts not conforming to the requirements will be returned for revision.

MANUSCRIPTS PLANT BIOLOGY

Authors are encouraged to provide additional information as supplementary material that will be accessible online. Please identify the supplementary material as such in the manuscript.

Submission of Manuscripts

Please submit your manuscript online at <http://mc.manuscriptcentral.com/plabio> (*Plant Biology* no longer accepts submissions made by post or e-mail).

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

1. If you do not yet have an account, click on 'Create Account'. You will then be sent a password by e-mail. If you already have an account, enter your user ID and password and click on 'Log In'. (Note: if necessary you can change your password under 'Edit My Account'.)
2. On the welcome page, click on 'Corresponding Author Center'.
3. You then reach the 'Author Center Dashboard', click on the star icon for manuscript submission.
4. Follow the steps 1-7 until manuscript submission is completed. The main document including title, abstract, key words (MS Word file), tables (MS Word files) and figures (*.eps, *.tif or *.jpg files) are loaded onto the system as individual files. (Note: you may also interrupt the online submission and continue at a later time.)
5. Submission of your manuscript will be confirmed by an e-mail that will give you the 'Manuscript ID Number'. Please refer to this number in all correspondence with the editorial office.

Should you encounter difficulties submitting a manuscript to ScholarOne Manuscripts, please contact the editorial office by e-mail at annette.schlierenkamp@ctp.uni-freiburg.de or by telephone ++49(0)761/203-8300. Help is also available on the introductory page of ScholarOne Manuscripts in the form of an 'Online User's Guide'. To access the guide, click on 'Get Help Now' in the top right-hand corner.

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

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

Conditions for Publication

Please note that *Word 2007* is not yet compatible with journal production systems. Unfortunately, the journal cannot accept Microsoft Word 2007 documents until such time as a stable production version is released. Please use Word's 'Save As' option therefore to save your document as an older (.doc) file type.

Research papers may be submitted that have not been published previously, even as a summary. Concise presentation is required. Although the non-specialist reader should be kept in mind when

abstracts, introductions and discussions are written, lengthy review type introductions and speculative discussions should be avoided. Experimental methods should be explained in detail except for standard procedures. Diffuse and repetitive style should be avoided. Illustrations and tables should be limited to the truly essential material.

Plant Biology preferentially publishes **short research papers** (five printed pages maximum) that will be reviewed with high priority. **Concise review articles** that synthesize the state of the art in an original way are highly desirable for this journal. **Acute views** contributions should contain brief comments on an actual problem.

NEW: Pre-submission English-language editing

Authors for whom English is a second language may choose to have their manuscripts professionally edited before submission to improve the English. A list of independent suppliers of editing services can be found at www.blackwellpublishing.com/bauthor/english_language.asp. All services are paid for and arranged by the author, and use of one of these services does not guarantee acceptance or preference for publication.

Length of Papers

Papers should not exceed 8 printed pages or 9,000 words. One printed page in the journal (without figures and tables, with about 3 subheads and paragraphs) usually contains roughly 6200 characters. The number of figures plus tables should not exceed 9. Appendices will be published as Supporting Information rather than in the main text.

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

Arrangement

Research papers

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

Abbreviation: List with abbreviations where appropriate.

Abstract: Abstracts must not exceed 250 words.

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

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

Concise review articles

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

Tables

Tables must be serially numbered in Arabic numerals and each must carry a brief descriptive heading. Tables reproduced from other publications must state their precise source. Only signs that can be typeset should be used in the tables and legends. Please provide Tables in Word and include

them at the end of the manuscript after the References, each on a separate page. Refrain from using both tables and graphs to demonstrate the same results.

Figures and Graphics

Electronic artwork

It is essential that all artwork is provided in electronic format. Please save vector graphics (e.g. line artwork) in Encapsulated Post-script (EPS) format and bitmap files (e.g. half-tones) in Tagged Image Format (TIFF). Detailed information on our digital illustration standards is available at <http://www.blackwellpublishing.com/bauthor/illustration.asp>.

Please do not embed any tables and/or figures in the text document. If you should encounter difficulties upon submitting figures and graphics, please contact the editorial office by e-mail under annette.schlierenkamp@ctp.uni-freiburg.de or by telephone under ++ 49/(0)761/203-8300.

Colour illustrations: Authors are required to cover the cost of colour printing. Therefore, please note that if there is colour artwork in your manuscript when it is accepted for publication, Blackwell Publishing require you to complete and return a [colour work agreement form](#) before your paper can be published. Colour printing costs €300 per article + VAT. Please supply colour work as eps, tiff or jpg files. The colour work form can be downloaded as a PDF from the internet. [To download PDF files you must have Acrobat Reader installed on your computer. If you do not have this program, this is available as a free download from the following web address: <http://www.adobe.com/products/acrobat/readstep2.html>. The web address for the form is http://www.blackwellpublishing.com/pdf/PLB_CWAF.pdf.

References

The list of references must include all (but no additional) references quoted. Arrange references alphabetically according to author name, not chronologically. The name of the journals containing the cited papers should be given in full.

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

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

Books or other non-serial publications which are quoted in the references must be cited as follows:

Han, J. and Kamber, M. (2001) *Data Mining: Concepts and Techniques*, 1st edn. Morgan Kaufmann Publishers, San Francisco.

Platt T., Sathyendranath S. (1995) Latitude as a primary factor in the calculation of primary production. In: H.R. Skoldahl, C. Hopkins, K.E. Erikstad & H.P. Leinaas (Eds). *Ecology of Fjords and Coastal Waters*. Elsevier, Amsterdam: 3-25.

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

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

Units

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

Abbreviation

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

Scientific Names

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

Copyright

Authors will be required to assign copyright of their paper to the German Botanical Society, Royal Botanical Society of the Netherlands and Blackwell Publishing. Copyright assignment is a condition of publication and papers will not be passed to the publisher for production unless copyright has been assigned. (Papers subject to government or Crown copyright should tick box 3 on the form). Download the [Copyright Assignment Form](#) here. The publishers will not refuse any reasonable request by authors for permission to reproduce their contributions to the journal.

Reprints

A PDF offprint of the online published article and 25 printed offprints will be provided free of charge to the corresponding author, and may be distributed subject to the Publisher's terms and conditions. The corresponding author will be asked to provide up to seven email addresses for early distribution of a PDF offprint by the publisher. Additional paper offprints of the printed published article may be purchased if ordered via the method stipulated on the instructions that will accompany the proofs. Printed offprints are posted to the correspondence address given for the paper unless a different address is specified when ordered. Note that it is not uncommon for the printed offprints to take up to 8 weeks to arrive after publication of the journal. For further information please contact C.O.S. Printers PTe Ltd, 9 Kian Teck Crescent, Singapore 628875; Fax: +65 6265 9074; E-mail: offprint@cosprinters.com.

Author material archive policy

Please note that unless specifically requested, Blackwell Publishing will dispose of all hardcopy or electronic material submitted 2 months after publication. If you require the return of any material submitted, please inform the editorial office or production editor as soon as possible after the final decision about publication.

MANUSCRIPT FLORA

1. FLORA publishes regular articles and reviews, the latter solicited by the editors. Only contributions will be accepted which have not been published previously.

Manuscripts should be submitted in triplicate to the Editor-in-Chief: Prof. i.R. Dr. Rainer Lösch, Nebensteingasse 1, D-63739 Aschaffenburg, Germany, e-mail: loesch@uni-duesseldorf.de. In cases with difficult postage connections, manuscript submission may occur also in form of an e-mail attachment. An electronic file of the text (by preference in “Word” under “Windows”) should be delivered after manuscript acceptance; it is not needed to add it earlier.

2. **Copyright.** Once a paper is accepted, authors will be asked to transfer copyright (for more information on copyright, see <http://www.elsevier.com/authorsrights>). A form facilitating transfer of copyright will be provided after acceptance. If material from other copyrighted works is included, the author(s) must obtain written permission from the copyright owners and credit the source(s) in the article.

3. The manuscript will be **reviewed** by two referees, at least one of them being a Flora Editorial Board member. Decision about acceptance of a manuscript is based upon these reviews.

4. Manuscripts should be written in **English** or **German**; publication in English is recommended. Publication in French or Spanish is possible in exceptional cases by appointment of the editor-in-chief. Authors not using their mother tongue are strongly advised to have the text reviewed by a native speaker before submission. Manuscripts should be **submitted in final form** and prepared in accordance with the journal's accepted practice, form and content. Manuscripts should be checked carefully to exclude the need for corrections in proof. They should be typed doublespaced throughout, on one side of the paper only and with wide margins.

5. The first page (**title page**) should contain the full title of the paper, the full name(s) and surname(s) of the author(s), name of laboratory where the study was carried out, and the address (incl. e-mail) of the author(s).

6. Each manuscript must be preceded by an **English title** and an **English abstract** which presents briefly the major results and conclusions of the paper. In case of not-English-written papers this summary must be more extensive as normal and may be as long as maximally 1½ printed pages. Immediately following the abstract, up to six English **key words** should be supplied indicating the scope of the paper. **Legends of figures and tables** must be given also **in English** in the case of non-English papers.

7. Papers should be written as concise as possible; as a rule, the total length of an article must not exceed 10 printed pages; exceptions are possible only upon explicit consent of the editors. The main portion of the paper should preferably be divided into four sections: **Introduction, Materials and methods, Results**, and **Discussion**, followed by **Acknowledgements** (if necessary) and **References**. Each section and sub-section must bear a heading.

8. **Text marking:** Names of Authors should not be written in capitals. Scientific names up to the genus are to be written in italics or underlined with a wavy line (*Viola alba* subsp. *alba*); plant

community names are not to be printed in italics (*Seslerietum*, but *Sesleria*-slope). The SI-System of units must be used wherever possible.

9. The beginning of a paragraph should be indented. The section “References”, captions for illustrations and tables will be printed in small print (*petit*).

10. Each **table** should be typed on a separate sheet of paper resp. on a separate page of a file. Tables should be numbered consecutively in Arabic numerals, e.g. “Table 1, Table 2”, etc., and attached to the end of the text. Tables should be supplied with headings, kept as simple as possible.

11. **Figures** (including photographic prints, line drawings and maps) should be numbered consecutively in Arabic numerals, e.g. “Fig. 1, Fig. 2”, etc. and attached to the text after the tables. Legends for figures should be listed consecutively on a separate page. Plan all figures to suit a column width of 7.9 cm or a page width of 16.7 cm. Figures, in particular photographs, may be combined to a maximum plate size of 16.7 cm x 22.0 cm. Submit illustration **files** separately from text files. Files for full color images must be in a CMYK color space. All illustration files should be in TIFF or EPS formats.

Journal quality reproduction will require greyscale and color files at resolutions yielding approximately 300 dpi. Bitmapped line art should be submitted at resolutions yielding 600-1200 dpi.

12. **Photographs** should be black-and-white, high-contrast, sharp glossy prints of the original negative and in a square or rectangular format. **Free colour reproduction.** If, together with your accepted article, you submit usable colour figures then Elsevier will ensure, at no additional charge, that these figures will appear in colour on the web (e.g., ScienceDirect and other sites) regardless of whether or not these illustrations are reproduced in colour in the printed version. Colour figures can be printed only if the costs are covered by the author (€ 250.00 for first colour figure, € 200.00 for every following colour figure). For further information on the preparation of electronic artwork, please see www.elsevier.com/locate/authorartwork.

Magnification of microphotographs should be indicated by a scale bar. Inscriptions, marks, and scale bars should preferably be drawn neatly in black ink in an appropriate size on the face of the illustrations. When several pictures are used to produce a single plate, please ensure that they fit each other in size, are of equal contrast, and that they correspond to the caption in number and description.

13. **Line drawings** (incl. maps) should be large enough in all their details to permit a suitable reduction. Important points to note are thickness of lines, size of inscriptions, size of symbols, adequate spacing of shaded and dotted areas. Line drawings must be submitted as black drawings on white paper. If computerplotted they must have laser-print quality. If traditionally drawn the originals must be prepared with Indian ink according to the established methods of technical drawing.

14. Figures and tables should always be mentioned in the text in numerical order. The author should mark in the margin of the manuscript where figures and tables are to be inserted.

15. When quoting **references** in the text, the following format should be used: Meyer (1999) resp. (Meyer, 1999), Meyer and Smith (1995) resp. (Meyer and Smith, 1995) or Meyer et al. (1990) resp.

(Meyer et al., 1990). Several papers by the same author(s) published in the same year should be differentiated in the text, and in the list of references, by a, b, c following the year of publication. “et al.” should be used in the text in the case of more than two authors. Quotations of references from different authors within one pair of brackets must be separated by semicolons, commata are to be put between the years of publication of papers of the same author: (Meyer, 1992, 1999; Meyer and Smith, 1995; Jones et al., 1998a, b).

References should be listed alphabetically. Listings of several works by the same author should be grouped in chronological order. Then, papers of this author each with another one will follow according to the alphabetical order of the second author names, papers with three and more authors (“et al.” in the text) will then be arranged again in the chronological order. The style to be used is shown in the following examples:

a. Papers published in periodicals:

Akhalkatsi, M., Wagner, J., 1996. Reproductive phenology and seed development of *Gentianella caucasea* in different habitats in the Central Caucasus. *Flora* 191, 161-168.

Zotz, G., Patiño, S., Tyree, M.T., 1997. CO₂ gas exchange and the occurrence of CAM in tropical woody hemiepiphytes. *J. Exp. Biol.* 192, 143-150.

b. Books:

Takhtajan, A., 1959. *Die Evolution der Angiospermen*. G. Fischer, Jena.

c. Papers published in multiauthor books:

Mathes, U., Feige, G.B., 1983. Ecophysiology of lichen symbiosis. In: Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B., Ziegler, H. (Eds.), *Physiological plant ecology*.

II. Responses to the chemical and biological environment. *Encyclopedia of plant physiology*. New Series, vol. 12C, Springer, Berlin-Heidelberg-New York, pp. 423-467.

The titles of books and papers in periodicals should always be quoted completely and exactly. Titles of periodicals should be abbreviated according to the usual rules listed e.g. in the *World List of Scientific Periodicals* or in *Biological Abstracts*. The number of the volume should be given in Arabic numerals.

16. When papers are cited which were originally published in languages which use alphabets other than Latin (e.g. Russian Cyrillic etc.), then the author, title of the paper and the periodical name itself must be **transliterated** using standards like ISO 1 or ISO 2 (cf. *Taxon* **30**: 168-183).

17. *FLORA* is produced directly in **page set**. Consequently the author only receives the final page proofs for checking and approval. *Extended corrections are not more possible at this stage*.

18. Publication of an article of normal size and without color photographs in *FLORA* is **free of charge** to the author(s). In exchange, the **Copyright** of the article is transferred to the publisher. However, the author(s) will be free to use single figures or tables of the article in subsequent own work. The corresponding author, at no cost, will be provided with a PDF file of the article via e-mail or, alternatively 30 free paper offprints. The PDF file is watermarked version of the published article and includes a cover sheet with the journal cover image and a disclaimer outlining the terms and conditions of use. Additional offprints may be ordered when proofs are returned. Authors who pay for printed colour figures will be sent another 50 free off-prints. Until publication of the print edition, corrected proofs will be available at online first (www.sciencedirect.com).

19. **Funding body agreements and policies.** Elsevier has established agreements and developed policies to allow authors who publish in Elsevier journals to comply with potential manuscript archiving requirements as specified as conditions of their grant awards. To learn more about existing agreements and policies please visit <http://www.elsevier.com/fundingbodies>.