

TARCILA CORREIA DE LIMA NADIA

**FENOLOGIA, ECOLOGIA DA POLINIZAÇÃO E REPRODUÇÃO DE ESPÉCIES
DE MANGUEZAL, NO MUNICÍPIO DE GOIANA-PE**

**RECIFE
2009**

TARCILA CORREIA DE LIMA NADIA

**FENOLOGIA, ECOLOGIA DA POLINIZAÇÃO E REPRODUÇÃO DE ESPÉCIES
DE MANGUEZAL, NO MUNICÍPIO DE GOIANA-PE**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Biologia Vegetal – Área de concentração Ecologia Vegetal.

Orientadora: Profa. Dra. Isabel Cristina Sobreira Machado
Departamento de Botânica – Universidade Federal de Pernambuco

**RECIFE
2009**

Nadia, Tarcila Correia de Lima

Fenologia, ecologia da polinização e reprodução de espécies de manguezal, no município de Goiana - PE / Tarcila Correia de Lima Nadia. – Recife: O Autor, 2009.

145 folhas: fig., tab.

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco. CCB.
Departamento de Botânica, 2009.

Inclui bibliografia.

1. Fenologia 2. Ecologia da polinização 3. Manguezal - reprodução
I Título.

581.54

CDU (2.ed.)

UFPE

578.42

CDD (22.ed.)

CCB – 2009- 050

TARCILA CORREIA DE LIMA NADIA

“FENOLOGIA, ECOLOGIA DA POLINIZAÇÃO
E REPRODUÇÃO DE ESPÉCIES DE
MANGUEZAL, NO MUNICÍPIO DE GOIANA-PE”.

BANCA EXAMINADORA:



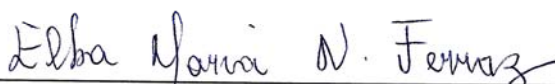
Dra. Isabel Cristina Sobreira Machado – (Orientadora) - UFPE



Dra. Ariadna Valentina de Freitas e Lopes - UFPE



Dra. Maria de Jesus Nogueira Rodal - UFRPE



Dra. Elba Maria Nogueira Ferraz Ramos – CEFET-PE



Dra. Gladys Flávia de Albuquerque Melo de Pinna - USP

Recife- PE
2009

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus, que está sempre comigo, me guiando; pela graça da salvação que foi dada mediante a redenção que há em Jesus Cristo; e por nos ter feitos filhos de Deus e co-herdeiros com Cristo.

Agradeço também a todos que de alguma forma, direta ou indiretamente, contribuíram para o desenvolvimento dessa tese e da minha formação, em especial:

À minha família e familiares, em especial a minha mãe, minha avó e meu pai (*in memoriam*) pelo amor, carinho e todo apoio que me proporcionaram desde o meu nascimento.

À minha querida professora, Professora Isabel, a quem tenho muita admiração e carinho, por ter sido a grande responsável pela minha formação profissional, por me orientar desde a minha graduação, e pela minha formação como pessoa, pois, com muita atenção e carinho, me ensinou muitas coisas além da academia, como verdadeira educadora, e mais do que isso, como mãe.

Aos meus amigos Ariadna e Patriota pelos momentos de aprendizado, de brincadeiras, de alegria que me proporcionaram e por estarem sempre ao meu lado e à Lara, sua filhinha, que ainda está para nascer, mas já nos traz bastante alegria.

Aos meus amigos Ana Virgínia e André, que são como meus irmãos, pelos inesquecíveis momentos que passamos juntos durante as atividades de campo, quando podemos vivenciar várias aventuras. Além disso, sempre estiveram presentes em momentos importantes da minha vida.

À minha grande e querida amiga Lilian Cristine, que conheço desde o meu primeiro dia de aula dentro da universidade e desde esse momento nos tornamos grandes amigas, como irmãs, e sempre está comigo principalmente em decisões importantes da minha vida e ao seu filhinho João Vitor (de cinco meses), que é muito fofo e traz muita alegria pra gente.

Aos meus amigos que fazem ou já fizeram parte do Laboratório de Biologia Floral e Reprodutiva (Polinizar), Ana Paula, Elisangela Bezerra, Emerson Rocha, Éville Karina, George Machado, Karina Linhares, Kelaine Demétrio, Laís Borges, Luciana Coe, Luciana Teixeira, Marcelo Sobral, Mellissa Sobrinho, Sandra Freitas e Milena Soares, pela agradável convivência, pelos momentos de aprendizado e lazer.

À Liliane Noemia e Eduardo Cristo pela grande ajuda nas atividades de campo.

Aos coordenadores e secretários do Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, que sempre estão pacientemente nos atendendo e resolvendo nossos problemas acadêmicos, principalmente os burocráticos.

Ao Prof. Dr. Marcelo Guerra, por permitir a utilização do microscópio de fluorescência do Laboratório de Citogenética Vegetal da UFPE.

À Profa. Dra. Nanuza Luiza de Menezes por me receber e me orientar no estágio em que fiz na USP e que resultou em uma valiosa colaboração em um dos capítulos desta tese.

À Profa. Dra. Gladys Flávia de Albuquerque Melo e às colegas Cristiane Gonçalves da Silva, Emília Cristina Pereira de Arruda, Paula Maria Elbl, Deusa Deise de Abreu, Thais Muntoreano, Karen Lúcia Mayumi Sasaki e Gisele pelo auxílio que me deram durante meu estágio na USP e pelos momentos de lazer durante minha estadia em São Paulo.

À Profa. Dra. Patrícia Morellato por me receber por duas vezes na UNESP em Rio Claro, sempre sendo bastante atenciosa, e que contribuiu substancialmente com um dos capítulos desta tese.

Às colegas Julieta, Vanessa e Gabriela da UNESP, pela hospedagem e auxílio em algumas análises durante a minha estadia em Rio Claro.

Aos especialistas que identificaram parte dos visitantes florais coletados, Dr. Orlando Tobias Silveira (MPEG/PA), Biólogo Renato Capellari (USP), MSc. Mirian Morales (UFPR), Dr. Inocêncio Gorayeb (MPEG/PA), Dra. Márcia Couri (UFRJ) e Dr. Silvio Nihei (USP), MSc. Carlos Eduardo (UFPE).

Aos membros da banca do meu exame de qualificação, Dra. Ariadna Lopes, Dra. Elisângela Bezerra e Dra. Luciana Teixeira, pelas valiosas contribuições.

À CAPES pela bolsa de doutorado concedida.

LISTA DE FIGURAS

Capítulo 1

- Figura 1.** Distribuição das publicações sobre fenologia, biologia floral, sistema de polinização e reprodução de espécies de mangue no mundo (A) e no centro de diversidade Ocidental (B)..... 12
- Figura 2.** Distribuição das publicações relacionadas ao estudo da fenologia reprodutiva e dos sistemas de polinização e reprodução entre as famílias que ocorrem em manguezais no mundo..... 13
- Figura 3.** Sistemas de polinização das espécies de mangue nos centros de diversidade Oriental (A) e Ocidental (B). ▨ polinização por aves; ▩ polinização pelo vento; ▤ polinização por abelhas; ▥ polinização por borboletas; ▦ polinização por esfingídeos; □ polinização por mariposas; ■ polinização por morcegos; ▧ polinização generalista..... 14

Capítulo 2

- Figura 1.** Localização e estrutura do manguezal da região estuarina de Itapessoca, município de Goiana, Pernambuco, Nordeste do Brasil. A. Mapa mostrando a localização da comunidade de mangue estudada (área hachureada). B. Perfil do mangue mostrando a distribuição das espécies a partir da margem do rio Itapessoca à área de transição mangue terra firme. 1. *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae); 2. *Avicennia schaueriana* (Acanthaceae); 3. *Laguncularia racemosa* (Combretaceae); 4. *Conocarpus erectus* (Combretaceae); 5. *Sesuvium* sp (Aizoaceae)..... 38
- Figura 2.** Fenofases reprodutivas das espécies de mangue estudadas no litoral norte de Pernambuco, Nordeste do Brasil. A-D. *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae), A. botão, B. flor, C. fruto, D. propágulo. E-G. *Avicennia schaueriana* (Acanthaceae), E. botão, F. flor, G. propágulo. H-J. *Laguncularia racemosa* (Combretaceae), H. botão, I. flor, J. propágulo. K-N. *Conocarpus erectus* (Combretaceae), K. botão, L. flor, M. fruto verde, N. fruto em dispersão..... 39
- Figura 3.** Porcentagem de indivíduos em floração e frutificação em uma comunidade de mangue, no litoral norte de Pernambuco, Nordeste do Brasil. ■ Floração; ▤ Frutificação..... 40
- Figura 4.** Histogramas circulares das datas de pico de floração e frutificação para os indivíduos de uma comunidade de mangue, no litoral norte de Pernambuco, Nordeste do Brasil. Os dados de frequência é o somatório de quatro anos de observação (de

junho de 2002 a maio de 2006).....	41
Figura 5. Fenologia da floração das espécies de mangue ocorrentes no litoral norte de Pernambuco, Nordeste do Brasil, em porcentagem de intensidade de Fournier. A área sombreada indica o período chuvoso. -●- botões; —▲— flores.....	42
Figura 6. Fenologia da frutificação das espécies de mangue ocorrentes no litoral norte de Pernambuco, nordeste do Brasil, em porcentagem de intensidade de Fournier. A área sombreada indica o período chuvoso. —◆— frutos verdes; —✕— propágulos; —✱— frutos em dispersão.....	43
Figura 7. Histogramas circulares das frequências de indivíduos nas datas de pico de floração e frutificação para as espécies de mangue do litoral norte de Pernambuco, Nordeste do Brasil. As barras representam somatório das frequências de quatro anos de observações (junho/2002 a maio/2006). A linha aponta para a data média (ângulo médio) da distribuição e o setor externo ao círculo representa o desvio padrão circular. Para detalhes dos resultados das análises, ver Tabela 1.....	44
Figura 8. Esquema dos padrões fenológicos reprodutivos de uma comunidade de mangue ocidental no Nordeste do Brasil (Coordenadas), relacionando com as síndromes de polinização. Enquanto <i>Rhizophora mangle</i> (Rm), anemófila, tem floração contínua, as espécies generalistas, <i>Laguncularia racemosa</i> (Lr), <i>Avicennia schaueriana</i> (As) e <i>Conocarpus erectus</i> (Ce), apresentaram diferentes padrões com sobreposição no período de floração (área hachurada acima), porém com picos em épocas distintas. Os padrões de frutificação são menos diversos, caracterizando-se apenas como anual (Lr e As) e contínuo (Ce e Rm). A precipitação e a temperatura são os principais fatores climáticos que influenciam a floração e frutificação, respectivamente.....	45

Capítulo 3

Figura 1. <i>Rhizophora mangle</i> L. (Rhizophoraceae), em área de manguezal no litoral norte de norte de Pernambuco, Nordeste do Brasil. A. Inflorescência cimosa do tipo dicásio; B. Flor na fase masculina no primeiro dia de antese; C. Flor no segundo dia de antese, ainda na fase masculina; D. Flor na fase feminina, no terceiro dia de antese. Barra=10 mm.....	64
Figura 2. Organização dos verticilos florais e deposição de grãos de pólen nos tricomas das pétalas de botão em pré-antese de <i>Rhizophora mangle</i> L. (Rhizophoraceae), em uma área de manguezal no litoral norte de Pernambuco,	

Nordeste do Brasil. A. Botão em pré-antese. B-C. Disposição das pétalas e dos estames, evidenciando o verticilo de estames (setas) alternados com as pétalas (B), e o verticilo de estames (setas) opostos às pétalas, envolvidos pelos tricomas (C). D. Deiscência da antera. E. Representação esquemática dos grãos de pólen aderidos aos tricomas das pétalas. s = sépala; p = pétala; g = gineceu.....	65
Figura 3. Receptividade do estigma em flores de <i>Rhizophora mangle</i> L. (Rhizophoraceae) no primeiro (A), segundo (B), terceiro (C) e quarto (D) dia de antese, mostrando tubos polínicos (setas) germinando apenas nos terceiro e quarto dia. Barra=0,1 mm.....	66
Figura 4. Taxa de sobrevivência e percentagem de propágulos em dispersão de <i>Rhizophora mangle</i> (Rhizophoraceae), em uma área de manguezal no litoral norte de Pernambuco, Nordeste do Brasil. O mês de junho corresponde ao estágio de antese; o mês de julho ao ovário em desenvolvimento; os meses de setembro e outubro ao estágio de fruto; e a partir do mês de novembro ao propágulo. ➔ Número de flores, frutos e propágulos; ■ taxa de sobrevivência; □ porcentagem de propágulos que entraram em dispersão.....	67

Capítulo 4

Figura 1. Estágios florais e receptividade do estigma de <i>Avicennia schaueriana</i> Moldenke (Acanthaceae), em área de manguezal no litoral norte de Pernambuco, Nordeste do Brasil. A-C. Primeiro dia de antese, não há grãos de pólen aderidos no estigma (C); D-F. Segundo dia de antese, há grãos de pólen (seta) aderidos ao estigma, mas não houve germinação do tubo polínico (F); G-I. Terceiro dia de antese, observa-se o crescimento do tubo polínico (seta) (I). Barra = 2 mm.....	87
Figura 2. Seções transversais de botão em pré-antese de <i>Avicennia schaueriana</i> (Acanthaceae). A-B. Evidência dos cinco feixes vasculares (circulados), que são traços do feixe dorsal das pétalas (Escala = 410µm). As setas indicam os feixes vasculares que são os traços dos estames, sendo um deles vestigial (seta 1). Os quadrados envolvem os traços de feixes dorsais de sépala. Em B, já não se observa qualquer vestígio do traço do quinto estame. C-E. Localização dos tricomas glandulares na epiderme interna do tubo da corola. C. Posicionamento em relação aos estames (setas) (Escala = 820 µm). D. Epiderme interna lisa (seta) em posição dorsal aos estames (Escala = 210 µm). E. Epiderme interna com tricomas glandulares (seta) em posição ventral aos estames (Escala = 210 µm), no canto superior à direita, um detalhe do	

tricoma (seta) (Escala = 50 µm). F. Tricoma glandular (seta) na epiderme externa do tubo da corola (Escala = 50 µm). G. Tricomas glandulares (setas) na epiderme externa das sépalas (Escala = 210 µm). br = bráctea; s = sépala; ts = tubo do cálice; tc = tubo da corola; fv = feixe ventral do carpelo; fd = feixe dorsal do carpelo; lo = lóculo do carpelo.....	88
Figura 3. Volume de néctar em flores de <i>Avicennia schaueriana</i> Moldenke (Acanthaceae), em área de manguezal no litoral norte de Pernambuco, Nordeste do Brasil. A. Volume acumulado diariamente e ao final da antese. B. Produção de néctar a cada três horas após início da antese.....	89
Figura 4. Distribuição das frequências de visitas entre 07:00 e 17:00 h no início (A), pico (B) e fim (C) de floração de <i>Avicennia schaueriana</i> (Acanthaceae), em uma área de manguezal no litoral norte de Pernambuco, Nordeste do Brasil.....	90
Apêndice I. Relações filogenéticas da ordem Lamiales (cladograma retirado de Judd <i>et al.</i> 2008). O grupo irmão, a família Oleaceae, é composto por espécies que apresentam flores actinomorfas brancas e sistema de polinização generalista (foto abaixo), enquanto as demais famílias da ordem Lamiales apresentam flores zigomorfas coloridas e sistema de polinização especialista (demais fotos), sendo considerados estados derivados para a ordem.....	93
Apêndice II. Relações filogenéticas da família Acanthaceae, mostrando a posição do gênero <i>Avicennia</i> (cladograma retirado de McDade <i>et al.</i> 2008). A família apresenta espécies com flores zigomorfas, sendo as mais basais com coloração vistosa e sistema de polinização especialista (fotos <i>Thumbergia</i> e <i>Aphelandra</i>). <i>Ruellia</i> , um gênero mais derivado, apresenta algumas espécies com flores brancas e polinização especialista, indicando que a perda de pigmentação é um estado derivado. O gênero <i>Avicennia</i> , que junto com <i>Thumbergioideae</i> forma o grupo irmão de <i>Acantheae</i> , possui espécies com flores zigomorfas brancas e polinização generalista. Nesse contexto, a coloração branca e o sistema de polinização generalista de <i>Avicennia</i> podem ser considerados estados derivados.....	94

Capítulo 5

Figura 1. Percentual da expressão sexual masculina em flores (A) e indivíduos (B) de <i>Laguncularia racemosa</i> (Combretaceae), em área de manguezal no litoral norte de Pernambuco, Brasil.....	107
Figura 2. Expressão sexual masculina e feminina (A) e relação óvulos estames (B) em	

flores de *Conocarpus erectus* (Combretaceae), em uma área de manguezal no litoral norte de Pernambuco, Brasil. □ óvulos; ■ estames..... 108

Figura 3. Polinizadores de *Laguncularia racemosa* (A-D) e *Conocarpus erectus* (E-I) (Combretaceae), em área de manguezal no litoral norte de Pernambuco, Brasil. A. *Apis mellifera* (Apidae); B. Espécie de Halictidae; C e E. *Palpada albifrons* (Syrphidae); D. Espécie de Sarcophagidae; F e G. Outras duas espécies de (Syrphidae); H. Espécie de Hesperidiidae; I. Espécie de mariposa..... 109

Figura 4. Percentual de visitas do principal polinizador e grupos de polinizadores em flores de *Laguncularia racemosa* (■) e *Conocarpus erectus* (□) (Combretaceae), em uma área de manguezal no litoral norte de Pernambuco, Brasil..... 110

Figura 5. Frequência de visitas de todos os polinizadores de *Laguncularia racemosa* (A) e *Conocarpus erectus* (B) (Combretaceae) ao longo do dia, em uma área de manguezal no litoral norte de Pernambuco, Brasil..... 111

LISTA DE TABELAS

Capítulo 1

Tabela 1. Aspectos da fenologia reprodutiva, biologia da polinização e reprodução de algumas espécies de mangue a partir de dados da literatura. SC – auto-compatível. 1. Gill & Tomlinson 1971; 2. Christensen & Wium-Andersen 1977; 3. Wium-Andersen & Christensen 1978; 4. Tomlinson <i>et al.</i> 1979; 5. Wium-Andersen 1981; 6. Kondo <i>et al.</i> 1987; 7. Duke 1990; 8. Noske 1993; 9. Steinke & Rajh 1995; 10. Menezes <i>et al.</i> 1997; 11. Sun <i>et al.</i> 1998; 12. Fernandes 1999; 13. Lemus-Jiménez & Ramírez 2003; 14. Tyagi 2004; 15. Coupland <i>et al.</i> 2006; 16. Mehlig 2006; 17. Landry & Rathcke 2007.....	10
--	----

Capítulo 2

Tabela 1. Resultados da análise estatística circular para ocorrência de sazonalidade do pico de floração e frutificação das espécies de mangue ocorrentes no litoral norte de Pernambuco, Brasil. Rm = <i>Rhizophora mangle</i> ; Ce = <i>Conocarpus erectus</i> ; As = <i>Avicennia schaueriana</i> ; Lr = <i>Laguncularia racemosa</i>	46
Tabela 2. Coeficiente de correlação de Spearman entre as fenofases reprodutivas das espécies de mangue do litoral norte de Pernambuco, Nordeste do Brasil, e os fatores ambientais ($P < 0,01$; - = correlação não significativa; B = botão; F = flor; Fr = fruto; P = propágulo; Fv = fruto verde; Fd = fruto em dispersão; ⁰ mês corrente à fenofase; ¹ mês anterior à fenofase; ² dois meses anteriores à fenofase).....	47
Tabela 3. Índice de sobreposição (Czekanowski) de floração entre três espécies de mangue, <i>Avicennia schaueriana</i> , <i>Conocarpus erectus</i> e <i>Laguncularia racemosa</i> , em três anos de observação no litoral norte de Pernambuco, Brasil.....	48
Tabela 4. Variáveis fenológicas da floração de três espécies de mangue no município de Goiana, litoral norte de Pernambuco, Brasil, em quatro anos de observação. <i>Rhizophora mangle</i> não foi considerada para essas análises uma vez que a floração foi contínua. O primeiro episódio de floração de <i>Conocarpus erectus</i> também não foi analisado por não apresentar a data de início.....	49

Capítulo 3

Tabela 1. Características das flores de <i>Rhizophora mangle</i> (Rhizophoraceae), ocorrente em área de manguezal no litoral norte de Pernambuco, Nordeste do Brasil. ¹ Anteras retiradas de botões jovens; ² anteras retiradas de botões em pré-antese; ³ altura	
--	--

do estigma.....	68
Tabela 2. Resultados da formação natural de frutos (controle) e dos tratamentos de polinização pelo vento e do sistema reprodutivo de <i>Rhizophora mangle</i> (Rhizophoraceae), em área de manguezal no litoral norte de Pernambuco, Nordeste do Brasil. Letras sobre-escritas diferentes indicam diferença estatística significativa ($\chi^2=4,52$, g.l.=1, $p<0,05$; $\chi^2=5,28$, g.l.=1, $p<0,05$).....	69
Capítulo 4	
Tabela 1. Visitantes florais de <i>Avicennia schaueriana</i> Stapf & Leechman ex Moldenke (Acanthaceae), em área de manguezal no litoral norte de Pernambuco, Nordeste do Brasil. Po = polinizador; Pi = pilhador.....	91
Tabela 2. Resultados das polinizações natural e controlada de <i>Avicennia schaueriana</i> Stapf & Leechman ex Moldenke (Acanthaceae), em área de manguezal no litoral norte de Pernambuco, Nordeste do Brasil. ISI = índice de auto-incompatibilidade. Letras sobrescritas iguais indicam que não houve diferença significativa.....	92
Capítulo 5	
Tabela 1. Caracteres florais de <i>Laguncularia racemosa</i> e <i>Conocarpus erectus</i> (Combretaceae), em área de manguezal no litoral norte de Pernambuco, Brasil.....	112
Tabela 2. Lista dos polinizadores de <i>Laguncularia racemosa</i> e <i>Conocarpus erectus</i> (Combretaceae), em área de manguezal no litoral norte de Pernambuco, Brasil. + polinizador; - não visitante.....	113
Tabela 3. Resultados dos tratamentos de polinizações controladas e controle de <i>Laguncularia racemosa</i> e <i>Conocarpus erectus</i> (Combretaceae) em uma área de manguezal no litoral norte de Pernambuco, Brasil. N em <i>L. racemosa</i> = flores; N em <i>C. erectus</i> = glomérulos. Letras sobrescritas diferentes na mesma coluna indicam diferença significativa ($p<0,05$).....	114

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS	iv
LISTA DE FIGURAS	vi
LISTA DE TABELAS	xi
APRESENTAÇÃO	1
Capítulo 1: Revisão de Literatura	3
<i>Manguezal e mangue: caracterização, distribuição e publicações</i>	4
<i>Fenologia reprodutiva: efeitos da sazonalidade nas fenofases</i>	5
<i>Biologia floral e polinização</i>	6
<i>Sistema reprodutivo</i>	8
<i>Conclusões</i>	9
<i>Referências Bibliográficas</i>	15
Capítulo 2: Fenologia reprodutiva de mangue no nordeste do Brasil: estudo a longo prazo com diferentes níveis de abordagem	18
Resumo.....	20
Introdução.....	21
Material e Métodos.....	23
Resultados	27
Discussão.....	30
Agradecimentos.....	33
Literatura citada.....	34
Capítulo 3: Atuação dos insetos e do vento na polinização e formação de propágulos de <i>Rhizophora mangle</i> L. (Rhizophoraceae)	50
Resumo.....	51
Introdução.....	53
Material e Métodos.....	54
Resultados	56
Discussão.....	58
Agradecimentos.....	61
Referências	61
Capítulo 4: Atributos florais e reprodução de <i>Avicennia schaueriana</i> Moldenke (Acanthaceae): adaptações a um sistema generalista de polinização	70
Resumo.....	71

Introdução.....	73
Material e métodos	74
Resultados	77
Discussão.....	80
Agradecimentos.....	83
Referências bibliográficas	83
Capítulo 5: Variação populacional no sistema sexual e de polinização de duas espécies de Combretaceae ocorrentes em vegetação de manguezal no Nordeste do Brasil	95
Resumo	96
Introdução.....	97
Material e métodos	98
Resultados	101
Discussão.....	102
Agradecimentos.....	104
Referências bibliográficas	105
CONCLUSÕES	115
RESUMO	117
ABSTRACT	118
ANEXOS	119
Normas para publicação no periódico Annals of Botany.....	120
Normas para publicação no periódico Plant Biology.....	129
Normas para publicação no periódico Aquatic Botany.....	133
Normas para publicação no periódico International Journal of Plant Sciences	142

APRESENTAÇÃO

O manguezal é um ecossistema de floresta tropical entremarés (Tomlinson 1994) ou, pela definição de Schaeffer-Novelli (1995), é um “ecossistema costeiro, de transição entre os ambientes terrestre e marinho, característico de regiões tropicais e subtropicais, sujeito ao regime das marés”. Este ecossistema tem grande importância ecológica, pois promove indiretamente aumento da produtividade da comunidade marinha próxima, serve como área de abrigo para a fase larval de muitas espécies de animais marinhos (e.g. cracas, caranguejos, camarões, pitus) e mantém populações de animais residentes (e.g. ostras, mexilhões, caranguejos), contribuindo para a cadeia alimentar das águas costeiras (Grasso & Tognella 1995; Mantovani 2002). Além disso, apresenta grande importância sócio-econômica, uma vez que as populações que vivem próximas a manguezais dependem desse ambiente para sua subsistência, obtendo dele vários produtos como remédios, álcool, adoçantes, óleos e tanino (Grasso & Tognella 1995). Sua área ainda pode ser utilizada para recreação, turismo, educação ambiental, apicultura ou criação de peixes e de outras espécies marinhas (Grasso & Tognella 1995).

Devido à grande importância ecológica e sócio-econômica e ao alto grau de degradação desse ecossistema, como resultado do uso indevido, muitos trabalhos têm sido desenvolvidos visando à regeneração ou à restauração dos manguezais (e.g. Braga *et al.* 1989; Sherman *et al.* 2000; Ellison 2000; Souza & Sampaio 2001). No entanto, estudos com esse enfoque não levam em consideração a ecologia da polinização e a reprodução sexuada das espécies vegetais ocorrentes neste ecossistema, embora pesquisas nesse nível forneçam subsídios para um melhor manejo e restauração de áreas degradadas (Kearns & Inouye 1997; Kearns *et al.* 1998). Portanto, a proposta desta tese foi monitorar a fenologia reprodutiva e investigar os sistemas de polinização e reprodução de quatro espécies de mangue ocorrentes no litoral norte de Pernambuco, Nordeste do Brasil.

Primeiramente é apresentada uma revisão de literatura, compondo o primeiro capítulo desta tese, que reúne os principais trabalhos desenvolvidos sobre a fenologia reprodutiva, biologia floral e da polinização e sistema reprodutivo de espécies de mangue no mundo. Em seguida, são discutidos aspectos da fenologia reprodutiva ao nível de população e comunidade do manguezal de Catuama, município de Goiana, Pernambuco, Brasil, constituindo o segundo capítulo. Nesse capítulo, são descritos os padrões fenológicos para a comunidade de mangue, mostrando a oferta de recursos para os polinizadores ao longo de quatro anos.

O terceiro capítulo descreve a atuação do vento e de visitantes florais na polinização de *Rhizophora mangle*, definindo o seu agente polinizador. A biologia floral e os sistemas de polinização e reprodução de *Avicennia schaueriana* são apresentados de forma detalhada no capítulo 4, mostrando a importância dos polinizadores para a sua reprodução sexuada. Por último, são discutidas semelhanças e diferenças nos sistemas de polinização e reprodução de duas espécies de Combretaceae, uma delas considerada como mangue verdadeiro, *Laguncularia racemosa*, apresentando características próprias de mangue (viviparidade, pneumatóforos e secreção de sal) e a outra considerada mangue associado, *Conocarpus erectus*, não apresentando tais características.

Revisão de Literatura

REVISÃO DE LITERATURA

Manguezal e mangue: caracterização, distribuição e publicações

O manguezal é caracterizado por apresentar uma vegetação própria, o mangue, o qual abrange poucas espécies de fácil identificação podendo ser classificado em três tipos (Tomlinson 1994): 1) “mangue verdadeiro”, constituído por espécies que ocorrem somente nesse ecossistema e que apresentam adaptações tais como viviparidade e raízes aéreas relacionadas às trocas gasosas (pneumatóforos); 2) “mangue secundário”, com espécies que não são capazes de formar uma vegetação conspícua, raramente formando comunidades; 3) espécies associadas (mangue associado), que ocorrem somente em áreas de transição, não são capazes de habitar comunidades de mangue verdadeiro e não apresentam as características adaptativas de mangue verdadeiro.

A distribuição dos manguezais se restringe às áreas tipicamente de estuários das regiões tropicais e subtropicais, havendo um maior número de espécies no Velho Mundo (Tomlinson 1994; Yokoya 1995). Segundo Lacerda (1984), as maiores florestas de mangue estão localizadas na Ásia (principalmente na Malásia e na Índia), na América do Sul (Brasil e Venezuela) e na África (Nigéria e Senegal). Tomlinson (1994) distingue dois centros principais de diversidade deste ecossistema: o Oriental e o Ocidental. O primeiro apresenta maior diversidade, abrangendo cerca de 43 espécies de mangue verdadeiro, 17 gêneros e 15 famílias; o segundo, que inclui o Brasil, possui menor diversidade e está constituído por apenas oito espécies, quatro gêneros e quatro famílias (levando em consideração apenas as espécies de mangue verdadeiro). As famílias que possuem o maior número de espécies representantes tanto no oriente como no ocidente são Rhizophoraceae e Acanthaceae. No Brasil, o ecossistema manguezal abrange um terço da costa, se estendendo desde o Cabo Orange, no Amapá, até o município de Laguna, em Santa Catarina (Rebelo & Medeiros 1988; Yokoya 1995), e apresenta um total de seis espécies de mangue verdadeiro, *Avicennia germinans* (L.) L., *A. schaueriana* Stapf & Leechman (Acanthaceae), *Laguncularia racemosa* C.F. Gaertn (Combretaceae), *Rhizophora harrisonii* Leechman, *R. mangle* L. e *R. racemosa* G. Meyer & Leechman (Rhizophoraceae) (Tomlinson 1994).

Os poucos estudos relacionados com a biologia de espécies de manguezais do mundo abrangem alguns aspectos da fenologia (Gill & Tomlinson 1971; Duke *et al.* 1984; Duke 1990; Steinke & Rajh 1995; Tyagi 2004), biologia floral (Tomlinson *et al.* 1979; Juncosa & Tomlinson 1987; Domínguez *et al.* 1998) e biologia reprodutiva (Sun *et al.* 1998; Coupland *et al.* 2006; Proffitt *et al.* 2006; Landry & Rathcke 2007), estando estes concentrados

principalmente no centro de diversidade Oriental (Figura 1). A maioria das pesquisas no centro de diversidade Ocidental foi desenvolvida nos Estados Unidos (Figura 1). No Brasil, são encontrados apenas os trabalhos de Menezes *et al.* (1997) e Mehlig (2006), realizados no Pará, que trazem informações sobre a polinização e fenologia de *Rhizophora mangle* e o de Fernandes (1999), realizado no Amapá, que analisa a fenologia reprodutiva de quatro espécies de mangue durante apenas um ano. Nos demais Estados não há registros de estudos sobre polinização e reprodução neste ecossistema.

Fenologia reprodutiva: efeitos da sazonalidade nas fenofases

Apenas um trabalho realizado no centro de diversidade Oriental descreve padrões fenológicos para uma comunidade de mangue no nordeste da Austrália, sendo o maior número de publicações com enfoque populacional. No nordeste da Austrália, a comunidade de mangue composta por 35 espécies apresentou maior produção de flores no período seco, com exceção de algumas espécies de Rhizophoraceae (*Bruguiera gymnorhiza*, *Ceriops tagal* var. *tagal*, *Rhizophora apiculata* e *R. stylosa*), que tiveram a maior produção de flores na estação úmida (Duke *et al.* 1984). Espécies desta família apresentam geralmente floração contínua ao longo do ano, com um período distinto de máxima produção (Gill & Tomlinson 1971; Christensen & Wium-Andersen 1977; Wium-Andersen & Christensen 1978; Wium-Andersen 1981; Mehlig 2006). O padrão de floração nas espécies de Rhizophoraceae pode estar relacionado a fatores intrínsecos, podendo ser modificados por fatores ambientais, como foi sugerido por Gill & Tomlinson (1971) para *Rhizophora mangle*, na Flórida. Tyagi (2004) verificou relação entre o aumento na intensidade de flores e propágulos e o aumento da precipitação em três espécies de Rhizophoraceae (*Rhizophora samoensis*, *R. stylosa* e *Bruguiera gymnorhiza*) em Fiji.

A produção de propágulos na maioria das espécies no nordeste da Austrália ocorreu na estação úmida (Duke *et al.* 1984). O mesmo foi encontrado para espécies de mangue em outros locais como na Tailândia (Wium-Andersen & Christensen 1978; Wium-Andersen 1981), nos Estados Unidos (Gill & Tomlinson 1971) e no Brasil (Fernandes 1999; Mehlig 2006). Gill & Tomlinson (1971) observaram que a abscisão dos propágulos de *Rhizophora mangle* ocorreu sempre no período chuvoso, independente do tamanho atingido pelo propágulo antes de sua dispersão. Esses autores sugerem que a abscisão dos propágulos é fortemente influenciada por fatores ambientais. Steinke & Rajh (1995), ao comparar seus resultados com os trabalhos de Duke *et al.* (1984), indicaram uma possível relação entre o comportamento reprodutivo de *Lumnitzera racemosa* (Combretaceae) e a latitude.

Duke (1990) também encontrou uma pequena variação nas fenofases de *Avicennia marina* Vierh. de acordo com a latitude em populações estudadas na Austrália. De uma forma geral, a espécie apresentou floração e frutificação durante o verão. Em populações ocorrentes em latitudes mais altas, a floração ocorreu mais tarde, de fevereiro a maio, enquanto que em latitudes mais baixas a floração ocorreu em novembro e dezembro. Para a frutificação, as populações em altas latitudes apresentaram período maior dessa fenofase, em torno de nove meses, enquanto que em baixas latitudes, a frutificação durava em torno de dois meses (março e abril). Resultados opostos foram obtidos por Fernandes (1999), estudando os padrões fenológicos de quatro espécies de mangue no Amapá, Brasil, o qual verificou que em baixa latitude a espécie *Avicennia germinans* apresenta período de floração que se estende de maio a janeiro e extenso período de frutificação, de julho a março. As outras espécies estudadas pelo autor, *Rhizophora mangle*, *R. harrisonii* Leechman e *Laguncularia racemosa*, apresentaram padrão contínuo. Essas quatro espécies estudadas por Fernandes (1999) apresentaram alta produção de flores durante o período seco (agosto a janeiro).

Biologia floral e polinização

Os estudos realizados sobre a biologia floral e os mecanismos de polinização de espécies de mangue têm se concentrado na família Rhizophoraceae (Figura 2). Esta família apresenta radiação adaptativa para diversos sistemas de polinização, que resultou em uma variedade de construções florais e mecanismos de liberação de pólen (Tomlinson *et al.* 1979). Cinco modos de polinização foram descritos para a família, envolvendo sistemas especializados e não especializados (Tomlinson *et al.* 1979).

Espécies de *Bruguiera* e *Ceriops tagal* (Rhizophoraceae) apresentam mecanismos especializados, envolvendo liberação explosiva de pólen, que provavelmente se desenvolveu paralelamente nos dois gêneros (Tomlinson *et al.* 1979; Juncosa & Tomlinson 1987). No entanto, estes gêneros desenvolveram também outras características adaptativas a diferentes sistemas de polinização, tais como polinização por aves, borboletas e mariposas noturnas (Tomlinson *et al.* 1979). Ornitofilia é registrada para espécies de *Bruguiera* com flores grandes, como *B. exaristata* e *B. gymnorhiza* (Tomlinson *et al.* 1979; Kondo *et al.* 1987), enquanto que as espécies desse gênero com flores menores são comumente polinizadas por borboletas (Tomlinson *et al.* 1979). No entanto, *B. hainesii*, considerada como de flores pequenas segundo Tomlinson *et al.* (1979), foi observada sendo polinizada principalmente por aves (Noske 1993).

A polinização por insetos também é descrita para outros gêneros de Rhizophoraceae, como *Ceriops* e *Kandelia* (Tomlinson *et al.* 1979; Sun *et al.* 1998). Como já mencionado, as flores de *Ceriops tagal* também apresentam mecanismo especializado de liberação explosiva de pólen, e por apresentar antese noturna, seus principais polinizadores são mariposas (Tomlinson *et al.* 1979). Já *Ceriops decandra* e *Kandelia candel* não apresentam especialização (Tomlinson *et al.* 1979; Sun *et al.* 1998). Enquanto os visitantes florais de *C. decandra* ainda não são conhecidos, sendo provavelmente abelhas (Tomlinson *et al.* 1979), são registradas espécies de abelhas e borboletas visitando as flores de *Kandelia candel*, sendo os prováveis polinizadores (Sun *et al.* 1998).

Ceriops decandra apresenta desenvolvimento floral considerado como estado ancestral para a família, enquanto *Kandelia candel*, apesar de não ter mecanismo de polinização especializado, apresenta especialização no seu desenvolvimento floral (Juncosa & Tomlinson 1987). Espécies do gênero *Rhizophora* são semelhantes a *C. decandra* nesse contexto (Juncosa & Tomlinson 1987). No entanto, suas flores apresentam adaptações à polinização pelo vento, tais como flores pêndulas, alta razão pólen/óvulo, pólen seco, ausência de odor e de recurso floral para polinizadores (Tomlinson *et al.* 1979; Kondo *et al.* 1987; Tomlinson 1994). Dessa forma, a anemofilia em *Rhizophora* parece ser uma condição derivada da entomofilia, seguindo um caminho evolutivo diferente em relação a *Kandelia candel* e às espécies de *Bruguiera* (Tomlinson *et al.* 1979, Juncosa & Tomlinson 1987). Outra evidência para essa hipótese é a presença de vestígios em flores de *Rhizophora*, tais como produção de pequenas quantidades de néctar e odor em algumas espécies, características de entomofilia (Tomlinson *et al.* 1979; Kondo *et al.* 1987).

Flores de *Rhizophora* são conhecidas por apresentar anteras que se abrem ainda no botão floral, elevada razão pólen-óvulo e pétalas bastante pilosas que auxiliam na dispersão dos grãos de pólen pelo vento (Tomlinson *et al.* 1979). Não é comum visitas de insetos às flores da maioria das espécies de *Rhizophora*, no entanto foram registradas visitas de abelhas e/ou pequenos insetos às flores de *R. mangle*, na Flórida, no Norte do Brasil e na Venezuela (Tomlinson *et al.* 1979; Menezes *et al.* 1997; Lemus-Jiménez & Ramírez 2003), *R. lamarckii* e *R. stylosa*, na Austrália (Tomlinson *et al.* 1979), e *R. mucronata*, no Japão (Kondo *et al.* 1987). Todos esses autores indicaram o vento como o principal vetor de pólen para essas espécies.

Outra característica floral comum entre espécies de *Rhizophora* é o fato de pétalas e estames caírem entre as primeiras 24 horas após a abertura das flores (Tomlinson *et al.* 1979; Kondo *et al.* 1987). Em *R. stylosa*, ainda foi registrada a receptividade do estigma apenas no

segundo dia de antese, após a queda das pétalas e estames, impossibilitando uma autopolinização (Tomlinson *et al.* 1979), caracterizando uma protandria, fenômeno que também é registrado para espécies do gênero *Bruguiera* (Tomlinson *et al.* 1979). Variações na morfologia floral de *R. mangle* foram analisadas em diferentes populações no México, sendo encontrada diferença populacional entre os caracteres florais, provavelmente devido ao isolamento genético (Domínguez *et al.* 1998). Dessa forma, pesquisas complementares sobre a biologia floral e o mecanismo de polinização dessas espécies em outras localidades são necessárias para elucidar aspectos evolutivos (Tomlinson *et al.* 1979).

A descrição da biologia floral de outras espécies de mangue incluídas em outras famílias (e.g. Acanthaceae e Combretaceae) foi feita por Tomlinson (1994), incluindo alguns aspectos da biologia da polinização. Esse autor aponta as abelhas e pequenos insetos como visitantes florais comuns ao gênero *Avicennia* e *Laguncularia racemosa*, respectivamente. Em observações feitas na península Paraguaná, Venezuela, Lemus-Jiménez & Ramírez (2003) registraram *Apis mellifera* e espécies de moscas, formigas e vespas como polinizadoras de *Laguncularia racemosa*, *Conocarpus erectus* e *Avicennia germinans* (Tabela 1). Em populações de *Laguncularia racemosa* na Flórida, Estados Unidos, também foram registradas abelhas, vespas, moscas e borboletas como visitantes florais dessa espécie (Landry & Rathcke 2007).

Sistema reprodutivo

Espécies de mangue são consideradas primariamente colonizadoras, tendo dessa forma necessidade de manter o sistema de auto-fecundação (Tomlinson 1994). A auto-compatibilidade é comum entre as espécies de mangue, onde, até o momento, 100% das espécies estudadas são auto-compatíveis (tabela 1). No entanto, poucas espécies formam frutos regularmente por autogamia, tais como *Bruguiera gymnorrhiza*, *Rhizophora mucronata* (Kondo *et al.* 1987) e *Sonneratia alba* (Coupland *et al.* 2006). Duas outras espécies, *Ceriops australis* e *Rhizophora stylosa*, são autógamas, mas apresentam limitação na produção de frutos, sendo necessário o vetor de pólen (Coupland *et al.* 2006).

Kondo *et al.* (1987) foram os únicos autores que testaram a ocorrência de agamospermia para duas espécies de mangue, *Bruguiera gymnorrhiza* e *Rhizophora mucronata*, não sendo registrada a formação de frutos apomíticos. Para *Rhizophora mangle*, Menezes *et al.* (1997) conduziram experimentos de polinizações controladas, indicando que a espécie é auto-compatível, no entanto, os autores não realizaram testes para verificar ocorrência de autogamia e agamospermia.

Em relação ao sistema sexual, a androdioicia é encontrada em *Laguncularia racemosa* para duas populações no sul da Flórida, enquanto em uma população na Flórida central essa espécie foi hermafrodita (Landry & Rathcke 2007). Na população androdioica de *Laguncularia racemosa*, houve maior produção de frutos através da atuação dos polinizadores, devido ao alto índice de depressão endogâmica (Landry & Rathcke 2007). Já na população hermafrodita o índice de depressão endogâmica era menor, obtendo-se as proporções mais altas no tratamento de autopolinização manual em relação à população androdioica (Landry & Rathcke 2007).

Conclusões

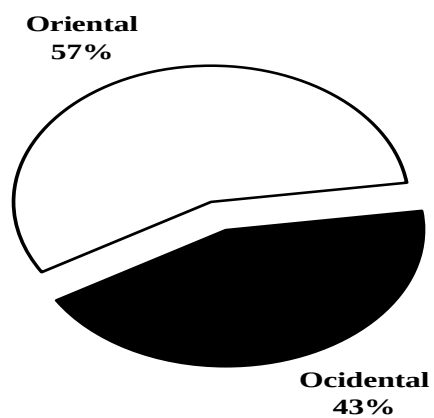
Os dados sobre a fenologia reprodutiva de comunidades de mangue ainda são insuficientes para estabelecer padrões gerais para o ecossistema, podendo ser estabelecidas algumas tendências em relação às principais espécies que constituem o mangue. A floração de espécies de *Rhizophora*, por exemplo, é influenciada pela precipitação ocorrendo em maior intensidade no período chuvoso, independente das condições climáticas locais. Já espécies de *Avicennia* não apresentam um padrão de floração único, mas variável de acordo com as diferenças climáticas. Portanto, são necessárias novas pesquisas sobre a fenologia dessas espécies em outras localidades, principalmente no centro de diversidade ocidental, e que enfoquem também a comunidade. Dessa forma, será possível uma análise comparativa entre os padrões fenológicos dos dois centros de diversidade e o melhor entendimento de estratégias adaptativas às diferentes condições ambientais. Essa comparação foi possível analisando os sistemas de polinização, sendo o centro de diversidade Oriental mais rico, com espécies distribuídas em oito síndromes de polinização, enquanto só há, até o momento, espécies generalistas e uma espécie anemófila no Ocidental (Figura 3). Em relação ao sistema reprodutivo, a autocompatibilidade parece ser fundamental para o estabelecimento das espécies de mangue em ambos os centros, sendo desenvolvidos mecanismos que favorecem a polinização cruzada, possibilitando a variabilidade genética dessas espécies.

Tabela 1. Aspectos da fenologia reprodutiva, biologia da polinização e reprodução de algumas espécies de mangue a partir de dados da literatura. SC – auto-compatível. 1. Gill & Tomlinson 1971; 2. Christensen & Wium-Andersen 1977; 3. Wium-Andersen & Christensen 1978; 4. Tomlinson *et al.* 1979; 5. Wium-Andersen 1981; 6. Kondo *et al.* 1987; 7. Duke 1990; 8. Noske 1993; 9. Steinke & Rajh 1995; 10. Menezes *et al.* 1997; 11. Sun *et al.* 1998; 12. Fernandes 1999; 13. Lemus-Jiménez & Ramírez 2003; 14. Tyagi 2004; 15. Coupland *et al.* 2006; 16. Mehlig 2006; 17. Landry & Rathcke 2007.

Família/Espécies	Local	Floração	Frutificação	Polinização	Reprodução	Referências
Centro de diversidade Ocidental						
Acanthaceae						
<i>Avicennia germinans</i>	Norte Brasil; Venezuela	jun-jan; mai-dez	jul-mar; jul-mai	Mosca/ <i>Apis mellifera</i>	-	12; 13
Combretaceae						
<i>Conocarpus erectus</i>	Venezuela	-	-	Mosca, formiga, vespa	-	13
<i>Laguncularia racemosa</i>	Norte Brasil; Venezuela; Estados Unidos	jan-dez; out-mar; mai-jul; jun-jul	jan-dez; nov-jul	Abelha, vespas, moscas, borboletas	SC	12; 13; 17
Rhizophoraceae						
<i>Rhizophora harrisonii</i>	Norte Brasil	jan-dez	jan-dez	-	-	12
<i>R. mangle</i>	Estados Unidos; Norte Brasil; Venezuela	jan-dez	jan-dez	Vento, mosca, <i>Apis mellifera</i>	SC	1; 10; 12; 13; 16
Centro de diversidade Oriental						
Acanthaceae						
<i>Avicennia marina</i>	Tailândia; Nova Guiné; Austrália	abr-mai; nov-jan; dez-fev; fev-jun; fev-jul	fev-abr; fev-abr; mai-jul; nov-mar	-	SC	3; 7; 15
Combretaceae						
<i>Lumnitzera littorea</i>	Tailândia	jan-dez	-	-	-	3
<i>L. racemosa</i>	África do Sul	dez-jul	fev-jul	-	-	9
Lythraceae						
<i>Sonneratia alba</i>	Austrália	-	-	Aves?	SC	15

Tabela 1. Continuação						
Família/Espécies	Local	Floração	Frutificação	Polinização	Reprodução	Referências
Rhizophoraceae						
<i>Bruguiera cylindrica</i>	Tailândia; Austrália	jan-dez	-	Insetos?	-	3; 4
<i>B. exaristata</i>	Austrália	-	-	Aves	-	4
<i>B. gymnorrhiza</i>	Austrália; Japão; Fiji	jan-dez	jan-dez	Aves	SC	4; 6; 14
<i>B. hainesii</i>	Malásia	-	-	Aves	-	8
<i>B. parviflora</i>	Austrália	-	-	Insetos	-	4
<i>Ceriops australis</i>	Austrália	-	-	Mariposas, Pequenos insetos	SC	15
<i>C. decandra</i>	Austrália	-	-	Insetos?	-	4
<i>C. tagal</i>	Tailândia; Austrália	jan-dez	-	Mariposas	-	3; 4
<i>Kandelia candel</i>	Austrália; Honk Kong	jun-ago	set-jun	Insetos	SC	4; 11
<i>Rhizophora apiculata</i>	Austrália	ago-fev	jan-dez	Vento	-	2; 4
<i>R. x lamarckii</i>	Austrália	-	-	Vento	-	4
<i>R. mucronata</i>	Tailândia; Austrália; Japão	jan-dez	-	Vento, Insetos	SC	4; 5; 6
<i>R. samoensis</i>	Fiji	jan-dez	jan-dez	-	-	14
<i>R. stylosa</i>	Fiji; Austrália	jan-dez	jan-dez	Vento?, Insetos?	SC	14; 15
Rubiaceae						
<i>Scyphiphora hydrophyllacea</i>	Tailândia	mai-jun	-	-	-	5

A



B

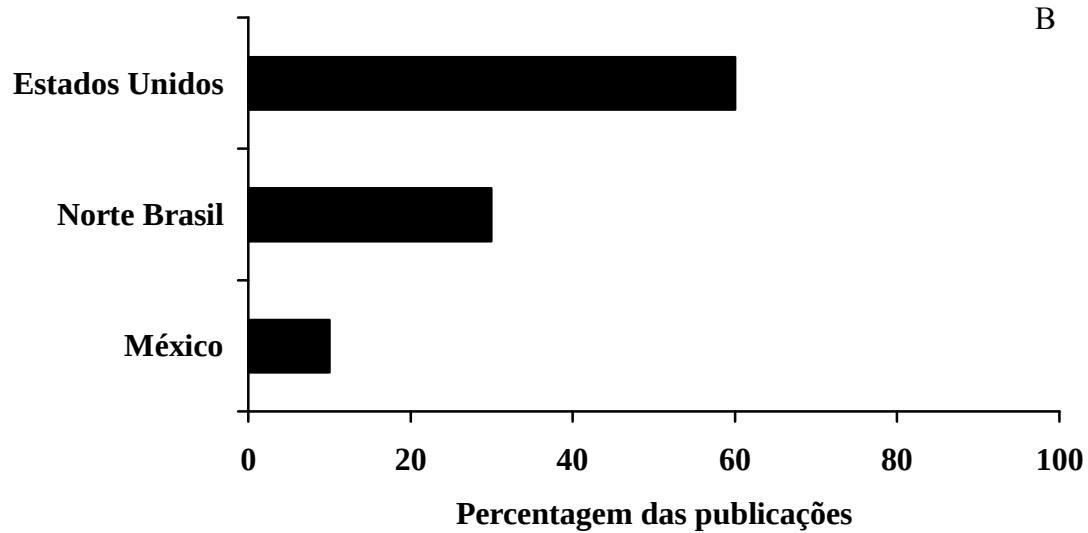


Figura 1. Distribuição das publicações sobre fenologia, biologia floral, sistema de polinização e reprodução de espécies de mangue no mundo (A) e no centro de diversidade Ocidental (B).

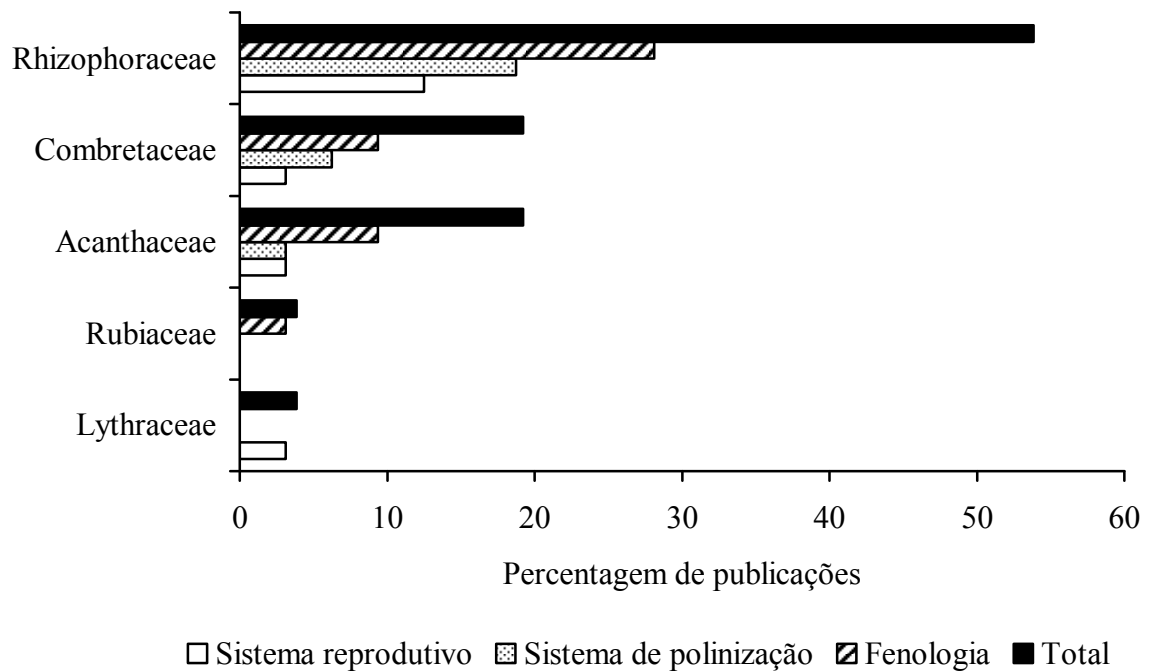


Figura 2. Distribuição das publicações relacionadas ao estudo da fenologia reprodutiva e dos sistemas de polinização e reprodução entre as famílias que ocorrem em manguezais no mundo.

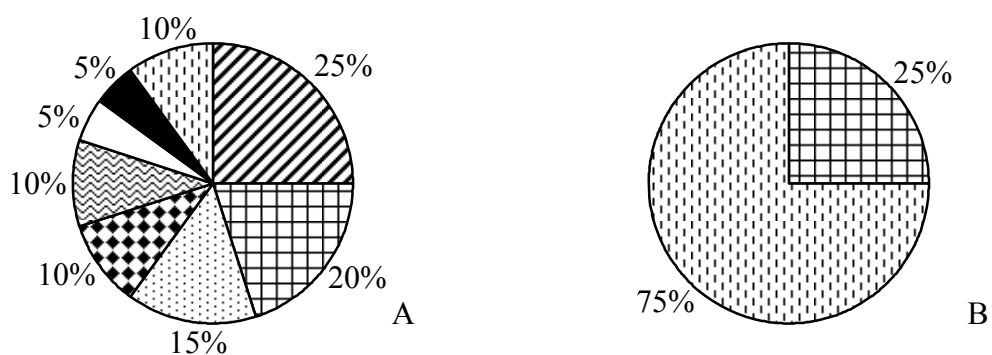


Figura 3. Sistemas de polinização das espécies de mangue nos centros de diversidade Oriental (A) e Ocidental (B). ▨ polinização por aves; ▩ polinização pelo vento; ▤ polinização por abelhas; ▥ polinização por borboletas; ▦ polinização por esfingídeos; □ polinização por mariposas; ■ polinização por morcegos; ▧ polinização generalista.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BRAGA, R.A.P.; UCHOA, T.M.M. & DUARTE, M.T. Impactos ambientais sobre o manguezal de Suape-PE. **Acta Botânica Brasileira**, v.3, p.9-27, 1989.
- CHRISTENSEN, B. & WIUM-ANDERSEN, S. Seasonal growth of mangrove trees in southern Thailand. I. Phenology of *Rhizophora apiculata* Bl. **Aquatic Botany**, v.3, p.281-286, 1977.
- COUPLAND, G.T; PALING, E.I. & MCGUINNESS, K.A. Floral abortion and pollination in four species of tropical mangroves from northern Australia. **Aquatic Botany**, v.84, p.151-157, 2006.
- DOMÍNGUEZ, C.A.; EGUIARTE, L.E.; NÚÑEZ-FARFÁN, J. & DIRZO, R. Flower morphometry of *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae): Geographical variation in Mexican populations. **American Journal of Botany**, v.85, p.637-643, 1998.
- DUKE, N.C. Phenological trends with latitude in the mangrove tree *Avicennia marina*. **Journal of Ecology**, v.78, p.113-133, 1990.
- DUKE, N.C.; BUNT, J.S. & WILLIAMS, W.T. Observations on the floral and vegetative phenologies of north-eastern Australian mangroves. **Australian Journal of Botany**, v.32, p.87-99, 1984.
- ELLISON, A.M. Mangrove restoration: Do we know enough? **Restoration Ecology**, v.8, p.219-229, 2000.
- FERNANDES, M.E.B. Phenological patterns of *Rhizophora* L., *Avicennia* L. and *Laguncularia* Gaertn. f. in Amazonian mangrove swamps. **Hydrobiologia**, v.413, p.53-62, 1999.
- GILL, A.M. & TOMLINSON, P.B. Studies on the growth of red mangrove (*Rhizophora mangle* L.) 3. Phenology of the shoot. **Biotropica**, v.3, p.109-124, 1971.
- GRASSO, M. & TOGNELLA, M.M.P. Valor ecológico e sócio-econômico. In: Schaeffer-Novelli, Y. (ed.). **Manguezal: Ecossistema entre a terra e o mar**. Caribbean Ecological Research, São Paulo, p.43-47, 1995.
- JUNCOSA, A.M. & TOMLINSON, P.B. Floral development in mangrove Rhizophoraceae. **American Journal of Botany**, v.74, p.1263-1279, 1987.
- KEARNS, C.A. & INOUE, D.W. Pollinators, flowering plants, and conservation biology. **BioScience**, v.47, p.297-307, 1997.

- KEARNS, C.A.; INOUE, D.W. & WASER, N.M. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.29, p.83-112, 1998.
- KONDO, K.; NAKAMURA, T.; TSURUDA, K.; SAITO, N. & YAGUCHI, Y. Pollination in *Bruguiera gymnorhiza* and *Rhizophora mucronata* (Rhizophoraceae) in Ishigaki Island, the Ryukyu Islands, Japan. **Biotropica**, v.19, p.377-380, 1987.
- LACERDA, L.D. Manguezais: Florestas de beira-mar. **Ciência Hoje**, v.3, p.63-70, 1984.
- LANDRY, C.L. & RATHCKE, B.J. Do inbreeding depression and relative male fitness explain the maintenance of androdioecy in white mangrove, *Laguncularia racemosa* (Combretaceae)? **New Phytologist**, v.176, p.891-901, 2007.
- LEMUS-JIMÉNEZ, L.J. & RAMÍREZ, N. Polinización y polinizadores en la vegetación de la planicie costera de Paraguaná, Estado Falcón, Venezuela. **Acta Científica Venezolana**, v.54, p.97-114, 2003.
- MANTOVANI, W. Manguezal e restinga: Dificil conservação. In: Araújo, E.L.; Moura, A.N.; Sampaio, E.V.S.B.; Gestrinari, L.M.S. & Carneiro, J.M.T. (eds.). **Biodiversidade, conservação e uso sustentável da flora do Brasil**. UFRPE/Imprensa Universitária, Recife, p.31-33, 2002.
- MEHLIG, U. Phenology of the red mangrove, *Rhizophora mangle* L., in the Caeté Estuary, Pará, equatorial Brazil. **Aquatic Botany**, v.84, p.158-164, 2006.
- MENEZES, M.P.M.; OLIVEIRA, D. & MELLO, C.F. Pollination of red mangrove, *Rhizophora mangle*, in Northern Brazil. **Acta Horticulturae**, v.437, p.431-434, 1997.
- NOSKE, R.A. *Bruguiera hainesii*: another bird-pollinated mangrove? **Biotropica**, v.25, p.481-483, 1993.
- PROFFITT, C.E.; MILBRANDT, E.C. & TRAVIS, S.E. Red mangrove (*Rhizophora mangle*) reproduction and seedling colonization after hurricane Charley: comparisons of Charlotte Harbor and Tampa Bay. **Estuaries and Coasts**, v.29, p.972-978, 2006.
- REBELO, F.C. & MEDEIROS, T.C.C. **Cartilha do mangue**. Laboratório de Hidrobiologia, Universidade Federal do Maranhão, São Luís, 1988.
- SCHAEFFER-NOVELLI, Y. **Manguezal: Ecossistema entre a terra e o mar**. Caribbean Ecological Research, São Paulo, 1995.
- SHERMAN, R.E.; FAHEY, T.J. & BATTLES, J.J. Small-scale disturbance and regeneration dynamics in a neotropical mangrove forest. **Journal of Ecology**, v.88, p.165-178, 2000.

- SOUZA, M.M.A. & SAMPAIO, E.V.S.B. Variação temporal da estrutura dos bosques de mangue de Suape-PE após a construção do Porto. **Acta Botânica Brasílica**, v.15, p.1-12, 2001.
- STEINKE, T.D. & RAJH, A. Vegetative and floral phenology of the mangrove, *Ceriops tagal*, with observations on the reproductive behaviour of *Lumnitzera racemosa*, in the Mgeni estuary. **Suid Afrikaanse Tydskrift Plantk**, v.61, p.240-244, 1995.
- SUN, M.; WONG, K.C. & LEE, J.S.Y. Reproductive biology and population genetic structure of *Kandelia candel* (Rhizophoraceae), a viviparous mangrove species. **American Journal of Botany**, v.85, p.1631-1637, 1998.
- TOMLINSON, P.B. **The botany of mangroves**. Cambridge University Press, Cambridge, 1994.
- TOMLINSON, P.B.; PRIMACK, R.B. & BUNT, J.S. Preliminary observations on floral biology in mangrove Rhizophoraceae. **Biotropica**, v.11, p.256-277, 1979.
- TYAGI, A.P. Precipitation effect on flowering and prpagule setting in mangroves of the family Rhizophoraceae. **Australian Journal of Botany**, v.52, p.789-798, 2004.
- WIUM-ANDERSEN, S. & CHRISTENSEN, B. Seasonal growth of mangrove trees in southern Thailand. II. Phenology of *Bruguiera cylindrica*, *Ceriops tagal*, *Lumnitzera littorea* e *Avicennia marina*. **Aquatic Botany**, v.5, p.383-390, 1978.
- WIUM-ANDERSEN, S. Seasonal growth of mangrove trees in southern Thailand. III. Phenology of *Rhizophora mucronata* Lamk. and *Scyphiphora hydrophyllacea* Gaertn. **Aquatic Botany**, v.10, p.371-376, 1981.
- YOKOYA, N.S. Distribuição e origem. In: Schaeffer-Novelli, Y. (ed.). **Manguezal: Ecossistema entre a terra e o mar**. Caribbean Ecological Research, São Paulo, p.9-12, 1995.

Fenologia reprodutiva de mangue no nordeste do Brasil: estudo a longo prazo com diferentes níveis de abordagem

Original Article

Fenologia reprodutiva de mangue no nordeste do Brasil: estudo a longo prazo com diferentes níveis de abordagem

Tarcila de Lima Nadia^{1,*}, Leonor Patrícia C. Morellato² and Isabel Cristina Machado³

¹Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco, Recife 50670-901, Brasil; ²Laboratório de Fenologia, Departamento de Botânica, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista UNESP, Rio Claro 13506-900, Brasil;

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

Fenologia reprodutiva de espécies de mangue

*For correspondence. E-mail: tarcinadia@yahoo.com.br

Resumo

- *Contexto e objetivos:* O conhecimento da fenologia reprodutiva de mangue a nível de comunidade e população é escasso, e estudos a longo prazo permitem melhor entendimento da dinâmica e interações ecológicas desse ecossistema. Portanto, o presente estudo teve como objetivo descrever os padrões de floração e frutificação de uma comunidade de mangue no Nordeste do Brasil, respondendo as questões: (i) Como é a fenologia reprodutiva do mangue? Há diferenças entre os quatro anos de estudo? (ii) A fenologia reprodutiva das espécies de mangue segue padrão sazonal e está relacionada com os fatores abióticos? (iii) As hipóteses de competição e facilitação explicam os padrões de floração das três espécies que partilham polinizadores?
- *Métodos:* Dez indivíduos adultos de *Avicennia schaueriana* (Achantaceae), *Conocarpus erectus*, *Laguncularia racemosa* (Combretaceae) e *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae) foram marcados e monitorados mensalmente quanto à produção de flores e frutos durante quatro anos. Foram feitas análises de estatística circular para detectar tendências fenológicas sazonais na comunidade e para cada espécie. Em nível de espécie, foram aplicados os modelos nulos para testar padrões agregados, segregados ou randômicos, foram feitas correlações entre as fenofases e os fatores climáticos, e calculada a sincronia intra-específica.
- *Principais resultados:* A floração das espécies de mangue apresentou padrão bimodal enquanto a frutificação foi sazonal com um pico na estação úmida. Cada espécie teve um padrão de floração diferente, desde padrão anual breve até o contínuo, e de regular a irregular. A frutificação foi menos diversa, apresentando dois padrões, anual e contínuo. A precipitação foi o fator climático que mostrou maior correlação com as fenofases de quase todas as espécies, exceto para *L. racemosa*. A sobreposição de floração foi randômica e cada espécie apresentou alta sincronia intra-específica.
- *Conclusões:* A precipitação foi a principal força seletiva que influenciou a floração na comunidade de mangue, que mostrou alta variedade de padrões fenológicos apesar de baixa riqueza de espécies. Além disso, as espécies de mangue apresentaram estratégia de floração seqüenciada que permite aos polinizadores permanecerem na comunidade ao longo do ano, dando estabilidade ao ecossistema.

Palavras-chave: mangue, *Avicennia schaueriana*, *Conocarpus erectus*, *Laguncularia racemosa*, *Rhizophora mangle*, floração, frutificação, Brasil

INTRODUÇÃO

O manguezal é um ecossistema florestal tropical que ocorre em áreas de transição entre os ambientes terrestre e marinho, com vegetação própria denominada de mangue (Schaeffer-Novelli, 1995; Tomlinson, 1994). Suas espécies estão distribuídas em dois principais centros de diversidade, o Oriental, com 43 espécies (17 gêneros e 15 famílias), e o Ocidental, com apenas oito espécies (quatro gêneros e quatro famílias), sendo Rhizophoraceae a família com o maior número de espécies em ambos os centros de diversidade (Tomlinson, 1994). Além de ser um sistema de alta produtividade biológica (Braga *et al.*, 1989; Souza and Sampaio, 2001; Hogarth, 2007), o manguezal também atua como abrigo para a fase larval de muitas espécies de animais marinhos e mantém populações de animais residentes, contribuindo para a cadeia alimentar das águas costeiras (Grasso e Tognella, 1995; Mantovani, 2002).

A população humana se beneficia com os produtos diretos do mangue, como a extração de madeira, folhas e frutos, e pelos serviços fornecidos, tais como área para criação de peixes e outras espécies marinhas, recreação e turismo (Grasso e Tognella, 1995; Hogarth, 2007). No entanto, o uso não sustentável desse ecossistema tem resultado na degradação do habitat, redução em área e na perda dos recursos (Hogarth, 2007). A conservação do manguezal é importante, pois, além de manter os benefícios à população humana, esse ecossistema é fundamental na proteção contra a erosão de áreas costeiras e serve como refúgio de aves migratórias (Hogarth, 2007).

O conhecimento dos padrões fenológicos em comunidades vegetais é importante na análise das interações entre plantas e animais, tais como polinização, dispersão e predação de sementes, auxiliando na compreensão da dinâmica de comunidades (Frankie *et al.*, 1974; Bawa, 1983; Williams-Linera e Meave, 2002). Fatores como a sazonalidade climática e competição por polinizadores e dispersores podem influenciar a diversidade desses padrões em uma comunidade, havendo variações quanto aos principais fatores climáticos influenciando a reprodução e o crescimento das plantas (Bawa, 1983; Wright, 1996; Morellato *et al.*, 2000; Sakai, 2001; Morellato, 2003; Boulter *et al.*, 2006). Nas regiões temperadas, por exemplo, a temperatura e o fotoperíodo exercem grande influência na fenologia por serem fatores limitantes ao crescimento e reprodução em determinada época do ano (Williams-Linera e Meave, 2002). Nas regiões tropicais, por sua vez, em áreas com estações seca e chuvosa bem definidas a precipitação é considerada como o principal fator influenciando a fenologia das espécies (Machado *et al.*, 1997; Williams-Linera e Meave,

2002; Morellato, 2003). Em vegetações tropicais sob clima pouco sazonal, a luz (irradiação e comprimento do dia) tem sido apontada como o fator de maior importância influenciando os padrões sazonais das espécies (Rivera e Borchert, 2001; Borchert *et al.*, 2005).

As interações bióticas, tais como polinização e dispersão, podem determinar o período de atividade da floração e frutificação (Bawa, 1983; Wright, 1996). A competição por polinizadores, por exemplo, exerce pressão seletiva que resulta em padrão de floração segregado entre as espécies que compartilham o mesmo grupo de polinizadores (Bawa, 1983; Wright and Calderon, 1995; Boulter *et al.*, 2006). Por outro lado, espécies com mesma síndrome de polinização podem apresentar padrão de floração agregado, fenômeno chamado de facilitação, o qual aumenta a atratividade das flores aos polinizadores (Boulter *et al.*, 2006). Nesse caso, o benefício da facilitação seria maior do que a diminuição do sucesso reprodutivo pela competição pelos polinizadores (Boulter *et al.*, 2006).

O estudo de fenologia pode abranger desde o indivíduo ao ecossistema, podendo mostrar diferentes padrões de acordo com o nível abordado (Lieth, 1974; Newstrom *et al.*, 1994; Sakai, 2001). Abordagens em nível de população, por exemplo, auxiliam no entendimento dos sistemas de polinização e dispersão de sementes das espécies (Newstrom *et al.*, 1994), uma vez que a variabilidade entre indivíduos determina o grau de sincronia da floração na população, afetando a oferta de flores, o processo de polinização da espécie e a manutenção de polinizadores na comunidade (Augspurger, 1983; Frankie *et al.*, 1974; Augspurger, 1983; Newstrom *et al.*, 1994). Variáveis como frequência, regularidade de ocorrência das fenofases, duração e sincronia auxiliam nas análises dos padrões fenológicos tanto em nível de população como de comunidade (Newstrom *et al.*, 1994).

Estudos fenológicos com espécies de mangue nos trópicos têm apresentado abordagem populacional, sendo estudadas principalmente espécies da família Rhizophoraceae (Gill & Tomlinson, 1971; Tyagi, 2004; Mehlig, 2006). Estudos em nível de comunidade em áreas de mangue são escassos, havendo apenas um estudo para o centro de diversidade Oriental (*sensu* Tomlinson, 1994), realizado na Austrália (Duke *et al.*, 1984). Para o centro Ocidental, Fernandes (1999) abordou aspectos da floração e frutificação das espécies de mangue ocorrentes no Norte do Brasil, porém suas análises foram feitas em nível de população com base apenas em um ano de observações. Estudos a longo prazo em nível da comunidade são fundamentais para a definição de padrões fenológicos do mangue Ocidental, e a compreensão da sua dinâmica e das interações ecológicas desse ecossistema.

Neste contexto, o presente estudo teve por objetivo caracterizar, pela primeira vez, o padrão fenológico reprodutivo de uma comunidade de mangue do centro de diversidade

Ocidental, localizado na costa nordeste do Brasil, ao longo de quatro anos de observações, procurando responder as seguintes questões: (i) Como é o padrão fenológico reprodutivo de uma comunidade de mangue no centro de diversidade Ocidental? Os padrões de floração e frutificação do mangue são sazonais? Eles diferem ao longo dos anos? (ii) Os padrões fenológicos reprodutivos diferem entre as espécies que compõem o mangue estudado? Os padrões de cada espécie são sazonais e estão associados a fatores abióticos? (iii) No mangue estudado, como ocorre a oferta de recurso floral entre aquelas espécies que compartilham o mesmo grupo de polinizadores?

MATERIAL E MÉTODOS

Local de estudo

As observações de campo foram realizadas na área estuarina do litoral norte do estado de Pernambuco, Nordeste do Brasil (7°40'39,8"S e 34°50'21,8"W), formada pela foz do rio Itapessoca no município de Goiana, distando cerca de 80 km da cidade do Recife (Fig. 1A). A precipitação anual durante o período de estudo (2002 a 2006) variou de 1648 a 2381 mm, com uma estação chuvosa entre os meses de fevereiro a agosto e uma estação seca nos meses de setembro a janeiro, com precipitação média mensal inferior a 100 mm. A temperatura média anual foi de 23,9 °C, sendo as médias máxima e mínima 30,4 °C e 20,4 °C, respectivamente. A umidade relativa do ar foi bastante elevada, apresentando média anual de 90% durante o período de estudo. Os dados climáticos utilizados neste trabalho foram coletados pela Estação Experimental de Itapirema – Empresa Pernambucana de Pesquisa Agropecuária (IPA) e fornecidos pelo Laboratório de Meteorologia de Pernambuco (LAMEPE) do Instituto de Tecnologia de Pernambuco (ITEP), enquanto os dados de amplitude da maré foram obtidos do Banco Nacional de Dados Oceanográficos (BNDO) (<http://www.mar.mil.br/dhn/chm/tabuas/index.htm>).

Vegetação e espécies estudadas

Na área estudada ocorrem três espécies de mangue verdadeiro (*sensu* Tomlinson, 1994), *Rhizophora mangle* L. (Rhizophoraceae), *Avicennia schaueriana* Stapf & Leechman ex Moldenke (Acanthaceae) e *Laguncularia racemosa* C.F. Gaertn. (Combretaceae) e uma espécie de mangue associado (*sensu* Tomlinson, 1994), *Conocarpus erectus* L. (Combretaceae). *Rhizophora mangle* e *A. schaueriana* são espécies arbóreas, tendo a primeira ampla distribuição no centro de diversidade Ocidental e a segunda mais restrita (Tomlinson,

1994). *Laguncularia racemosa* e *C. erectus* são arbustivas, apresentando *L. racemosa* ampla distribuição geográfica no centro de diversidade Ocidental e *C. erectus* distribuição mais restrita (Tomlinson, 1994). *Avicennia schaueriana*, *L. racemosa* e *C. erectus* possuem flores com cores claras, produzem néctar em local de fácil acesso, atributos que as enquadram no sistema de polinização generalista, sendo visitadas pelo mesmo grupo de polinizadores, incluindo moscas, vespas e abelhas (TL Nadia e IC Machado, Universidade Federal de Pernambuco, Brasil, dados não publicados). *Rhizophora mangle* possui flores pêndulas com elevada razão pólen-óvulo e sem oferta de recursos, sendo anemófilas (Tomlinson *et al.*, 1979; Menezes *et al.*, 1997; Lemus-Jiménez e Ramírez 2003; TL Nadia e IC Machado, Universidade Federal de Pernambuco, Brasil, dados não publicados).

As espécies de mangue geralmente estão distribuídas ao longo de um gradiente denominado de zonação, onde cada zona recebe o nome da espécie dominante, podendo variar em diferentes regiões de acordo com o número de espécies ocorrentes e sua distribuição (Tomlinson, 1994; Schaeffer-Novelli, 1995). A distribuição das espécies de mangue na área estudada segue um gradiente, ao longo de um transecto de 10 m de largura, a partir da margem do rio Itapessoca à área de transição mangue – terra firme (Fig. 1B). Podem ser distinguidas: 1) a zona *Rhizophora*, que se estende desde a margem do rio Itapessoca até cerca de 300 m de distância do mesmo, na qual domina *Rhizophora mangle*, sendo encontrados mais de 90% de indivíduos dessa espécie, com densidade de 0,6 indivíduos/m²; 2) a zona Intermediária, a qual está restrita a uma faixa de 300 a 400 m de distância do rio, sendo 0,3, 0,1 e 0,3 indivíduos/m² as densidades de *R. mangle*, *A. schaueriana* e *L. racemosa*, respectivamente, sem haver dominância de alguma espécie, e 3) a zona *Laguncularia*, distando de 400 a 500 m do rio, constituída por mais de 90% de indivíduos de *Laguncularia racemosa* com densidade de 4,9 indivíduos/m² (Fig. 1B). *Conocarpus erectus* ocorreu apenas na área de transição mangue – terra firme (distando mais de 500 m da margem do rio), onde também foram encontrados indivíduos das três espécies de mangue verdadeiro (Fig. 1B).

Fenologia reprodutiva

O monitoramento das fenofases reprodutivas das quatro espécies foi feito mensalmente, no período de junho de 2002 a maio de 2006, sendo marcados dez indivíduos adultos, ou seja, com evidências de reprodução, de cada espécie na área de transição mangue – terra firme (ver Fig. 1B). A intensidade de cada fenofase em cada indivíduo foi estimada utilizando-se o método semi-quantitativo de Fournier (1974), atribuindo o valor 0 para ausência da fenofase e valores de 1 a 4, que constituem categorias em intervalos de 25%.

A definição das fenofases variou de acordo com a espécie. *Rhizophora mangle*, *Avicennia schaueriana* e *Laguncularia racemosa* são vivíparas, sendo sua unidade de dispersão o propágulo, que é constituído pela própria plântula já desenvolvida (Rabinowitz, 1978). Em *R. mangle* a plântula se exterioriza antes da dispersão, enquanto que *A. schaueriana* e *L. racemosa* são consideradas criptovivíparas, ou seja, ocorre a germinação quando o fruto ainda está preso à planta mãe, no entanto a plântula permanece dentro do fruto por ocasião da dispersão (Tomlinson, 1994). Desse modo, o estágio no qual a plântula ainda não é exteriorizada em *R. mangle* foi considerado como fruto e quando foi possível observar a plântula externa ao fruto, caracterizou-se a fenofase propágulo. Portanto, as fenofases observadas em *R. mangle* foram botão, flor, fruto e propágulo (Fig. 2A-D), enquanto em *A. schaueriana* e *L. racemosa* as fenofases observadas foram botão, flor e propágulo (Fig. 2E-J). A espécie *Conocarpus erectus* não apresenta viviparidade. Suas flores estão dispostas em glomérulos, formando posteriormente um fruto composto. Quando os frutos amadurecem e secam é observada a dispersão de seus frutículos (observação pessoal). Desse modo, foram analisadas quatro fenofases para esta espécie, botões, flores, frutos verdes e frutos em dispersão (Fig. 2K-N).

Análise de dados

No âmbito da comunidade foram analisadas a floração (flores em antese) e a frutificação, referente à fenofase de propágulo em *R. mangle*, *A. schaueriana* e *L. racemosa* e à fenofase de frutos em dispersão em *C. erectus*. Foi calculada a porcentagem de indivíduos em floração e frutificação na comunidade para cada mês. A data de início das fenofases foi determinada para as espécies que não apresentaram padrão contínuo, enquanto a data de pico foi definida para todas as espécies, para cada ano de observação. Para verificar se a floração e a frutificação na comunidade foram sazonais, foram feitas análises de estatística circular (Zar 1999). As datas de pico das fenofases reprodutivas de todas as espécies foram transformadas em ângulos (de janeiro=15° a dezembro=345°, em intervalos de 30°), sendo somada a frequência de eventos em cada ângulo ou mês, nos quatro anos de observação. Os dados de frequência foram plotados em um diagrama circular e analisados quanto à sua distribuição circular (Zar, 1999).

Para verificar se o padrão fenológico foi semelhante entre os anos de observação, foi aplicado o teste de covariância (ANCOVA) (Sokal e Rohlf, 1995), considerando os meses como a variável independente e a porcentagem da intensidade da fenofase em cada ano como as variáveis dependentes. Os dados foram testados quanto a sua normalidade utilizando o teste

de Lilliefors (Sokal e Rohlf, 1995), sendo feita a transformação em raiz quadrada para normalizar os dados, quando necessário.

Os padrões fenológicos da floração de cada espécie foram determinados a partir da classificação de Newstrom *et al.* (1994). A existência de padrão sazonal foi testada para cada espécie separadamente aplicando-se análise estatística circular como em Morellato *et al.* (2000) aos dados de frequência de indivíduos em pico da fenofase. Foi calculada a data média do pico de floração e de frutificação para cada espécie através da conversão do ângulo médio e estimado o valor de r (Zar, 1999). O vetor r varia de 0 a 1 e indica o grau de concentração das frequências ao redor do ângulo médio e pode ser considerado como um índice de sazonalidade (Morellato *et al.*, 2000). Para testar a significância do ângulo médio foi aplicado o teste Rayleigh (Z), que verifica se a distribuição circular dos dados difere ou não de uma distribuição uniforme (Zar, 1999).

Para verificar se os padrões fenológicos estavam relacionados com os fatores ambientais, o Coeficiente de Correlação de Spearman (r_s) foi calculado, utilizando os dados de intensidade da fenofase de cada espécie. Os dados climatológicos utilizados foram: precipitação, umidade relativa do ar, temperatura média, intensidade da radiação solar, velocidade do vento e altura da maré.

Os dados mensais de porcentagem de indivíduos em floração das espécies que apresentaram o mesmo grupo de polinizadores (*A. schaueriana*, *C. erectus* e *L. racemosa*) foram utilizados para testar se o padrão de floração entre elas é agregado, segregado ou randômico através da análise de modelos nulos (Pleasants, 1990). O índice de sobreposição de Czekanowski (Feinsinger *et al.*, 1981) foi calculado para cada par combinado de espécies, sendo a média dos valores comparada com a média de 100 simulações. As simulações foram feitas através da randomização das datas de início de floração, sendo mantidos o comprimento e a amplitude da curva, utilizando o software livre ECOSIM (Gotelli e Entsminger, 2000). A média dos valores sendo menor que a média das simulações indica um padrão segregado; sendo maior, indica um padrão agregado (Wright e Calderon, 1995). A significância do resultado ocorreu quando a média dos valores foi maior ou menor que 95 simulações (Wright e Calderon, 1995). Essas análises foram feitas para três anos separadamente, cada ano contendo um ciclo completo de floração de cada espécie.

O índice de sincronia foi calculado para cada espécie, utilizando como variáveis a duração da fenofase de cada indivíduo e a sua sobreposição com os demais indivíduos da população (Augspurger, 1983; SanMartin-Gajardo e Morellato, 2003). Foram atribuídos valores de 1 a 12 para cada mês, sendo o valor 1 atribuído ao mês de março para *A.*

schaueriana e *C. erectus*, e ao mês de outubro para *L. racemosa*. Foram calculados a média e o desvio padrão dos valores referentes às datas de início e de pico, sendo o desvio padrão um indicativo de sincronia (SanMartin-Gajardo e Morellato, 2003).

RESULTADOS

Fenologia da comunidade de mangue

A floração ocorreu ao longo do ano durante todo o período de observações na comunidade de mangue estudada (Fig. 3), não diferindo significativamente entre os anos [ANCOVA $F(3,40) = 1,45$; $p = 0,24$]. O padrão de floração foi bimodal, com maior porcentagem de indivíduos em floração em maio e novembro, nas estações chuvosa e seca respectivamente (Fig. 4). Este padrão pode ser observado em cada ano de estudo, com 30 a 50% dos indivíduos floridos em cada estação (Fig. 3). Apenas em 2004, os períodos com alta porcentagem de indivíduos floridos foram mais longos, abrangendo os meses de março a junho e de agosto a dezembro.

A frutificação na comunidade também foi contínua ao longo dos anos de estudo (Fig. 3), e não apresentou diferenças estatísticas significativas entre os anos (ANCOVA $F(3,40) = 0,52$; $p = 0,67$). A frutificação, ao contrário da floração, apresentou padrão unimodal, com pico no início da estação chuvosa, em fevereiro (Figura 4). A maior porcentagem de espécies com frutos ocorreu na estação chuvosa em todos os anos de observação (Fig. 3), com as quatro espécies simultaneamente em frutificação no período.

Fenologia das populações

Rhizophora mangle – Foram observados botões, flores, frutos e propágulos na maioria dos meses durante o período de estudo (Figs. 5, 6). Nos três primeiros anos de observação, não houve produção de botões e flores por um período de dois ou três meses, de outubro a dezembro, em parte da estação seca (Fig. 5). No último ano, a ocorrência de botões foi registrada até março, enquanto a de flores foi até janeiro (Fig. 5). A intensidade de produção de botões variou ao longo dos anos, havendo um pico no período chuvoso, em abril ou junho, com exceção do último ano, quando foi registrado um único pico em setembro, início da estação seca (Fig. 5). Apesar de *R. mangle* apresentar flores ao longo do ano, o pico de floração mostrou padrão significativamente sazonal, com data média em junho, durante a estação chuvosa (Fig. 7, Tabela 1).

O período de maior intensidade de propágulos sempre sucedeu ao período de maior intensidade de frutos verdes, mostrando um desenvolvimento contínuo dessas duas fenofases (Fig. 6). Apenas em alguns meses da estação chuvosa não foram registrados frutos (abril/2003, de fevereiro a abril e junho/2005), e houve uma pausa na produção de propágulos geralmente no período de maior intensidade de frutos (Fig. 6). A data média de pico de produção de propágulos foi em janeiro, no fim da estação seca (Fig. 7, Tabela 1), com moda em dezembro. A floração e frutos verdes de *R. mangle* apresentaram correlação positiva significativa com a precipitação e negativa com a temperatura, enquanto os propágulos mostraram o resultado inverso (Tabela 2).

Conocarpus erectus – A floração e frutificação em *C. erectus* foi sazonal, anual, principalmente na estação chuvosa (Fig. 5). A produção de botões iniciou sempre no período chuvoso, antecedendo geralmente em um mês à produção de flores, e apresentando maior intensidade em relação à floração (Fig. 5). A floração também iniciou na estação chuvosa, geralmente em maio, estendendo-se até o início do período seco, em setembro ou outubro. A floração foi sazonal, com data média de pico em agosto e moda em setembro (Fig. 7, Tabela 1).

Conocarpus erectus apresentou frutos verdes durante quase todo ano nos dois primeiros anos de estudo, com uma pausa de dois meses, em março e abril no primeiro ano e em janeiro e fevereiro no segundo ano (Fig. 6). Nos últimos dois anos, a espécie apresentou frutos verdes até o mês de dezembro, fim da estação seca (Fig. 6). O pico dessa fenofase variou entre os anos, não sendo detectado no primeiro ano, com longo período com alta intensidade de frutos verdes durante toda a estação seca (Fig. 6). No segundo ano houve dois picos, no fim da estação chuvosa, em agosto, e em meados da estação chuvosa seguinte, em abril, maio e junho (Fig. 6). No terceiro ano, foi registrado um pico no período seco e no quarto ano, também apenas um pico em setembro, no início da estação seca (Fig. 6).

Frutos em dispersão ocorreram continuamente em todo o período de estudo, com apenas duas pausas, em setembro e em maio do quarto ano de observação (Fig. 6). A intensidade dessa fenofase variou entre os anos, mas o período de maior intensidade foi na estação seca, com a data média do pico de frutificação e a moda ocorrendo em dezembro (Fig. 7, Tabela 1). As fenofases de botão e flor apresentaram maior coeficiente de correlação com a precipitação nos dois meses antecedentes, enquanto as de frutos verdes e em dispersão não mostraram correlações com as variáveis climáticas (Tabela 2).

Avicennia schaueriana – A produção de botões e flores em *A. schaueriana* foi anual e sazonal, com início no mês de agosto ou setembro, no começo da estação seca (Fig. 5). A

duração total da floração variou de quatro a sete meses entre os anos, com duração média de três meses por indivíduo/ano. A data média de pico de floração foi significativamente sazonal, em novembro, com moda no mesmo mês (Fig. 7, Tabela 1). A produção de propágulos iniciou em dezembro, com exceção do primeiro ano, que ocorreu em novembro (Fig. 6). A data média do pico de propágulos foi sazonal, em janeiro com moda em fevereiro, correspondendo ao fim da estação seca e início da chuvosa (Fig. 7, Tabela 1). A duração média dessa fenofase por indivíduo foi de quatro meses e meio, variando de cinco a seis meses a duração total na população. A floração apresentou alto coeficiente de correlação negativo significativo com a precipitação, enquanto a fenofase propágulos foi positivamente relacionada com a temperatura (Tabela 2).

Laguncularia racemosa – A floração de *L. racemosa* foi sub-anual e irregular, com início da produção de botões geralmente um mês antes do início da floração, embora eventualmente tenha havido produção de botões sem a subsequente produção de flores (Fig. 5). Foram observados dois picos de floração em cada ano com intensidades diferentes, podendo ou não haver floração contínua entre os picos (Fig. 5). O primeiro pico ocorreu geralmente no fim da estação seca, em dezembro ou janeiro, com exceção do segundo ano de observação, quando esse ocorreu no início do período chuvoso, em fevereiro e março. O segundo pico de floração, de maior intensidade, foi registrado em maio, nos quatro anos de observação, na estação chuvosa. Dessa forma, a data média de pico de floração foi unimodal, em abril, com moda em maio (Fig 7, Tabela 1).

A produção de propágulos ocorreu com maior intensidade no período chuvoso, e eventualmente com baixa intensidade em alguns meses da estação seca (Fig. 6). A duração variou a cada ano, com um mínimo de cinco meses, entre o fim do segundo ano e início do terceiro, e máximo de 10 meses, envolvendo os dois últimos anos de observação (Fig. 6). A data média de pico de propágulos e a moda ocorreram em maio, na estação chuvosa, semelhante à floração (Fig. 7, Tabela 1). *Laguncularia racemosa* apresentou baixos coeficientes de correlação com os fatores climáticos (Tabela 2).

Sobreposição na floração e sincronia

Em relação às espécies, *A. schaueriana*, *C. erectus* e *L. racemosa*, que compartilham o mesmo grupo de polinizadores, o índice de Czekanowski, não foi significativo, indicando padrão ao acaso ou randômico. Entretanto, o valor do índice foi menor que a média obtida a partir das 100 simulações em dois anos, indicando tendência a padrão segregado, com exceção do terceiro ano, quando o índice foi maior sugerindo mudança de tendência para

padrão agregado (Tabela 3). Portanto, a seqüência de floração na comunidade de mangue foi *L. racemosa* - *C. erectus* - *A. schaueriana*, com sobreposição entre o fim e o início da floração das espécies (Fig. 5). No entanto, em geral, não houve sobreposição na data de pico de floração de cada espécie, reforçando a tendência a um padrão segregado de floração, que ocorre de forma seqüencial ao longo dos anos (Fig. 7).

Avicennia schaueriana apresentou os índices mais altos de sincronia intraespecífica (Tabela 4). As datas de início e pico também foram sincrônicas, pois apresentaram valores baixos do desvio padrão (Tabela 4). Os valores do desvio padrão das datas de início e pico de *L. racemosa* e *C. erectus* foram elevados, indicando baixa sincronia (Tabela 4). Devido a *R. mangle* ter padrão contínuo de floração e ser anemófila, os índices de sobreposição sincronia da floração não foram calculados para essa espécie.

DISCUSSÃO

A comunidade de mangue estudada apresentou padrão bimodal de floração, com picos na estação seca e chuvosa, embora pudessem ser observadas espécies florindo o ano todo, diferente do observado em uma comunidade de mangue da Austrália, composta por 35 espécies, onde a floração foi contínua com um pico na estação seca (Duke *et al.*, 1984). Essa diferença de um padrão unimodal para um bimodal pode estar relacionada ao número e à composição de espécies na comunidade, uma vez que havendo grande número de espécies que florescem na mesma época, há maior probabilidade de encontrar padrão unimodal (como ocorre em comunidades com maior riqueza). Padrão contínuo de floração é comum em comunidades vegetais tropicais, como Caatinga (Machado *et al.*, 1997), Cerrado (Lenza e Klink, 2006), e Restinga (Medeiros *et al.*, 2007). A maioria das florestas tropicais já estudadas na América do Sul apresenta padrão sazonal, porém unimodal, com pico de floração em uma das estações (ver Morellato, 2003 para revisão).

A frutificação na comunidade de mangue estudada também foi sazonal, apresentando um pico na transição da estação seca para a chuvosa, embora também fossem observadas espécies frutificando o ano todo. Apesar de estar em constante presença de água, a diferença da pressão osmótica entre a célula vegetal e a disponibilidade hídrica dificulta a obtenção de água pelas espécies de mangue (Tomlinson, 1994). Dessa forma, as plantas de mangue apresentam vários caracteres xeromórficos (cutícula espessada, mesófilo com hipoderme bem desenvolvida, presença freqüente de esclereídes), sugerindo fisiologia semelhante às plantas de ambientes xéricos (Tomlinson, 1994). A sazonalidade na frutificação em outras

comunidades florestais tropicais é mais comum entre as florestas secas (Morellato, 2003). Portanto, a precipitação deve ser importante fator influenciando a frutificação das espécies de mangue. O pico de frutificação na estação chuvosa também pode favorecer a dispersão, sobrevivência e estabelecimento de plântulas (Duke *et al.*, 1984). Semelhante ao encontrado no presente estudo, espécies de mangue de outras comunidades também apresentaram pico de frutificação na estação úmida (Oriental: Duke *et al.*, 1984; Wium-Andersen e Christensen, 1978; Wium-Andersen, 1981; Ocidental: Gill e Tomlinson, 1971; Fernandes, 1999; Mehlig, 2006), sugerindo que a maturação dos propágulos é dependente de fatores relacionados ao aumento da precipitação (Duke *et al.*, 1984).

Em nível de população, foram descritos quatro padrões distintos de floração na comunidade de mangue estudada, considerando a frequência de ocorrência e duração da fenofase (Newstrom *et al.*, 1994). *Rhizophora mangle* apresentou padrão de floração contínuo com curtos intervalos sem floração, enquanto *Avicennia schaueriana* e *Conocarpus erectus* apresentaram padrão anual. No entanto, o padrão de *A. schaueriana* foi classificado como anual intermediário, com duração da floração de quatro a sete meses, e *C. erectus* anual longo, de cinco a oito meses (Newstrom *et al.*, 1994). No caso de *Laguncularia racemosa*, o padrão de floração foi sub-anual e irregular (Newstrom *et al.*, 1994). Em relação à frutificação, dois padrões podem ser identificados. *Rhizophora mangle* apresentou padrão contínuo de frutos e propágulos, do mesmo modo que *C. erectus* para frutos verdes e em dispersão. *Avicennia schaueriana* e *L. racemosa* apresentaram padrão anual sazonal de produção de propágulos.

Apesar da floração contínua, *R. mangle* apresentou sazonalidade no pico de floração na área de estudo, concentrando-se durante a estação chuvosa. O padrão contínuo também foi registrado para essa mesma espécie em outras localidades no Brasil (Fernandes, 1999; Mehlig, 2006), até mesmo em lugares com estações do ano bem definidas como no sul da Flórida (Gill e Tomlinson, 1971). No entanto, a quantidade de flores produzidas pode apresentar padrão sazonal, como descrito por Gill e Tomlinson (1971), que observaram pico de botões e flores no verão. De acordo com esses autores, a fenologia reprodutiva em *R. mangle* é influenciada principalmente por fortes fatores intrínsecos podendo ser moldada pelos fatores ambientais, tal como a precipitação. Tyagi (2004) também observou a influência da precipitação na intensidade de flores e propágulos produzidos em outras espécies da família Rhizophoraceae.

A fenofase de propágulo em *R. mangle* também foi sazonal, semelhante à floração, com pico na transição da estação seca para a chuvosa. A correlação negativa entre a intensidade de propágulos e a precipitação sugere que a dispersão dos propágulos de *R.*

mangle na área de estudo deve ser fortemente influenciada pelo aumento da precipitação, como discutido para a comunidade. O pico de propágulos ocorrendo no período úmido é comum entre as espécies de Rhizophoraceae (Wium-Andersen e Christensen, 1978; Wium-Andersen, 1981; Duke *et al.*, 1984; Tyagi, 2004), sendo registrado também em *R. mangle* por outros autores (Fernandes, 1999; Mehlig, 2006).

A precipitação também esteve fortemente relacionada ao padrão de floração sazonal de *A. schaueriana*, que ocorreu na estação seca na área estudada. No Norte do Brasil, *Avicennia germinans* também apresentou pico de floração na estação seca, no entanto houve produção de flores na maioria dos meses do ano (Fernandes, 1999). Floração sazonal também foi registrada para *A. marina* no manguezal Australiano, porém a época e duração da floração variaram de acordo com um gradiente latitudinal, não apresentando correlação com variáveis climáticas (Duke, 1990). Dessa forma, o gênero *Avicennia* parece ter época e duração da floração diversos nos mangues oriental e ocidental, moldadas por diferentes fatores em cada centro.

Para a fenofase de propágulo também foi observado padrão sazonal em *A. schaueriana* na área de estudo, fortemente relacionado com a precipitação e temperatura. A dispersão de propágulos ocorreu principalmente na estação chuvosa, como observado em *R. mangle* e para a comunidade. As outras espécies de *Avicennia* já estudadas, *A. marina* (Duke, 1990) e *A. germinans* (Fernandes, 1999), não apresentaram qualquer relação entre produção de propágulos e variáveis ambientais, no entanto foi observado pico de propágulos na estação úmida (Duke, 1990; Fernandes, 1999).

No caso de *L. racemosa*, a baixa correlação com os fatores abióticos e a floração pode ser devido ao padrão irregular apresentado. No entanto, analisando os períodos de picos de floração e propágulos, essa espécie apresentou padrão sazonal relacionado à estação chuvosa. No Norte do Brasil, *L. racemosa* também apresentou padrões de floração e de frutificação contínuos com picos sazonais, no período de maior precipitação, não apresentando correlação com as variáveis ambientais (Fernandes, 1999). Portanto, a estação mais úmida parece favorecer a atividade reprodutiva desta espécie, mas a ocorrência contínua da fenofase em menor intensidade dificulta a detecção de influência ambiental.

O padrão de floração sazonal em *C. erectus* esteve correlacionado com a precipitação de dois meses anteriores, coincidindo com o início de produção de novas folhas (observação pessoal). Apesar do padrão contínuo de frutos em dispersão, o pico foi sazonal, relacionado à estação seca, diferindo do padrão encontrado para a comunidade. O pico de frutos em dispersão ocorreu concomitante com a queda de folhas (observação pessoal), favorecendo a

dispersão dos diásporos anemocóricos. A ausência de folhas durante a fase de dispersão dos frutos, ocorrendo na estação seca, é característica de espécies anemocóricas e observada em outros ecossistemas florestais tropicais (Wikander, 1984; Griz e Machado, 2001, Morellato 2003).

Considerando as espécies que compartilham o mesmo grupo de polinizadores, *A. schaueriana*, *C. erectus* e *L. racemosa*, o padrão de floração randômico detectado, sugere que fatores abióticos provavelmente exercem maior força seletiva no ritmo de floração das espécies de mangue do que a competição por polinizadores (Aizen e Vázquez, 2006). Entretanto, a floração sequencial observada para as três espécies, contribui para a permanência dos polinizadores no manguezal estudado, podendo ser uma estratégia de facilitação (Brody, 1997).

De forma geral, houve alta sincronia intra-específica de floração em *A. schaueriana*, *L. racemosa* e *C. erectus*, com sincronia baixa apenas quando o período de floração foi mais longo em *L. racemosa*. O alto grau de sincronia entre indivíduos da mesma espécie pode aumentar a atração para os polinizadores e favorecer a polinização cruzada (Augspurger, 1983). Fernandes (1999) observou sincronia elevada entre diferentes populações de *A. germinans*, não sendo observado o mesmo para *L. racemosa* em mangue no Norte do Brasil, provavelmente devido ao seu longo período de floração, semelhante ao encontrado no presente estudo.

O manguezal ocidental estudado, embora constituído por poucas espécies lenhosas, apresentou uma grande riqueza de padrões fenológicos, mais relacionados às variações ambientais (Fig. 8). Os fatores abióticos parecem exercer maior força seletiva sobre os padrões de floração e frutificação, sendo a precipitação a principal variável climática que influenciou a época e a intensidade dessas fenofases. Embora os resultados tenham indicado baixa força seletiva da polinização sobre a floração das espécies que partilham o mesmo grupo de polinizadores, a estratégia de floração sequenciada, que também propicia sobreposição interespecífica da fenofase e oferta de recurso floral ao longo do ano (Fig. 8), mantém os polinizadores na comunidade e confere estabilidade e manutenção do ecossistema.

AGRADECIMENTOS

Aos MSc. Eduardo Cristo e Liliane Noêmia pela ajuda nas atividades de campo; Ao Dr. André Santos (Universidade Federal de Pernambuco) pelo auxílio nas análises estatísticas; ao MSc. Antônio Aguiar (University of Florida in Gainesville) pela construção do mapa do local de estudo; à MSc. Vanessa Grazielle Staggemeier (Universidade Estadual Paulista Júlio de

Mesquita Filho) pela ajuda nas análises de sobreposição de floração; À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de doutorado concedida à primeira autora e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de produtividade em pesquisa concedida às duas outras autoras.

LITERATURA CITADA

Aizen MA, Vázquez DP. 2006. Flowering phenologies of hummingbird plants from the temperate forest of southern South America: is there evidence of competitive displacement? *Ecography* **29**: 357-366.

Augspurger CK. 1983. Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica* **15**: 257-267.

Bawa KS. 1983. Patterns of flowering in tropical plants. In: Jones CE, Little RJ, eds. *Handbook of Experimental Pollination Biology*. New York: Van Nostrand Reinhold, 394-410.

Borchert R, Renner SS, Calle Z, Navarrete D, Tye A, Gautier L, Spichiger R, Hildebrand P von. 2005. Photoperiodic induction of synchronous flowering near the Equator. *Nature* **433**: 627-629.

Boulter SL, Kitching RL, Howlett BG. 2006. Family, visitors and the weather: patterns of flowering in tropical rain forests of northern Australia. *Journal of Ecology* **94**: 369-382.

Braga RAP, Uchoa TMM, Duarte MTMB. 1989. Impactos ambientais sobre o manguezal de Suape – PE. *Acta Botanica Brasilica* **3**: 9-27.

Brody AK. 1997. Effects of pollinators, herbivores, and seed predators on flowering phenology. *Ecology* **78**: 1624-1631.

Duke NC. 1990. Phenological trends with latitude in the mangrove tree *Avicennia marina*. *Journal of Ecology* **78**: 113-133.

Duke NC, Bunt JS, Williams WT. 1984. Observations on the floral and vegetative phenologies of north-eastern Australian mangroves. *Australian Journal of Botany* **32**: 87-99.

Feinsinger P, Spears EE, Poole RW. 1981. A simple measure of niche breadth. *Ecology* **62**: 27-32.

Fernandes MEB. 1999. Phenological patterns of *Rhizophora* L., *Avicennia* L. and *Laguncularia* Gaertn. f. in Amazonian mangrove swamps. *Hydrobiologia* **413**: 53-62.

Fournier LA. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* **24**: 422-423.

- Frankie GW, Baker HG, Opler PA. 1974.** Tropical plant phenology: applications for studies in community ecology. In: Lieth H, ed. *Phenology and Seasonality Modeling*. New York: Springer-Verlag, 287-296.
- Gill AM, Tomlinson PB. 1971.** Studies on the growth of red mangrove (*Rhizophora mangle* L.) 3. Phenology of the shoot. *Biotropica* 3: 109-124.
- Gotelli NJ, Entsminger GL. 2000.** EcoSiM: null models software for ecology.
- Grasso M, Tognella MMP. 1995.** Valor ecológico e sócio-econômico. In: Schaeffer-Novelli Y, ed. *Manguezal: Ecossistema entre a terra e o mar*. São Paulo: Caribbean Ecological Research, 43-47.
- Griz LMS, Machado ICS. 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.
- Hogarth PJ. 2007.** *The biology of mangroves and seagrasses*. New York: Oxford University Press.
- Lemus-Jiménez LJ, Ramírez N. 2003.** Polinización y polinizadores em la vegetación de la planicie costera de Paraguana, estado Falcon, Venezuela. *Acta Científica Venezolana* 54: 97-114.
- Lenza E, Klink CA. 2006.** Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. *Revista Brasileira de Botânica* 29: 627-638.
- Lieth H. 1974.** Purposes of a phenology book. In: Lieth H, ed. *Phenology and Seasonality Modeling*. New York: Springer-Verlag, 3-19.
- Machado ICS, Barros LM, Sampaio EVSB. 1997.** Phenology of Caatinga species at Serra Talhada, PE, northeastern Brazil. *Biotropica* 29: 57-68.
- Mantovani W. 2002.** Manguezal e restinga. Dificil conservação. In: Araújo EL, Moura AN, Sampaio EVSB, Gestrari LMS, Carneiro JMT, eds. *Biodiversidade, conservação e uso sustentável da flora do Brasil*. Recife: UFRPE/Imprensa Universitária, 31-33.
- Medeiros DPW, Lopes AV, Zickel CS. 2007.** Phenology of woody species in tropical coastal vegetation, northeastern Brazil. *Flora* 202: 513-520.
- Mehlig U. 2006.** Phenology of the red mangrove, *Rhizophora mangle* L., in the Caeté Estuary, Pará, equatorial Brazil. *Aquatic Botany* 84: 158-164.
- Menezes MPM, Oliveira D, Mello CF. 1997.** Pollination of red mangrove, *Rhizophora mangle*, in Northern Brazil. *Acta Horticulturae* 437: 431-434.
- Morellato LPC. 2003.** South America. In: Schwartz, ed. *Phenology: an integrative environmental science*. Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 75-92.

- Morellato LPC, Talora DC, Takahasi A, Bencke CC, Romera EC, Ziparro VB. 2000.** Phenology of Atlantic forest trees: A comparative study. *Biotropica* **32**: 811-823.
- Newstrom LE, Frankie GW, Baker HG. 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.
- Pleasants JM. 1990.** Null-model tests for competitive displacement: the fallacy of not focusing on the whole community. *Ecology* **71**: 1078-1084.
- Rabinowitz D. 1978.** Dispersal properties of mangrove propagules. *Biotropica* **10**: 47-57.
- Rivera G, Borchert R. 2001.** Induction of flowering in tropical trees by a 30-min reduction in photoperiod: evidence from field observations and herbarium specimens. *Tree Physiology* **21**: 201-212.
- Sakai S. 2001.** Phenological diversity in tropical forests. *Population Ecology* **43**: 77-86.
- SanMartin-Gajardo I, Morellato LPC. 2003.** Inter and intraspecific variation on reproductive phenology of the Brazilian Atlantic forest Rubiaceae: ecology and phylogenetic constraints. *Revista de Biologia Tropical* **51**: 691-698.
- Schaeffer-Novelli Y. 1995.** *Manguezal: Ecosistema entre a terra e o mar*. São Paulo: Caribbean Ecological Research.
- Sokal RR, Rohlf FG. 1995.** *Biometry*. New York: WF Freeman and Company.
- Souza MMA, Sampaio EVSB. 2001.** Variação temporal da estrutura dos bosques de mangue de Suape-PE após a construção do Porto. *Acta Botanica Brasilica* **15**: 1-12.
- Tomlinson PB. 1994.** *The botany of mangroves*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Tomlinson PB, Primack RB, Bunt JS. 1979.** Preliminary observations on floral biology in mangrove Rhizophoraceae. *Biotropica* **11**: 256-277.
- Tyagi AP. 2004.** Precipitation effect on flowering and prpagule setting in mangroves of the family Rhizophoraceae. *Australian Journal of Botany* **52**: 789-798.
- Wikander T. 1984.** Mecanismos de dispersión de diasporas de una selva decidua en Venezuela. *Biotropica* **16**: 276-283.
- Williams-Linera G, Meave H. 2002.** Patrones fenológicos. In: Guariguata MR, Kattan GH, eds. *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Cartago: Libro Universitario Regional, 407-431.
- Wium-Andersen S, Christensen B. 1978.** Seasonal growth of mangrove trees in southern Thailand. II. Phenology of *Bruguiera cylindrical*, *Ceriops tagal*, *Lumnitzera littorea* e *Avicennia marina*. *Aquatic Botany* **5**: 383-390.

- Wium-Andersen S. 1981.** Seasonal growth of mangrove trees in southern Thailand. III. Phenology of *Rhizophora mucronata* Lamk. and *Scyphiphora hydrophyllacea* Gaertn. **Aquatic Botany 10:** 371-376.
- Wright SJ, Calderon O. 1995.** Phylogenetic patterns among tropical flowering phenologies. **Journal of Ecology 83:** 937-948.
- Wright SJ. 1996.** Phenological responses to seasonality in tropical forest plants. In: Mulkey SS, Chazdon RL, Smith AP, eds. *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman & Hall, 440-459.
- Zar JH. 1999.** *Biostatistical analysis*. New Jersey: Prentice Hall.



Fig. 1. Localização e estrutura do manguezal da região estuarina de Itapessoca, município de Goiana, Pernambuco, Nordeste do Brasil. A. Mapa mostrando a localização da comunidade de mangue estudada (área hachureada). B. Perfil do mangue mostrando a distribuição das espécies a partir da margem do rio Itapessoca à área de transição mangue terra firme. 1. *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae); 2. *Avicennia schaueriana* (Acanthaceae); 3. *Laguncularia racemosa* (Combretaceae); 4. *Conocarpus erectus* (Combretaceae); 5. *Sesuvium* sp (Aizoaceae).

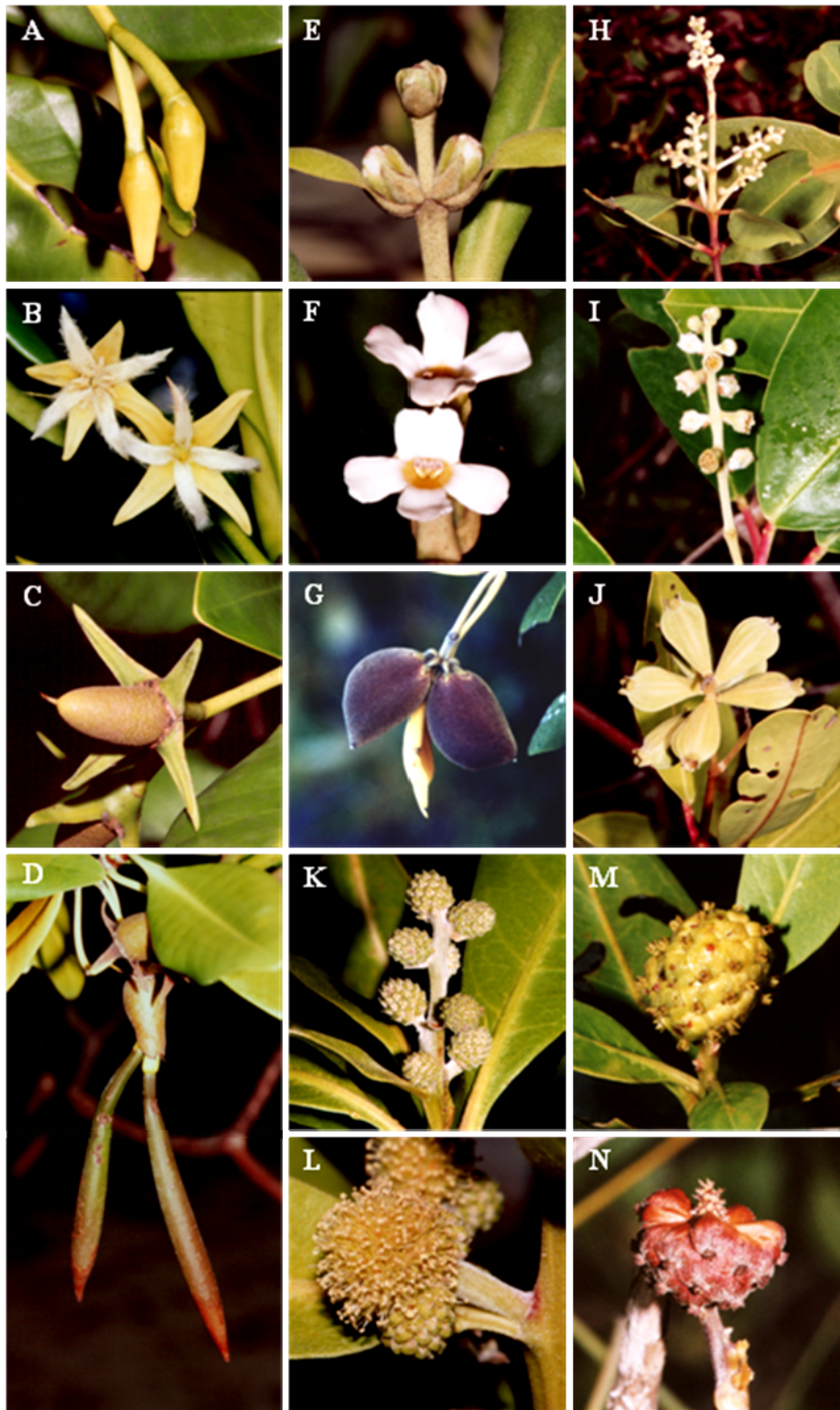


Fig. 2. Fenofases reprodutivas das espécies de mangue estudadas no litoral norte de Pernambuco, Nordeste do Brasil. A-D. *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae), A. botão, B. flor, C. fruto, D. propágulo. E-G. *Avicennia schaueriana* (Acanthaceae), E. botão, F. flor, G. propágulo. H-J. *Laguncularia racemosa* (Combretaceae), H. botão, I. flor, J. propágulo. K-N. *Conocarpus erectus* (Combretaceae), K. botão, L. flor, M. fruto verde, N. fruto em dispersão.

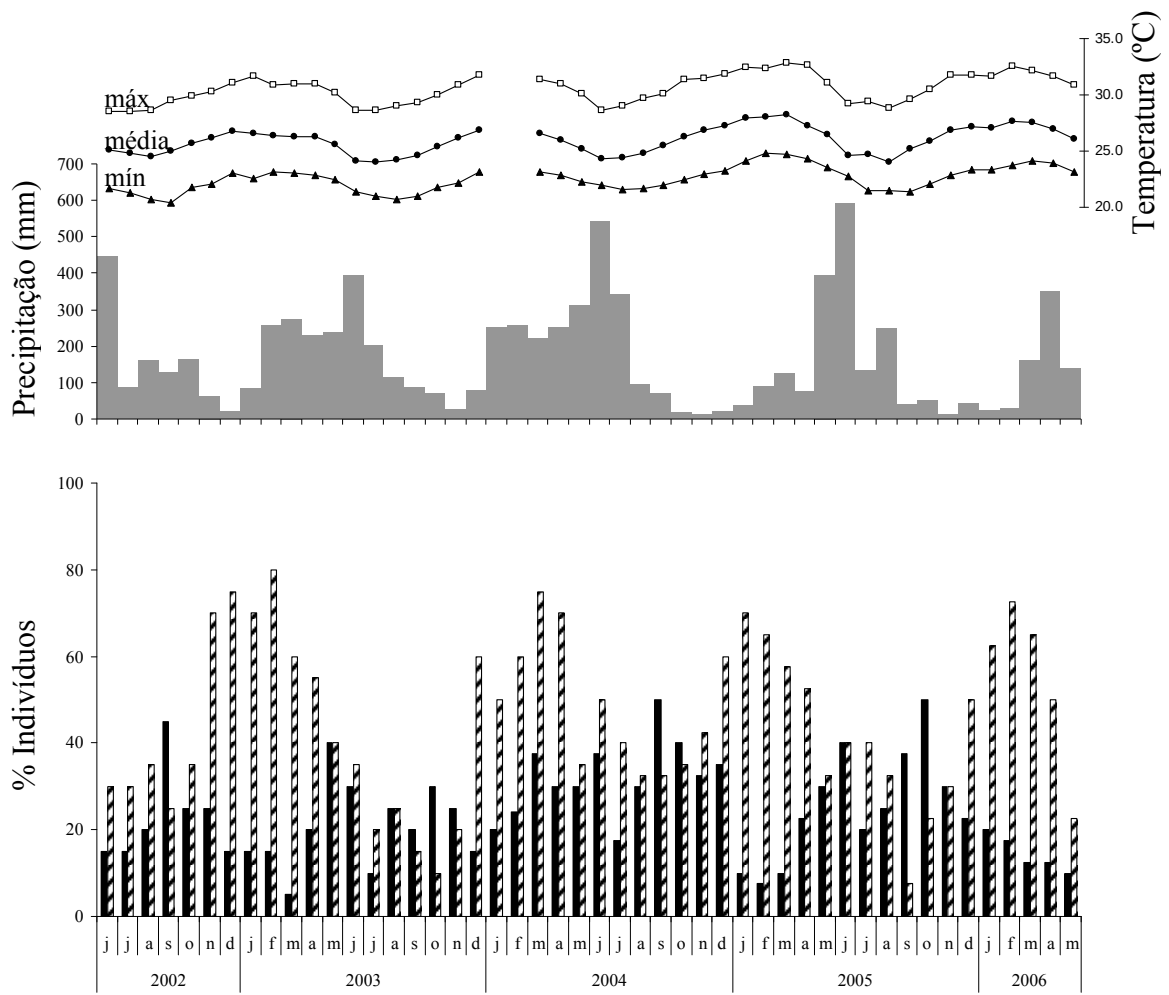


Fig. 3. Porcentagem de indivíduos em floração e frutificação em uma comunidade de mangue, no litoral norte de Pernambuco, Nordeste do Brasil. ■ Floração; ▨ Frutificação.

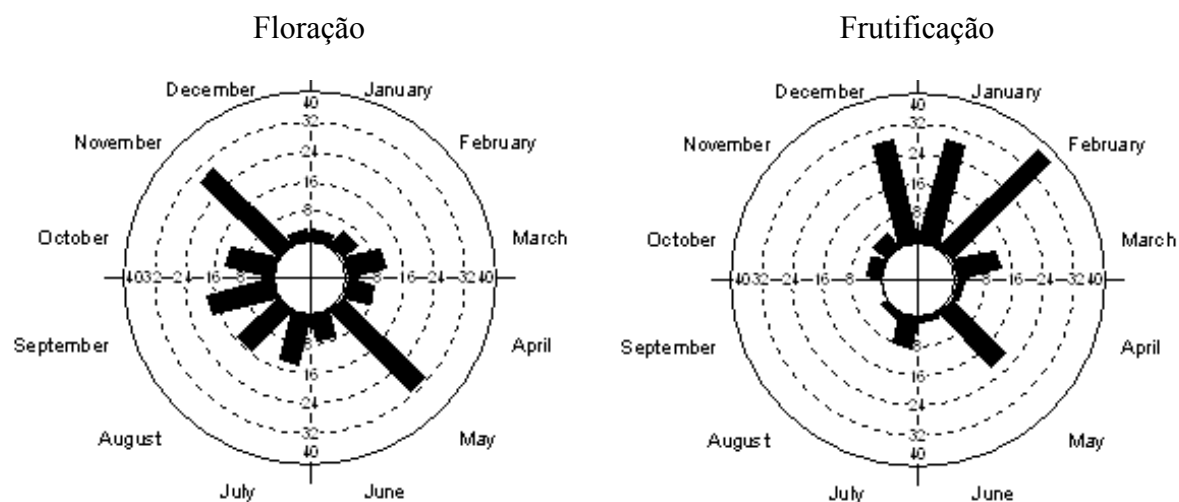


Fig. 4. Histogramas circulares das datas de pico de floração e frutificação para os indivíduos de uma comunidade de mangue, no litoral norte de Pernambuco, Nordeste do Brasil. Os dados de frequência é o somatório de quatro anos de observação (de junho de 2002 a maio de 2006).

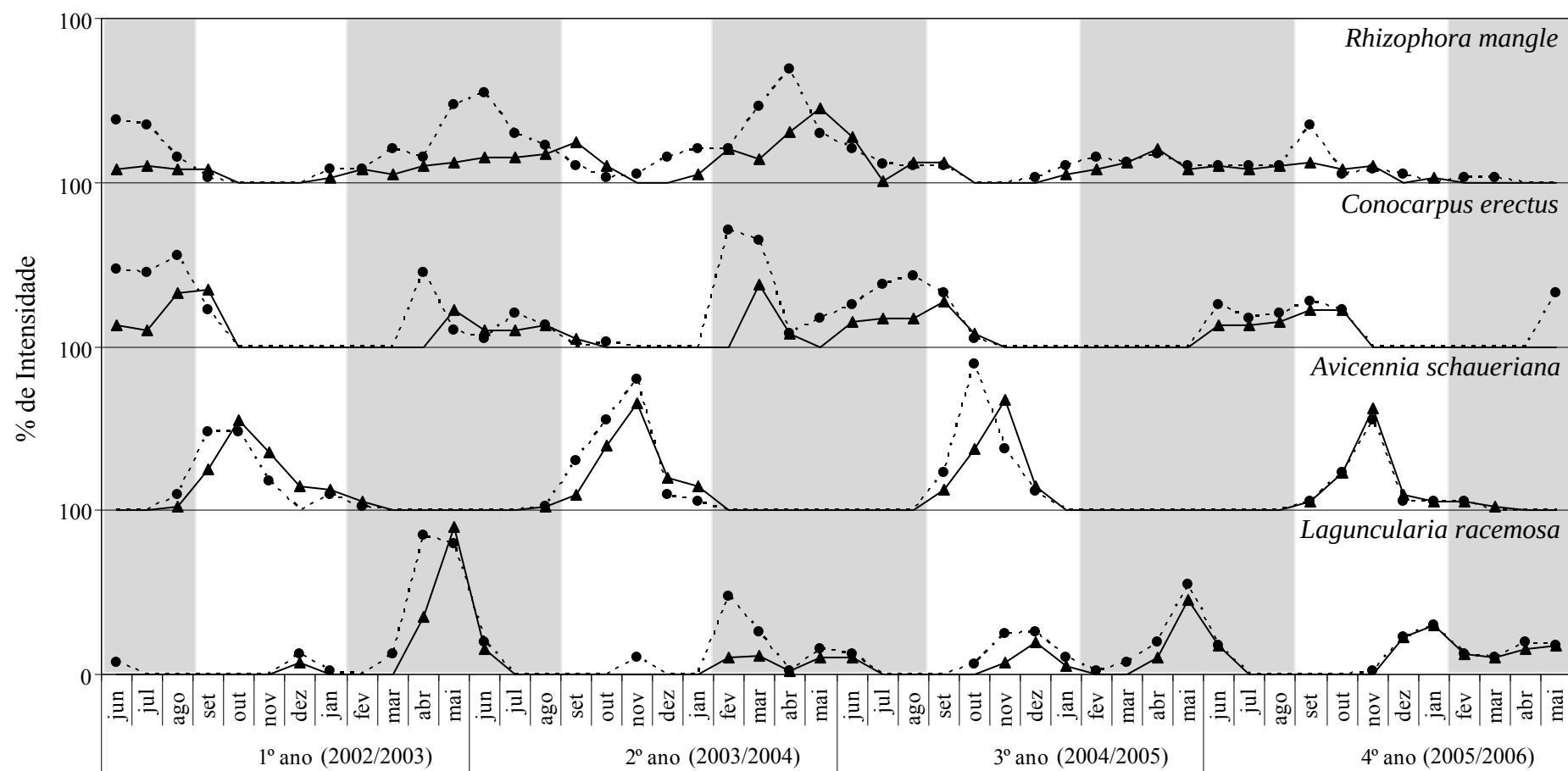


Fig. 5. Fenologia da floração das espécies de mangue ocorrentes no litoral norte de Pernambuco, Nordeste do Brasil, em porcentagem de intensidade de Fournier. A área sombreada indica o período chuvoso. -○- botões; —▲— flores.

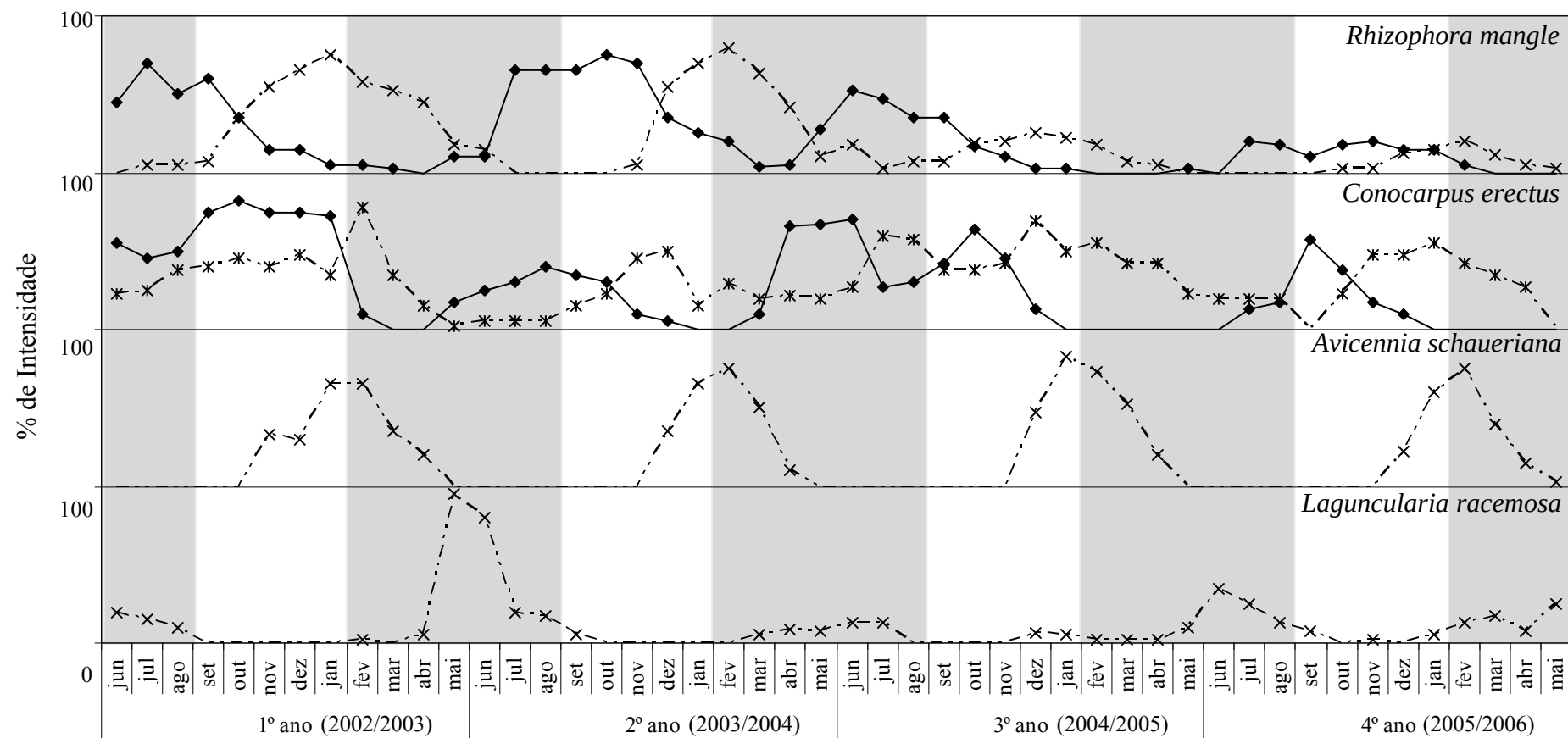


Fig. 6. Fenologia da frutificação das espécies de mangue ocorrentes no litoral norte de Pernambuco, nordeste do Brasil, em porcentagem de intensidade de Fournier. A área sombreada indica o período chuvoso. —♦— frutos verdes; —×— propágulos; *— frutos em dispersão.

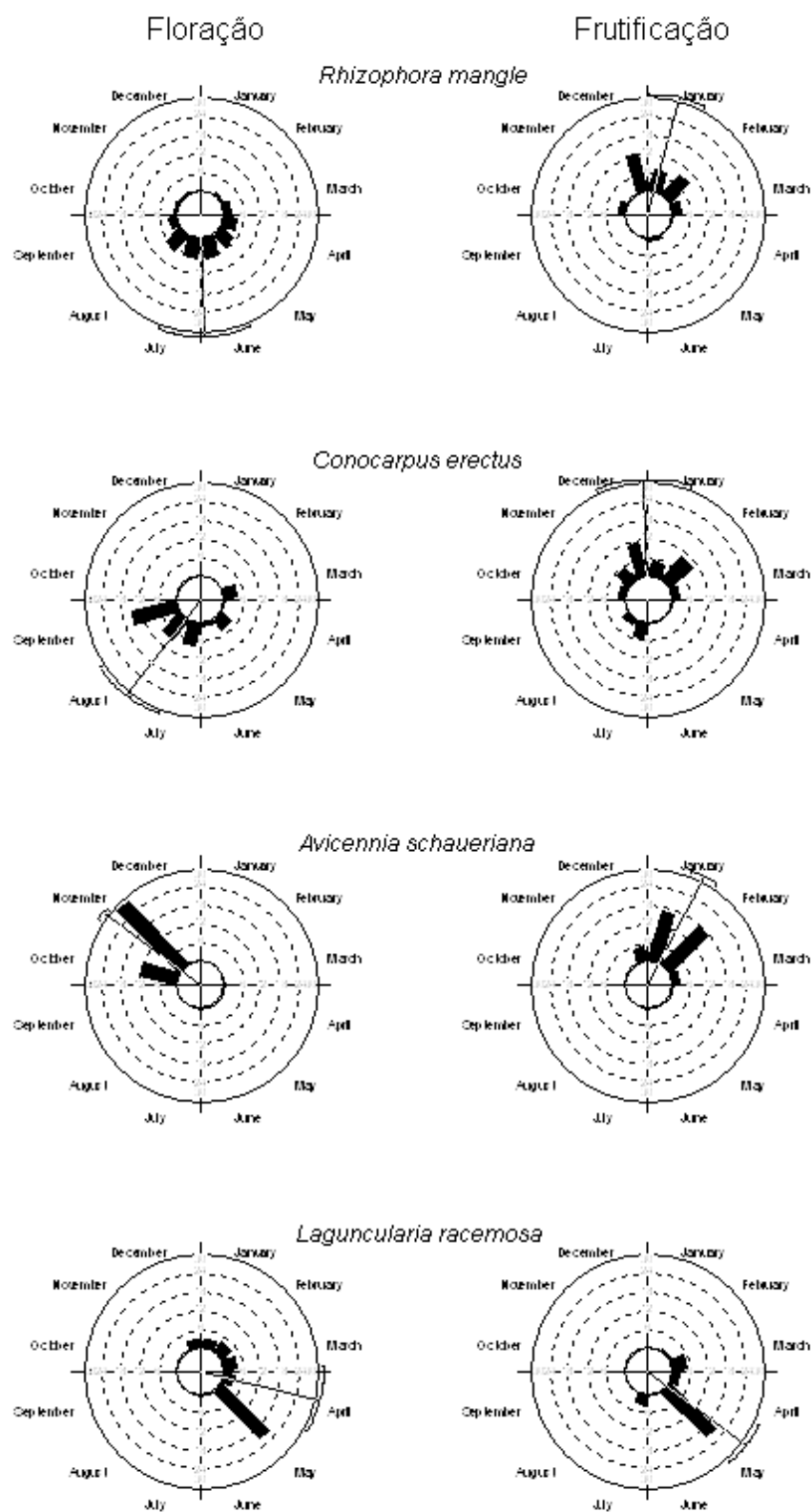


Fig. 7. Histogramas circulares das freqüências de indivíduos nas datas de pico de floração e frutificação para as espécies de mangue do litoral norte de Pernambuco, Nordeste do Brasil. As barras representam somatório das freqüências de quatro anos de observações (junho/2002 a maio/2006). A linha aponta para a data média (ângulo médio) da distribuição e o setor externo ao círculo representa o desvio padrão circular. Para detalhes dos resultados das análises, ver Tabela 1.

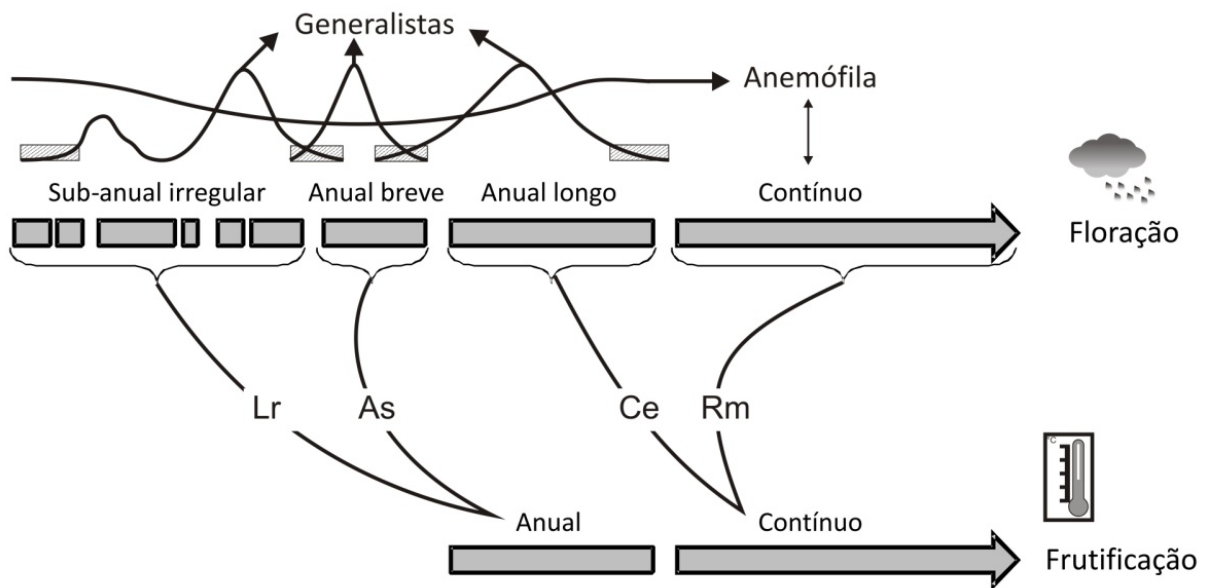


Figura 8. Esquema dos padrões fenológicos reprodutivos de uma comunidade de mangue ocidental no Nordeste do Brasil (Coordenadas), relacionando com as síndromes de polinização. Enquanto *Rhizophora mangle* (Rm), anemófila, tem floração contínua, as espécies generalistas, *Laguncularia racemosa* (Lr), *Avicennia schaueriana* (As) e *Conocarpus erectus* (Ce), apresentaram diferentes padrões com sobreposição no período de floração (área hachurada acima), porém com picos em épocas distintas. Os padrões de frutificação são menos diversos, caracterizando-se apenas como anual (Lr e As) e contínuo (Ce e Rm). A precipitação e a temperatura são os principais fatores climáticos que influenciam a floração e frutificação, respectivamente.

Tabela 1. Resultados da análise estatística circular para ocorrência de sazonalidade do pico de floração e frutificação das espécies de mangue ocorrentes no litoral norte de Pernambuco, Brasil. Rm = *Rhizophora mangle*; Ce = *Conocarpus erectus*; As = *Avicennia schaueriana*; Lr = *Laguncularia racemosa*.

Dados	Pico de floração				Pico de frutificação			
	Rm	Ce	As	Lr	Rm	Ce	As	Lr
Observações (N)	36	39	40	38	34	42	40	31
Ângulo médio	178,49°	218,21°	306,12°	103,72°	14,11°	358,00°	27,10°	126,75°
Data média	30/jun	09/ago	06/nov	15/abr	14/jan	29/dez	27/jan	08/mai
Desvio padrão circular	62,30°	55,16°	10,72°	51,31°	41,60°	67,22°	21,43°	32,85°
Comprimento do vetor médio (<i>r</i>)	0,55	0,63	0,98	0,67	0,77	0,50	0,93	0,85
Teste de Rayleigh de uniformidade (<i>p</i>)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

Tabela 2. Coeficiente de correlação de Spearman entre as fenofases reprodutivas das espécies de mangue do litoral norte de Pernambuco, Nordeste do Brasil, e os fatores ambientais (P<0,01; - = correlação não significativa; B = botão; F = flor; Fr = fruto; P = propágulo; Fv = fruto verde; Fd = fruto em dispersão; ⁰ mês corrente à fenofase; ¹ mês anterior à fenofase; ² dois meses anteriores à fenofase).

Fatores ambientais	<i>Rhizophora mangle</i>				<i>Avicennia schaueriana</i>			<i>Laguncularia racemosa</i>			<i>Conocarpus erectus</i>			
	B	F	Fr	P	B	F	P	B	F	P	B	F	Fv	Fd
Precipitação ⁰	0,52	-	-	-	-0,64	-0,70	-	-	-	0,55	-	-	-	-0,43
Precipitação ¹	0,50	0,52	-	-0,29	-0,53	-0,62	-0,41	-	-	0,46	0,69	0,48	-	-0,53
Precipitação ²	-	0,45	0,49	-0,41	-	-	-0,72	-	-	-	0,72	0,68	0,45	-0,46
Umidade ⁰	-	-	-	-0,45	-0,49	-0,53	-	-	0,38	0,51	-	-	-0,42	-
Temperatura ⁰	-0,40	-0,52	-0,62	0,50	-	-	0,78	0,43	-	-0,43	-0,74	-0,75	-0,49	0,55
Radiação ⁰	-	-	-	-	0,50	0,52	0,50	-	-	-0,49	-0,60	-0,51	-0,40	0,41
Vento ⁰	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Maré alta ⁰	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Maré baixa ⁰	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Tabela 3. Índice de sobreposição (Czekanowski) de floração entre três espécies de mangue, *Avicennia schaueriana*, *Conocarpus erectus* e *Laguncularia racemosa*, em três anos de observação no litoral norte de Pernambuco, Brasil.

Ano	Índice de Czekanowski	Média das 100 simulações	P
Março/2003 a Fevereiro/2004	0,16204	0,270012	0,22
Fevereiro/2004 a Janeiro/2005	0,31493	0,328707	0,51
Abril/2005 a Março/2006	0,25777	0,249117	0,36

Tabela 4. Variáveis fenológicas da floração de três espécies de mangue no município de Goiana, litoral norte de Pernambuco, Brasil, em quatro anos de observação. *Rhizophora mangle* não foi considerada para essas análises uma vez que a floração foi contínua. O primeiro episódio de floração de *Conocarpus erectus* também não foi analisado por não apresentar a data de início.

Espécies	Episódio de floração	Variáveis fenológicas				
		Duração total (meses)	Duração média ± dp	Data média de início ± dp	Data média de pico ± dp	Índice de sincronia
<i>Avicennia schaueriana</i>						
	1	7	4,8 ± 1,64	6,8 ± 0,45	8 ± 0	0,81
	2	6	3,8 ± 1,48	7,5 ± 1,00	9,0 ± 0	0,74
	3	4	3,3 ± 0,68	7,5 ± 0,53	8,9 ± 0,33	0,87
	4	7	3,1 ± 1,66	7,9 ± 0,57	9,0 ± 0	0,76
<i>Laguncularia racemosa</i>						
	1	3	2,2 ± 1,10	7,4 ± 0,55	7,9 ± 0,22	0,80
	2	5	2,0 ± 0,71	5,8 ± 1,30	sem pico	0,41
	3	3	1,1 ± 0,99	2,5 ± 0,55	3,0	0,72
	4	3	2,0 ± 1,05	7,4 ± 0,53	8,0 ± 0,0	0,83
	5	6	2,8 ± 2,40	4,9 ± 2,59	4,9 ± 2,13	0,50
<i>Conocarpus erectus</i>						
	2	5	1,6 ± 1,14	4,25 ± 1,50	3,7 ± 1,15	0,33
	3	8	4,7 ± 1,63	1,9 ± 1,20	7,0	0,68
	4	5	3,4 ± 1,84	5,2 ± 1,48	sem pico	0,83

Atuação dos insetos e do vento na polinização e formação de propágulos de *Rhizophora mangle* L. (Rhizophoraceae)

Atuação dos insetos e do vento na polinização e formação de propágulos de *Rhizophora mangle* L. (Rhizophoraceae)

Tarcila de Lima Nadia¹ & Isabel Cristina Machado²

¹Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, PE, Brasil

²Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, PE, Brasil

Polinização de *Rhizophora mangle*

Tarcila de Lima Nadia

Universidade Federal de Pernambuco, Departamento de Botânica, Rua Prof. Moraes Rego, 1235, Cidade Universitária, Recife, PE, Brasil, 50670-901

Fone: +55 81 21268845

Fax: +55 81 21268348

Palavras-chave: mangue-vermelho, anemofilia, entomofilia, manguezal

Resumo: *Rhizophora mangle*, espécie típica dos manguezais ocidentais, é conhecida como autocompatível e polinizada principalmente pelo vento e secundariamente por insetos. No entanto, ainda faltam informações sobre a formação de frutos por autogamia e agamospermia e o comportamento de forrageio dos visitantes florais, sendo relevante para melhor compreensão do sistema de polinização e reprodução da espécie. Portanto, o objetivo do presente estudo foi investigar o comportamento dos visitantes florais, indicando o verdadeiro papel desses na polinização de *R. mangle*, verificar a formação de frutos por autogamia e agamospermia e observar a proporção de flores que alcançam a maturação dos propágulos. Ainda foi calculado o índice de anemofilia como parâmetro da atuação do vento na polinização. As flores de *R. mangle* são protândricas, permanecendo os dois primeiros dias de antese na fase masculina e mais dois dias na fase feminina. Os visitantes florais foram moscas Sarcophagidae, que visitavam as flores apenas durante a fase masculina, e provavelmente se alimentavam de ácaros. Os ácaros permaneciam nas flores durante a fase masculina, sendo pilhadores de pólen. *Rhizophora mangle* não é agamospérmica e o número de frutos formados por autopolinização espontânea é bem inferior à formação natural, sendo o vetor de pólen

fundamental para a polinização. O índice de anemofilia foi alto 0,98. Apenas 13,79% das flores alcançaram o estágio de propágulo maduro, sendo os primeiros estágios de desenvolvimento do fruto mais críticos e susceptíveis à herbivoria. *Rhizophora mangle* é, portanto, exclusivamente anemófila na área de estudo e a dispersão dos propágulos pode estar sendo limitada pela herbivoria.

Introdução

Espécies de mangue ocorrem em regiões costeiras tropicais, ocupando a zona entre-marés e as margens de estuários (Tomlinson 1994; Schaeffer-Novelli 1995). O mangue verdadeiro habita exclusivamente os manguezais e compreende cerca de 55 espécies, 20 gêneros e 16 famílias (Tomlinson 1994; Hogarth 2007). Essas espécies formam densas florestas, algumas vezes monoespecíficas, que desempenham importante função na estabilização do solo e como produtor primário, aumentando a produtividade de comunidades próximas (Grasso & Tognella 1995; Mantovani 2002; Hogarth 2007).

As áreas de manguezal são muito utilizadas pela população para obtenção de madeira, tanino, compostos bioativos para uso medicinal, além de serem utilizadas para silvicultura e ecoturismo (Grasso & Tognella 1995; Ellison 2000; Hogarth 2007). Dessa forma, este ecossistema vem sendo degradado a uma taxa aproximada $>1,5\%$ ao ano (Ellison 2000). Para projetos de restauração e uso sustentável do mangue, são necessários conhecimentos das interações entre plantas e animais, da fisiologia e biologia de populações, bem como do sistema de polinização e reprodução (Endress 1994; Kearns & Inouye 1997; Kearns *et al.* 1998; Ellison 2000).

A família Rhizophoraceae, que domina as regiões de mangue no mundo, é constituída por 16 gêneros e cerca de 150 espécies com distribuição pantropical e não exclusivas de manguezais (Hogarth 2007; Souza & Lorenzi 2008). A tribo Rhizophorae é composta por quatro gêneros exclusivos de mangue, *Bruguiera*, *Ceriops*, *Kandelia* e *Rhizophora*, que apresentam como característica peculiar a viviparidade, ou seja, desenvolvimento da plântula ainda presa à planta-mãe (Tomlinson 1994). *Rhizophora* é o único gênero dessa tribo que ocorre no centro de diversidade Ocidental, que abrange a costa oeste da África, as costas leste e oeste da América do Sul e América Central e o sul da Flórida (Tomlinson 1994). No Brasil, ocorrem apenas três espécies de *Rhizophora*, *R. x harrisonii*, *R. mangle* e *R. racemosa*, sendo *R. mangle* amplamente distribuída, ocorrendo em toda costa brasileira, e as outras duas com distribuição mais restrita ao norte do país (Tomlinson 1994).

Há uma grande variedade de mecanismos de polinização para a família Rhizophoraceae, sendo o gênero *Rhizophora* principalmente anemófilo (Tomlinson *et al.* 1979). No entanto, há registros esporádicos de visitantes florais, tais como abelhas, borboletas e aves, em algumas espécies do gênero (Tomlinson *et al.* 1979), não sendo esclarecido ainda o papel desses visitantes florais na polinização dessas espécies. Em *R. mangle*, os insetos observados nas suas flores no Norte do Brasil, foram considerados polinizadores secundários

(Menezes *et al.* 1997), contudo não há uma descrição do comportamento desses insetos nas flores de *R. mangle* que confirme seus papéis como polinizadores.

Com relação ao sistema reprodutivo de *Rhizophora mangle*, há registro de auto-compatibilidade, sendo a autopolinização considerada o principal tipo de polinização (Menezes *et al.* 1997). No entanto, faltam informações acerca da ocorrência ou não de agamospermia e da possibilidade de formação de frutos por autopolinização espontânea, que são importantes para um melhor entendimento do processo de polinização e sistema reprodutivo da espécie. Além disso, poucos trabalhos registram a proporção de botões que alcançam a maturidade como propágulos e como ocorre esse desenvolvimento, que são passos importantes para o processo de recrutamento e manutenção das comunidades de mangue (Duke *et al.* 1984; Coupland *et al.* 2006). Portanto, o presente manuscrito tem como objetivos responder as seguintes perguntas: 1) Como ocorre a seqüência de antese em *Rhizophora mangle*? 2) Quais são os visitantes florais e qual o papel dos mesmos na polinização de *R. mangle*? 3) Qual a importância do vento na formação de frutos em *R. mangle*? e 4) Qual a taxa de formação de frutos e propágulos de *R. mangle*?

Material e Métodos

Local de estudo e espécie estudada

As observações de campo foram conduzidas em uma área de manguezal no município de Goiana, litoral norte de Pernambuco, Nordeste do Brasil (7°40'39,8"S e 34°50'21,8"W). A região apresenta uma estação chuvosa de fevereiro a agosto e uma estação seca de setembro a janeiro, caracterizada por apresentar precipitação mensal menor que 100 mm (dados fornecidos pelo Instituto de Tecnologia de Pernambuco – ITEP). A precipitação média anual é de 2053 mm e as temperaturas médias máxima e mínima são de 29,9 °C e 21,9 °C, respectivamente (ITEP).

Rhizophora mangle ocupa geralmente as áreas mais próximas ao mar ou às margens do rio (Tomlinson 1994; Schaeffer-Novelli 1995; Hogarth 2007). No local de estudo, *R. mangle* ocupa tanto as regiões de estuário como a margem do rio mais ao interior do continente, sendo dominante dentro de uma faixa de 300 m a partir da margem do rio em direção ao interior do continente, ocupando também a região de transição mangue-terra firme, cerca de 500 m da margem do rio, apresentando densidade de 0,6 indivíduos.m⁻² (Nadia *et al.*,

dados não publicados). A floração e frutificação ocorrem durante quase todo o ano, ambas apresentando pico na estação chuvosa (Nadia *et al.*, dados não publicados).

Biologia floral

Botões em pré-antese e flores de dez indivíduos foram coletados e fixados em etanol 70% para análise da morfologia floral em laboratório sob estereomicroscópio. O comprimento das peças florais (sépalas, pétalas, estames e gineceu) foi medido com régua milimetrada em 18 flores fixadas. O número de grãos de pólen por flor foi estimado para dez botões jovens de dez indivíduos diferentes com o auxílio da câmara de Neubauer (Maêda 1985). O número de óvulos foi contado nesses mesmos dez botões, sendo calculada a razão pólen-óvulo (Cruden 1977). A viabilidade polínica foi verificada a partir da técnica de coloração do citoplasma pelo carmim acético (Radford *et al.* 1974), sendo contados em torno de 2000 grãos de pólen por antera de dez botões em pré-antese, oriundos de dez indivíduos diferentes.

A duração e a sequência de antese foram observadas em 30 flores marcadas previamente em diferentes indivíduos. A abertura floral foi considerada como a distância entre as sépalas, sendo medida com régua milimetrada a cada dia de antese nessas mesmas flores. A receptividade do estigma foi testada por meio de polinizações cruzadas em flores, previamente ensacadas, de diferentes dias de antese. Essas flores foram coletadas quatro horas após o cruzamento e fixadas em FAA em etanol 70% para posterior análise da germinação do tubo polínico em seus estigmas (Dafni *et al.* 2005; Martin 1959).

Sistemas de polinização

Os visitantes florais foram registrados através de observações diretas no campo em indivíduos focais, totalizando 192 horas de observação. O comportamento dos visitantes foi analisado em relação ao recurso floral procurado e ao contato com os verticilos reprodutivos. Os mesmos foram coletados para identificação por especialistas e posteriormente depositados na coleção entomológica do Laboratório de Biologia Floral e Reprodutiva da Universidade Federal de Pernambuco. A atuação do vento na polinização de *Rhizophora mangle* foi testada envolvendo botões jovens (n=36) de diferentes indivíduos com saco de malha (tamanho da malha=1,6 mm), permitindo a passagem do pólen através do vento e impossibilitando o acesso aos visitantes florais.

Sistema reprodutivo

Flores (n=116) de 23 indivíduos foram marcadas para verificar a formação de frutos sob condições naturais (controle). Os frutos formados nesse tratamento foram acompanhados mensalmente até o desenvolvimento e dispersão dos propágulos. A taxa de sobrevivência em cada estágio de desenvolvimento (antese, ovário em desenvolvimento, fruto e propágulo) foi calculada a partir da seguinte forma:

$$S = \frac{n_i}{N} \times 100, \text{ onde:}$$

S = taxa de sobrevivência (%)

N = número de sobreviventes no estágio i

n_i = número de sobreviventes no estágio i+1

Botões jovens (n=36) foram emasculados e ensacados com papel semipermeável para verificar a formação ou não de frutos por agamospermia. Outros botões (n=39) foram encobertos com papel semipermeável para verificar a formação de frutos por autopolinização espontânea. Para todos os tratamentos foram utilizados 23 indivíduos. Para verificar se houve diferença significativa entre os tratamentos do sistema reprodutivo e de polinização pelo vento, foi utilizado o teste qui-quadrado (χ^2), utilizando o software BioEstat versão 5.0 (Ayres *et al.* 2007).

Foi proposto um índice de anemofilia calculando a razão entre a proporção de frutos formados no tratamento de polinização pelo vento (exclusão de animais) e a proporção de frutos formados sob condições naturais. O valor do índice pode variar de 0 a 1, sendo 0 se o vento não atuar como agente polinizador e 1 quando o vento atuar fortemente ou exclusivamente como vetor de polinização.

Resultados

Biologia e visitantes florais

As flores de *Rhizophora mangle* são pêndulas e estão dispostas em inflorescências axilares do tipo dicásio, havendo geralmente quatro flores por inflorescência (Fig. 1A). O cálice é constituído de quatro sépalas amarelas de consistência coriácea e a corola por quatro pétalas brancas membranáceas, alternadas com as sépalas, apresentando vários tricomas (Fig. 1B-C). As sépalas e as pétalas são livres entre si. Os dados referentes à morfometria floral

estão apresentados na Tabela 1. O androceu é composto por oito estames sésseis com anteras rimosas, sendo quatro opostos às pétalas e quatro opostos às sépalas (Fig. 1B). Quando em botão, os dois grupos de estames permanecem inclusos nas pétalas. O número médio de grãos de pólen por flor foi 413000 ± 131593 , com viabilidade de 97,47%. O gineceu apresenta ovário ínfero, gamocarpelar, com dois carpelos, dois lóculos e quatro óvulos (dois por lóculo). Desse modo, a razão pólen-óvulo foi em média 103250 ± 32898 .

A antese dura cerca de quatro dias, iniciando geralmente às 17:00 h, havendo flores que se abrem em outros horários ao decorrer do dia. A deiscência das anteras ocorre ainda no botão em pré-antese, ficando alguns grãos de pólen aderidos aos tricomas das pétalas (Fig. 2); no entanto, a maior quantidade de grãos ainda permanece nas anteras (Tabela 1). No primeiro dia de antese, as sépalas permanecem próximas entre si, com uma abertura média de $13 \pm 2,7$ mm, as pétalas ficam reflexas voltadas para o exterior do cálice e os estames eretos (Fig. 1B). No segundo dia de antese (Fig. 1C), a abertura do cálice aumenta, apresentando em média $18 \pm 1,6$ mm, as pétalas acompanham a abertura das sépalas e mudam de cor e as anteras caem, liberando uma nuvem de pólen. Nesses dois primeiros dias de antese o estigma não está receptivo (Fig. 3A-B). No terceiro dia, o cálice atinge sua maior abertura, em média $21 \pm 1,3$ mm, as pétalas tornam-se senescentes (Fig. 1D) e o estigma está receptivo, permanecendo assim até o quarto dia (Fig. 3C-D). Nos segundo e terceiro dias de antese, há indícios de produção de néctar, sendo observado um líquido brilhoso na base do gineceu, sendo a quantidade produzida não mensurável.

Durante a fase masculina da flor, nos primeiro e segundo dias de antese, foi registrada a presença de uma grande quantidade de ácaros, provavelmente se alimentando de grãos de pólen. Algumas espécies de moscas da família Sarcophagidae visitaram as flores de *R. mangle* também apenas nos primeiro e segundo dias de antese (durante a fase masculina), não sendo registradas visitas na fase feminina. Durante suas visitas, essas moscas poderiam estar se alimentando tanto dos ácaros presentes nas flores como do néctar produzido. Uma única espécie de abelha, *Trigona* sp., foi observada coletando pólen das anteras das flores de *R. mangle* durante o primeiro dia de antese. Essa abelha, entretanto, só foi registrada uma única vez durante todo o período de observações.

Sistema Reprodutivo

Rhizophora mangle não forma frutos por agamospermia (Tabela 2). O sucesso reprodutivo através da autopolinização espontânea foi bem menor em relação à formação de

frutos sob condições naturais (Tabela 2). Enquanto que a formação natural de frutos apresentou sucesso reprodutivo semelhante à polinização pelo vento, em torno de 19% (Tabela 2), obtendo um índice de anemofilia de 0,98. Cada fruto formado desenvolve apenas uma plântula ou raramente duas. Os frutos observados no experimento de polinização natural desenvolveram um único propágulo. Considerando o número de flores e o número final de propágulos que foram dispersos, o sucesso reprodutivo obtido foi de 13,79% (Tabela 2).

O gineceu de *R. mangle*, no mês seguinte à antese, apresentava-se ainda pouco desenvolvido, sendo observados os frutos em desenvolvimento a partir do segundo mês. Os dois primeiros meses de desenvolvimento do fruto após a antese apresentaram as menores taxas de sobrevivência, entre 40 e 50%, enquanto nos estágios seguintes até a dispersão do propágulo a taxa de sobrevivência foi maior que 90% (Fig. 4). A plântula se exteriorizou do fruto, caracterizando o propágulo, após cinco meses de desenvolvimento e a sua dispersão ocorreu do nono ao décimo primeiro mês (Fig 4).

Discussão

As características florais de *Rhizophora mangle*, tais como flores tetrâmeras, diplostêmones e ovário ínfero bilocular com dois óvulos por lóculo, são típicas do gênero (Tomlinson *et al.* 1979; Tomlinson 1994). As flores pêndulas, com elevada razão pólen/óvulo, pequena quantidade de óvulos por flor e desenvolvimento de uma semente por fruto são características que identificam a espécie como anemófila (Endress 1994; Proctor *et al.* 1996). A razão pólen/óvulo de *R. mangle* é muito maior do que as listadas por Cruden (2000), para algumas espécies anemófilas, no entanto, é a menor razão P/O apresentada pelas espécies de *Rhizophora* já conhecidas até o momento (Tomlinson *et al.* 1979). Menor razão P/O em plantas polinizadas pelo vento pode estar associada ao pequeno número de flores por inflorescência, pequena superfície estigmática e curta duração da receptividade do estigma (Cruden 2000). *Rhizophora mangle*, no presente estudo parece seguir o mesmo padrão, no entanto, faltam informações de outras espécies do gênero para uma análise comparativa.

Rhizophora mangle apresentou algumas outras características que divergem do padrão de espécies polinizadas pelo vento, tais como perianto não reduzido e estigma bilobado simples, sem muitas ramificações e pouco evidente. Alguns trabalhos sugerem que essas características são vestígios de um ancestral entomófilo, sendo a anemofilia em *Rhizophora* um caráter derivado (Juncosa & Tomlinson 1987; Tomlinson *et al.* 1979). Nas angiospermas,

a polinização pelo vento parece realmente ter evoluído secundariamente, pois todos os ancestrais conhecidos desse grupo eram entomófilos (Faegri & Pijl 1979; Endress 1994).

A elevada densidade de indivíduos de *Rhizophora mangle*, na área de estudo, favorece a anemofilia. O gênero *Rhizophora* de forma geral é bastante abundante nos manguezais onde ocorre (Tomlinson *et al.* 1979). A baixa riqueza e grande quantidade de indivíduos de uma espécie dominante, como ocorrem em comunidades de mangue, favorecem o desenvolvimento de espécies anemófilas (Endress 1994; Proctor *et al.* 1996).

A seqüência de antese apresentada por *R. mangle* caracteriza a protandria, sendo considerada como caráter adaptativo que favorece a polinização cruzada (Lloyd & Webb 1986). A abertura das anteras na fase de botão, sendo o pólen depositado nos tricomas das pétalas, é comum para todas as espécies de mangue da família Rhizophoraceae (tribo Rhizophorae), sendo considerada uma sinapomorfia dentro da família (Judd *et al.* 2008). O cálice apresentando menor abertura durante a fase masculina e os tricomas presentes nas pétalas conferem maior proteção aos grãos de pólen, impedindo que eles sejam dispersos em condições não favoráveis (com pouco vento). Enquanto que a maior abertura do cálice na fase feminina e a senescência das pétalas e estames aumentam a exposição do estigma para recepção de pólen. Dessa forma, a separação temporal das fases sexuais de *R. mangle* parece ser total em uma mesma flor, no entanto, a formação de frutos por autopolinização espontânea deve indicar que possivelmente há sobreposição entre as duas fases em algum momento, caracterizando protandria parcial (*sensu* Lloyd & Webb 1986).

Apesar das constantes visitas de moscas da família Sarcophagidae, seu comportamento não permite classificá-las como polinizadores, pois só visitavam as flores durante a fase masculina. *Trigona* sp. (Apidae) pode ser considerada como pilhadora de pólen, uma vez que coletava os grãos das anteras sem efetuar a polinização. As moscas não podem ser classificadas como pilhadoras, pois aparentemente não coletavam qualquer recurso floral, apenas se alimentando dos ácaros que pilhavam pólen nas flores. Abelhas e moscas em flores de *R. mangle* também foram registradas em outras localidades, sendo classificadas como polinizadoras (Tomlinson *et al.* 1979; Menezes *et al.* 1997; Lemus-Jiménez & Ramírez 2003), embora em nenhum dos trabalhos havia qualquer descrição sobre o comportamento dos visitantes florais associado ao processo de antese.

A porcentagem de frutos formados sob condições naturais em *R. mangle* no litoral norte de Pernambuco, foi significativamente maior ao observado por Menezes *et al.* (1997) nessa mesma espécie no Estado do Pará, ambos no Brasil, onde o sucesso foi de 0,64% ($\chi^2=67,17$; g.l.=1; $p<0,001$). No Pará, os manguezais são dominados principalmente por

Avicennia, sendo *Rhizophora mangle* menos comum (Schaeffer-Novelli *et al.* 2000). A eficiência da polinização pelo vento está associada à grande quantidade de indivíduos próximos entre si, tornando a espécie dominante na comunidade, como já discutido (Endress 1994, Proctor *et al.* 1996), sendo esse o provável motivo da diferença no sucesso reprodutivo de *R. mangle* entre o Norte e o Nordeste do Brasil.

Os primeiros estágios de desenvolvimento dos frutos de *R. mangle* podem ser considerados os mais críticos e/ou vulneráveis, pois apresentaram taxas de sobrevivência menores. A baixa taxa de sobrevivência no primeiro mês após a antese pode estar relacionada à limitação pela polinização, enquanto que no segundo mês pode estar relacionada à limitação de recursos pela planta mãe, uma vez que o desenvolvimento dos propágulos apresenta um alto custo (Coupland *et al.* 2006). Resultados semelhantes foram encontrados para outras espécies de Rhizophoraceae, como *Ceriops australis* e *Rhizophora stylosa*, em uma comunidade na Austrália (Coupland *et al.* 2006). Além da limitação por recursos, a baixa taxa de sobrevivência pode estar relacionada também à predação, que foi registrada em propágulos de algumas espécies de Rhizophoraceae (incluindo *R. mangle*), reduzindo a viabilidade dos propágulos (Robertson 1991), sendo os estágios iniciais de desenvolvimento mais vulneráveis.

O desenvolvimento relativamente lento dos propágulos de *R. mangle*, permanecendo presos à planta mãe por no mínimo nove meses, pode favorecer tanto a floração quanto a frutificação da espécie. Espécies de *Rhizophora* geralmente apresentam correlação positiva com a precipitação, apesar de florescer ao longo do ano (Tyagi 2004), sendo o pico de floração de *R. mangle*, na área de estudo, em meados do período chuvoso (Nadia *et al.* dados não publicados). Por outro lado, a dispersão de propágulos de *R. mangle* é hidrocórica sendo importante que ocorra também na estação chuvosa. A dispersão ocorrendo nove meses após a antese permite que essa seja feita no início do período chuvoso, como foi registrado para *R. mangle* na área de estudo (Nadia *et al.* dados não publicados). A longa duração no período de desenvolvimento dos propágulos é comum para o gênero *Rhizophora* podendo variar de oito a 35 meses, dependendo da espécie (Duke *et al.* 1984).

O número de frutos formados através da autopolinização espontânea foi muito baixo em relação à polinização natural, sugerindo que *R. mangle* seja principalmente polinizada por vetores de polinização. A semelhança entre o sucesso reprodutivo na formação natural de frutos e no experimento de polinização pelo vento, sendo obtido alto índice de anemofilia, junto com o comportamento dos visitantes florais, indica que, na área estudada, *R. mangle* é exclusivamente polinizada pelo vento. A taxa de formação de frutos em *R. mangle* foi maior

do que para outras espécies de *Rhizophora* já estudadas, cuja produção de frutos variou de 3,8 a 12,1%, sendo semelhante a *Bruguiera gymnorhiza*, que apresentou 19,9% de frutos formados e 16,8% alcançando o estágio de propágulo (Duke *et al.* 1984). O fato de *R. mangle* ter apresentado sucesso reprodutivo mais alto em relação às outras espécies do gênero sugere que a limitação por recurso deve ser maior do que a limitação por polinização na área estudada.

Em resumo, várias características de *Rhizophora mangle*, morfológicas e estruturais, classificam a espécie como anemófila. A permanência dos verticilos protetores, cálice e corola, talvez não seja apenas vestígio de uma ancestral entomófilo, mas uma adaptação à proteção e dispersão dos grãos de pólen pelo vento em condições mais favoráveis. Associando a seqüência de antese com o comportamento dos visitantes florais e o índice de anemofilia, é possível concluir que *R. mangle* é exclusivamente polinizada pelo vento na área estudada. Por ser anemófila, a alta densidade de indivíduos é importante para a efetividade do vento na polinização e conseqüente manutenção da espécie na comunidade.

Agradecimentos

Às Dras. Ana Virgínia Leite (UFRPE) e Elisangela Lucia Bezerra pela ajuda nas atividades de campo, ao Dr. Marcelo Guerra (UFPE) por autorizar o uso do microscópio de fluorescência do Laboratório de Citogenética Vegetal, à CAPES pela bolsa de doutorado concedida à primeira autora e ao CNPq pela bolsa de produtividade em pesquisa concedida à segunda autora.

Referências

- Ayres, M., Ayres-Jr., M., Ayres, D.L. and Santos, A.S. (2007) *BioEstat 5.0: Aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas*. Instituto de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá – IDS/MCT/CNPq, Belém.
- Coupland, G.T., Paling, E.I. and McGuinness, K.A. (2006) Floral abortion and pollination in four species of tropical mangroves from northern Australia. *Aquatic Botany*. **84**, 151-157.
- Cruden, R.W. (1977) Pollen-ovule ratio: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution*. **31**, 32-46.
- Cruden R.W. (2000) Pollen grains: why so many? *Plant Systematics and Evolution*. **222**, 143-165.

- Dafni, A., Kevan, P.A. and Husband, B.C. (2005). *Practical pollination biology*. Enviroquest, Cambridge.
- Duke, N.C., Bunt, J.S. and Williams, W.T. (1984) Observations on the floral and vegetative phenologies of North-eastern Australian mangroves. *Australian Journal of Botany*. **32**, 87-99.
- Ellison, A.M. (2000) Mangrove restoration: do we know enough? *Restoration Ecology*. **8**, 219-229.
- Endress, P.K. (1994) *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Faegri, K. and Pijl, L. van der. (1979) *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, Oxford.
- Grasso, M. and Tognella, M.M.P. (1995) Valor ecológico e sócio-econômico. In: Y. Schaeffer-Novelli (Ed.). *Manguezal: Ecossistema entre a terra e o mar*. Caribbean Ecological Research, São Paulo: 43- 47.
- Hogarth, P.J. (2007). *The biology of mangroves and seagrasses*. Oxford University Press, New York.
- Judd, W.S., Campbell, C.S., Kellogg, E.A., Stevens, P.F. and Donoghue, M.J. (2008) *Plant Systematics: A phylogenetic approach*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- Juncosa, A.M. and Tomlinson, P.B. (1987). Floral development in mangrove Rhizophoraceae. *American Journal of Botany*. **74**, 1263-1279.
- Kearns, C.A. and Inouye, D.W. (1997) Pollinators, flowering plants, and conservation biology. *BioScience*. **47**, 297-307.
- Kearns, C.A., Inouye, D.W. and Waser, N.M. (1998) Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **29**, 83-112.
- Lemus-Jiménez, L.J. and Ramírez, N. (2003) Polinización y polinizadores en la vegetación de la planicie costera de Paraguana, Estado Falcon, Venezuela. *Acta Científica Venezolana*. **54**, 97-114.
- Lloyd, D.G. and Webb, C.J. (1986). The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperm. I. Dichogamy. *New Zealand Journal of Botany*. **24**, 135-162.
- Maêda, J.M. (1985) *Manual para uso da câmara de Newbauer para contagem de pólen em espécies florestais*. Unifersidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Departamento de Silvicultura, Seropédica.

- Mantovani, W. (2002) Manguezal e restinga: Dificil conservação. In: E.L. Araújo, A.N. Moura, E.V.S.B. Sampaio, L.M.S. Gestrinari & J.M.T. Carneiro (Eds.). *Biodiversidade, conservação e uso sustentável da flora do Brasil*. Universidade Federal Rural de Pernambuco/Imprensa Universitária, Recife: 31-33.
- Martin, F.W. (1959). Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. *Stain Technology*. **34**, 125-128.
- Menezes, M.P.M., Oliveira, D. and Mello, C.F. (1997) Pollination of red mangrove, *Rhizophora mangle*, in northern Brazil. *Acta Horticulturae*. **347**, 431-434.
- Proctor, M., Yeo, P. and Lack, A. (1996) *The Natural History of Pollination*. Timber Press, Portland.
- Radford, A.E., Dickinson, W.C., Massey, J.R. and Bell, C.R. (1974) *Vascular plants systematic*. Harper & Row, New York.
- Robertson, A.I. (1991) Plant-animal interactions and the structure and function of mangrove forest ecosystems. *Australian Journal of Ecology*. **16**, 433-443.
- Schaeffer-Novelli, Y. (1995) *Manguezal: Ecossistema entre a terra e o mar*. Caribbean Ecological Research, São Paulo.
- Schaeffer-Novelli, Y., Cintrón-Molero, G., Soares, M.L.G. and De-Rosa, T. (2000) Brazilian mangroves. *Aquatic Ecosystem Health and Management*. **3**, 561-570.
- Souza, V.C. and Lorenzi, H. (2008) *Botânica Sistemática: Guia ilustrado para identificação das famílias de Fanerógamas nativas e exóticas no Brasil, baseado em APG II*. Instituto Plantarum, Nova Odessa.
- Tomlinson, P.B. (1994) *The Botany of Mangroves*. Cambridge University Press, New York.
- Tomlinson, P.B., Primack, R.B. and Bunt, J.S. (1979). Preliminary observations on floral biology in mangrove Rhizophoraceae. *Biotropica*. **11**, 256-277.
- Tyagi, A.P. (2004) Precipitation effect on flowering and propagule setting in mangroves of the family Rhizophoraceae. *Australian Journal of Botany*. **52**, 789-798.



Figura 1. *Rhizophora mangle* L. (Rhizophoraceae), em área de manguezal no litoral norte de norte de Pernambuco, Nordeste do Brasil. A. Inflorescência cimosa do tipo dicásio; B. Flor na fase masculina no primeiro dia de antese; C. Flor no segundo dia de antese, ainda na fase masculina; D. Flor na fase feminina, no terceiro dia de antese. Barra=10 mm

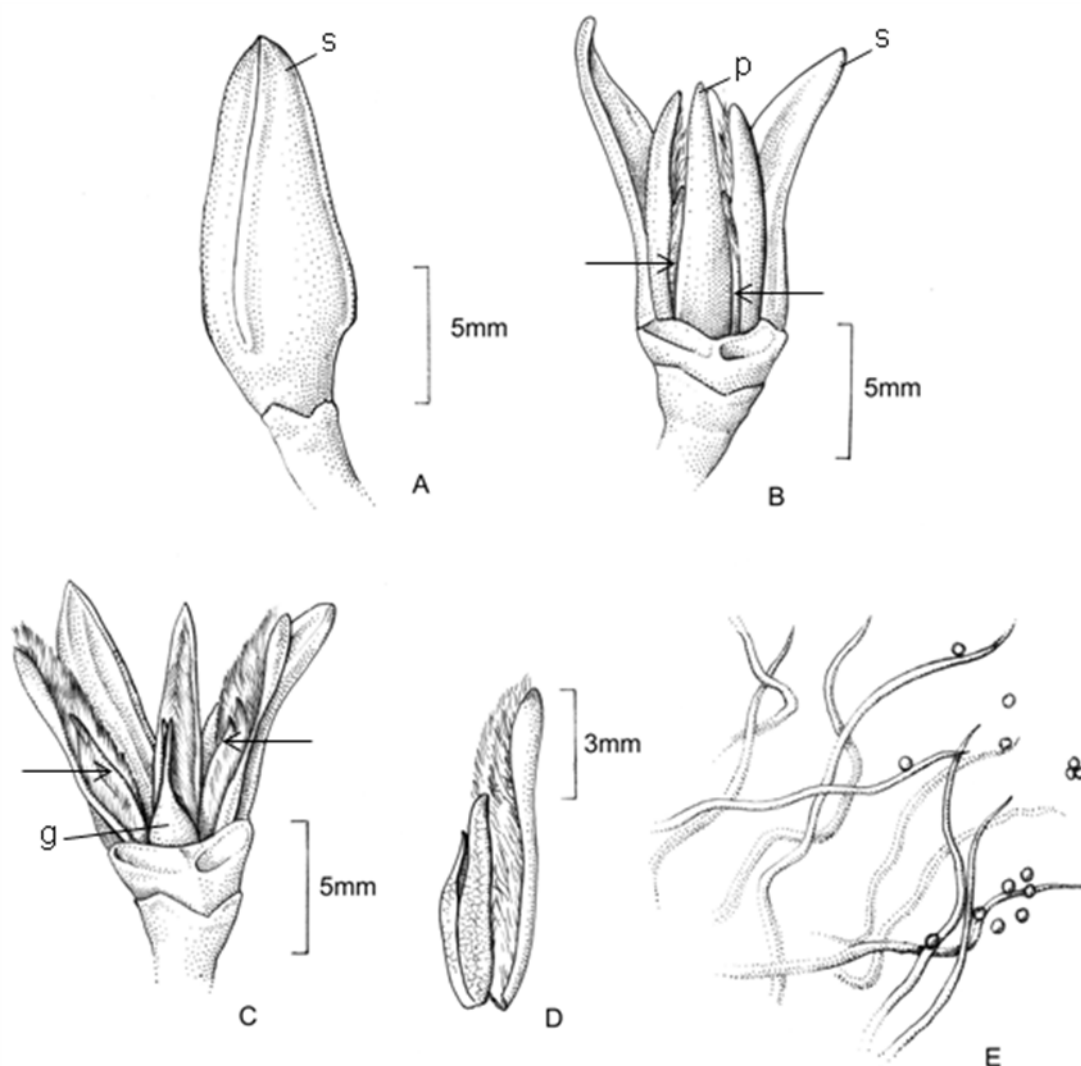


Figura 2. Organização dos verticilos florais e deposição de grãos de pólen nos tricomas das pétalas de botão em pré-antese de *Rhizophora mangle* L. (Rhizophoraceae), em uma área de manguezal no litoral norte de Pernambuco, Nordeste do Brasil. A. Botão em pré-antese. B-C. Disposição das pétalas e dos estames, evidenciando o verticilo de estames (setas) alternados com as pétalas (B), e o verticilo de estames (setas) opostos às pétalas, envolvidos pelos tricomas (C). D. Deiscência da antera. E. Representação esquemática dos grãos de pólen aderidos aos tricomas das pétalas. s = sépala; p = pétala; g = gineceu.

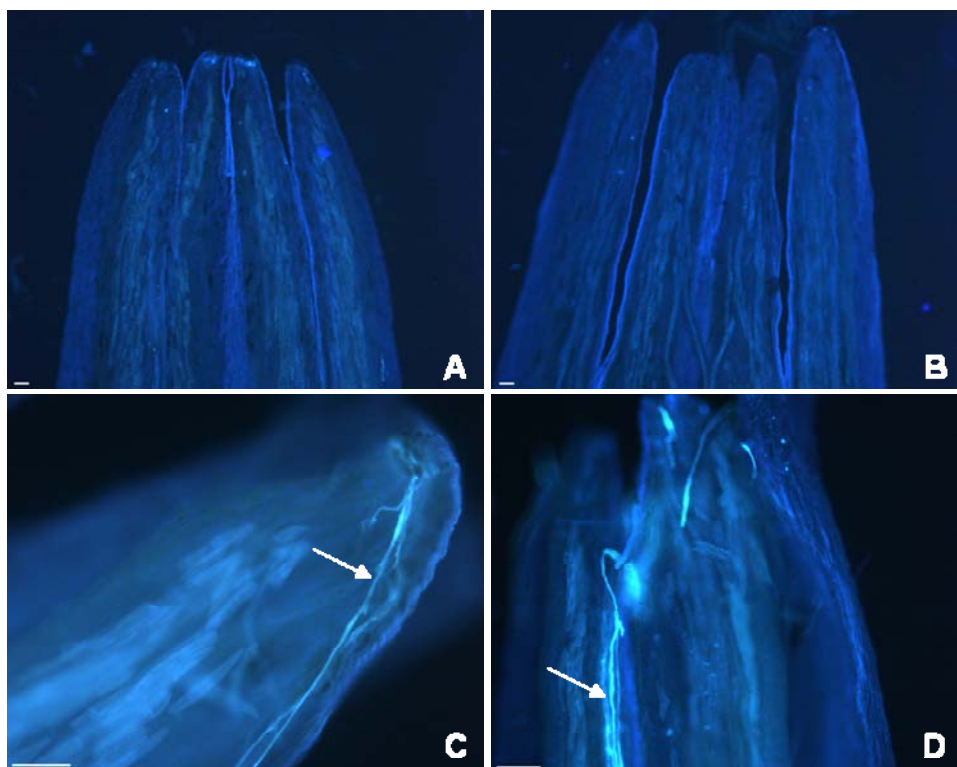


Figura 3. Receptividade do estigma em flores de *Rhizophora mangle* L. (Rhizophoraceae) no primeiro (A), segundo (B), terceiro (C) e quarto (D) dia de antese, mostrando tubos polínicos (setas) germinando apenas nos terceiro e quarto dia. Barra=0,1 mm

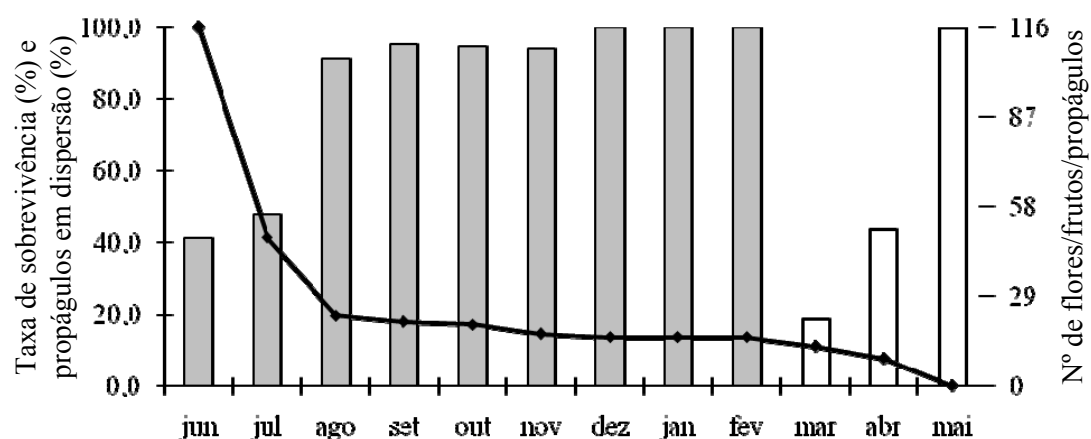


Figura 4. Taxa de sobrevivência e percentagem de propágulos em dispersão de *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae), em uma área de manguezal no litoral norte de Pernambuco, Nordeste do Brasil. O mês de junho corresponde ao estágio de antese; o mês de julho ao ovário em desenvolvimento; os meses de setembro e outubro ao estágio de fruto; e a partir do mês de novembro ao propágulo. —•— Número de flores, frutos e propágulos; ■ taxa de sobrevivência; □ percentagem de propágulos que entraram em dispersão.

Tabela 1. Características das flores de *Rizhophora mangle* (Rhizophoraceae), ocorrente em área de manguezal no litoral norte de Pernambuco, Nordeste do Brasil. ¹Anteras retiradas de botões jovens; ²anteras retiradas de botões em pré-antese; ³altura do estigma.

Caracteres florais	Quantidade	Comprimento (mm)
Cálice (sépalas)	4	12
Corola (pétalas)	4	10
Androceu (estames)	8	06
Grãos de pólen por antera:		
Antera fechada ¹	48555±19414	-
Antera aberta ²	32971±11452	-
Grãos de pólen por flor	413000±131593	-
Gineceu (carpelos/óvulos)	2/4	4,5 ³
Razão pólen/óvulo	103250±32898	-
Viabilidade	97,47%	-

Tabela 2. Resultados da formação natural de frutos (controle) e dos tratamentos de polinização pelo vento e do sistema reprodutivo de *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae), em área de manguezal no litoral norte de Pernambuco, Nordeste do Brasil. Letras sobre-escritas diferentes indicam diferença estatística significativa ($\chi^2=4,52$, g.l.=1, $p<0,05$; $\chi^2=5,28$, g.l.=1, $p<0,05$).

Tratamento	Flores	Frutos	Sucesso (%)	Propágulos	Sucesso (%)
Polinização pelo vento	36	7	19,44 ^a	-	-
Autopolinização espontânea	39	1	2,56 ^b	-	-
Agamospermia	36	0	0	-	-
Controle	116	23	19,83 ^a	16	13,79 ^a

**Atributos florais e reprodução de *Avicennia schaueriana* Moldenke (Acanthaceae):
adaptações a um sistema generalista de polinização**

Atributos florais e reprodução de *Avicennia schaueriana* Stapf & Leechman ex Moldenke
(Acanthaceae): adaptações a um sistema generalista de polinização

Tarcila de Lima Nadia^a, Nanuza Luiza de Menezes^b & Isabel Cristina Machado^c

^aPrograma de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco, 50670-901, Recife, Pernambuco, Brasil. (tarcinadia@yahoo.com.br). Fone: +55 81 21268845. Fax: +55 81 21268348.*

^bDepartamento de Botânica, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, 05422-970, São Paulo, São Paulo, Brasil.

^cDepartamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, 50670-901, Recife, Pernambuco, Brasil. (imachado@ufpe.br)

*Autor para correspondência

Resumo – Os sistemas de polinização podem variar de generalista à especialista, estando relacionados à frequência e comportamento dos polinizadores. O sistema generalista é típico de espécies colonizadoras, assim como a autocompatibilidade, sendo comum em espécies de mangue. *Avicennia schaueriana* é uma espécie de mangue ocidental ainda pouco conhecida a cerca dos seus sistemas de polinização e reprodução. Portanto, o presente estudo teve como objetivo descrever a morfologia floral e analisar os sistemas de polinização e reprodução de *Avicennia schaueriana*, em uma área de manguezal no litoral norte de Pernambuco, Brasil, a fim de determinar as possíveis adaptações ocorridas em relação ao ambiente. As flores de *A. schaueriana* são do tipo goela, apresentam corola com quatro lobos e androceu com quatro estames, no entanto, evidências anatômicas indicam a presença de cinco pétalas e a redução de um estame. A antese iniciou às 04:00 h, tendo duração de três dias. As flores são protândricas, sendo os grãos de pólen expostos aos polinizadores nos primeiro e segundo dias e o estigma receptivo no terceiro dia de antese. O néctar foi o único recurso floral ofertado aos polinizadores, sendo produzido em pequena quantidade ($0,7 \pm 0,43 \mu\text{l}$) e com alta concentração de açúcares ($68,43 \pm 3,84\%$), característico de espécies polinizadas por vespas e pequenas abelhas. O néctar era produzido por tricomas glandulares localizados na epiderme interna do tubo da corola. Foram registradas 22 espécies de visitantes florais, incluindo moscas, vespas e abelhas, além de borboletas e mariposas. A frequência de visitas foi semelhante entre o início e o pico de floração. A mosca *Palpada albifrons* e a vespa *Polistes lanio* foram os principais

polinizadores, pois foram os mais freqüentes e visitavam as flores de forma legítima. Os visitantes florais com tamanho menor que 6 mm não contatavam as estruturas reprodutivas, sendo então pilhadores de néctar. *Avicennia schaueriana* é autocompatível, no entanto, a presença dos polinizadores é fundamental, pois não há formação espontânea de frutos. A eficácia reprodutiva foi alta, indicando eficiência dos polinizadores. Alguns atributos florais de *A. schaueriana* sugerem especialização, no entanto, o amplo espectro de polinizadores confere um caráter generalista ao sistema de polinização. A autocompatibilidade e polinização generalista parecem ser adaptações que favorecem a capacidade de ocupação de novas áreas, que é típica de espécies de mangue. Além disso, as características florais e o comportamento dos polinizadores, associados com a posição filogenética da espécie, indicam que *A. schaueriana* apresenta sistema generalista adaptativo, ocorrendo a reversão da especialização para a generalização.

Palavras-chave: generalização, adaptação, vespas, moscas, manguezal

Introdução

Os sistemas de polinização podem variar de generalista à especialista, sendo o primeiro mais comum em comunidades tropicais (Ollerton 1996; Waser *et al.* 1996; Waser 2006). A especialização ocorre quando, em um ambiente heterogêneo, os vários estados ambientais contribuem diferentemente no aumento do fitness de determinada espécie (Aigner 2006). No entanto, a manutenção desse sistema depende da abundância, eficiência e constância de um determinado polinizador no ambiente, enquanto o sistema generalista é favorecido quando há grande variação na fauna de polinizadores entre anos e não há distinção entre o polinizador mais efetivo (Waser *et al.* 1996). Além disso, espécies generalistas têm maior potencial para colonizar novos habitats e são menos propícias à extinção (Tripp & Manos 2008).

O manguezal, ecossistema tropical das regiões entremarés e estuarinas, é composto por poucas espécies vegetais (Tomlinson 1994; Schaeffer-Novelli 1995). Segundo Hogarth (2007), há 55 espécies de mangue verdadeiro no mundo, o Brasil possui apenas cinco dessas espécies distribuídas em três gêneros, *Avicennia*, *Laguncularia* e *Rhizophora* (Tomlinson 1994). Essas espécies são consideradas colonizadoras, sendo esta característica importante na determinação dos seus sistemas de polinização e reprodução, este último esperado ser autógamo (Tomlinson 1994). Primariamente, espécies de mangue apresentam um sistema de polinização generalista, porém algumas espécies desenvolveram mecanismos especializados a um determinado tipo de polinizador (Juncosa & Tomlinson 1987; Noske 1993; Tomlinson 1994).

O gênero *Avicennia*, exclusivo de manguezal, possui oito espécies com distribuição pantropical, com duas espécies ocorrendo no Brasil, *A. germinans* e *A. schaueriana* (Tomlinson 1994). São descritos três tipos florais (*germinans*, *officinalis* e *marina*) para o gênero levando-se em consideração as características da corola, os quais não abrangem toda a variação morfológica existente entre as oito espécies conhecidas do gênero (Tomlinson 1994). Em geral, as flores são tetrâmeras, perfeitas, com corola tubulosa e nectaríferas (Tomlinson 1994). A polinização por abelhas é sugerida para o gênero (Tomlinson 1994; Hogarth 2007), havendo registros de visitas de *Apis mellifera* e espécies de moscas da família Syrphidae em flores de *A. germinans* na região norte da Venezuela (Lemus-Jiménez & Ramírez 2003). O sistema de reprodução em espécies de *Avicennia* é pouco conhecido, havendo apenas o registro de autocompatibilidade em *A. marina* (Coupland *et al.* 2006).

Considerando este cenário, este trabalho tem como objetivo descrever a morfologia floral de *Avicennia schaueriana*, incluindo aspectos da estrutura interna, além de analisar seu sistema de polinização e reprodução. Os resultados serão comparados com as características gerais da família Acanthaceae e da ordem Lamiales (na qual essa família se insere), fornecendo informações que auxiliem na compreensão do desenvolvimento do sistema de polinização e reprodução da espécie. As características florais, relacionadas com o comportamento dos visitantes florais, irão distinguir os polinizadores efetivos e, por fim, a descrição do sistema reprodutivo junto com a interação flores-polinizadores serão discutidas levando em consideração as condições ambientais em que a espécie habita. Dessa forma serão testadas duas hipóteses: 1) *A. schaueriana* adota um sistema de polinização generalista, apresentando flores não especializadas; 2) *A. schaueriana* é uma espécie autocompatível, favorecendo o sucesso reprodutivo da espécie no ambiente.

Material e métodos

Local de estudo e espécie estudada

As observações de campo foram conduzidas no manguezal de Catuama, município de Goiana, Pernambuco, Nordeste do Brasil (7°40'39,8"S e 34°50'21,8"W). A precipitação anual média é de 2053 mm e as temperaturas médias máxima e mínima são de 29,9 °C e 21,9 °C, respectivamente. A estação seca ocorre de setembro a janeiro, com precipitação mensal inferior a 100 mm, enquanto o período chuvoso ocorre de fevereiro a agosto, com precipitação mensal alcançando até 319 mm (Instituto de Tecnologia de Pernambuco – ITEP). *Avicennia schaueriana* é uma espécie restrita às Américas Central e do Sul (Kathiresan & Bingham 2001), com hábito arbóreo ou arbustivo. A floração, no local de estudo, ocorre principalmente na estação seca, no período de agosto a fevereiro, apresentando o pico no mês de outubro ou novembro, enquanto a frutificação ocorre de dezembro a maio, com pico em fevereiro, início da estação chuvosa (Nadia *et al.* dados não publicados).

Biologia floral e polinização

A hipótese que *Avicennia schaueriana* adota um sistema de polinização generalista foi testada a partir de análises dos atributos florais, que indicam possíveis generalizações ou especializações a um determinado polinizador (Faegri & Pijl 1979; Endress 1994; Proctor *et al.* 1996) e de observações diretas sobre a riqueza e comportamento dos polinizadores. Foi adotada a definição de Armbruster (2006) para generalização e especialização, sendo espécies

generalistas aquelas que utilizam alta proporção da fauna de visitantes florais disponíveis como polinizadores, considerando espécies ou grupos funcionais, enquanto especialistas são aquelas que utilizam uma pequena proporção dessa fauna. Os métodos empregados para as análises dos atributos florais e observações de polinizadores estão descritos a seguir.

Flores e botões em pré-antese de *A. schaueriana* foram coletados e fixados em etanol 70% para análise das estruturas florais em laboratório sob estereomicroscópio. O comprimento das estruturas florais e a abertura do tubo da corola foram medidos com régua milimetrada. Botões em pré-antese (n=7) foram utilizados para o cálculo da razão pólen/óvulo (Cruden 1977), sendo os grãos de pólen de cada antera retirados sobre lâmina histológica e corados com carmim acético 2% para posterior contagem direta sob microscópio óptico. Dessa forma, foram contabilizados o número total de grãos por antera e a viabilidade polínica (Radford *et al.* 1974).

Foram feitas seções transversais de dois botões em pré-antese de dois indivíduos diferentes para auxiliar uma descrição mais detalhada da biologia floral. Foi utilizada técnica usual em microtomia (Sass 1951), sendo a desidratação feita com a série butanol-etanol (70, 85, 95, 100%, butanol puro). Após a inclusão em parafina, foram feitos cortes transversais sequenciais em micrótomo, mantendo a espessura de 12 µm, sendo montados na lâmina com adesivo de Bissing. A parafina foi dissolvida em acetato de butila em banho maria a 60 °C. Os cortes foram re-hidratados em série etílica (100, 90, 80, 70, 60, 50%), corados com azul de astra 1% e safranina 1% e desidratados na mesma série etílica. Por fim, as lâminas foram montadas com bálsamo do Canadá e analisadas sob microscópio óptico.

Inflorescências (n=30) foram marcadas no campo e observadas quanto ao número de flores produzidas. O início, a duração e a sequência de antese foram observados em 30 flores de diferentes indivíduos previamente marcadas. Dez flores de cada fase floral foram coletadas e fixadas em etanol 70% para análise da disposição de suas estruturas reprodutivas, sendo confeccionados desenhos esquemáticos com auxílio de câmara clara acoplada a estereomicroscópio. Foram realizadas polinizações cruzadas em flores previamente ensacadas do primeiro (n=10), segundo (n=10) e terceiro dia (n=10). Após quatro horas da realização do tratamento, essas flores foram coletadas e fixadas em FAA em etanol 70% para análise da emissão dos tubos polínicos, verificando-se assim o momento em que o estigma torna-se receptivo (Dafni *et al.* 2005). Os tubos polínicos foram observados pela coloração com azul de anilina e analisados sob microscópio de fluorescência (Martin 1959).

Seções transversais à mão livre do tubo da corola de flores de *A. schaueriana* previamente fixadas em etanol 70% foram feitas para identificar as funções dos tricomas

glandulares existentes em sua epiderme. Os cortes foram colocados em lâmina histológica, sendo gotejada solução de Fehling sobre eles para detectar a presença de açúcares redutores (Kraus & Arduin 1997). Havendo reação positiva e dependendo da posição do tricoma no tubo da corola, associado ao local de apresentação do néctar, foi definido como nectário. Outros cortes semelhantes foram colocados por 30 minutos em vidro de relógio contendo Sudan III, sendo posteriormente lavados em álcool 80% e montados em lâmina histológica com água destilada (Kraus & Arduin 1997). Esse método permite identificar presença de substâncias de origem lipídica, sendo um indicativo de área de concentração de osmóforos (Effmert *et al.* 2006). Foram confeccionadas lâminas com alguns outros cortes transversais que não passaram por nenhum dos tratamentos para serem utilizadas como controle. Flores (n=10) previamente ensacadas, de cinco indivíduos diferentes, foram mergulhadas em solução de vermelho neutro para visualização de possíveis áreas de emissão de odor (Vogel 1990).

O volume e a concentração de açúcares no néctar foram medidos no campo com refratômetro de bolso 0-32% e 28-62% na escala Brix (Atago®) e microsseringa 5 µl (Microliter®), respectivamente. O néctar foi removido de flores previamente ensacadas de diferentes indivíduos ao final da antese (n=23), obtendo-se o volume acumulado de néctar, ao final de cada dia de antese (n=10), obtendo-se o volume diário acumulado e a cada três horas após o início de antese (n=10).

O comportamento dos visitantes nas flores foi observado em campo em três plantas focais, sendo verificado o recurso procurado e o local de contato do corpo do animal com as estruturas reprodutivas das flores. A frequência de visitas foi calculada para um período de 30 horas, sendo 10 horas em cada estágio de floração (início, pico e fim). De acordo com o comportamento dos visitantes, se tocavam ou não nas estruturas reprodutivas durante a coleta do recurso, os insetos foram classificados como polinizadores ou pilhadores, respectivamente. Os visitantes florais foram capturados com rede entomológica ou frascos de vidro, montados a seco para posterior identificação por especialistas, sendo depositados na coleção entomológica do Laboratório de Biologia Floral e Reprodutiva, da Universidade Federal de Pernambuco, como material testemunho.

Sistema reprodutivo

Para testar a hipótese de que *A. schaueriana* é autocompatível foram realizadas polinizações manuais em 60 flores previamente encobertas de dez indivíduos diferentes, sendo feitas autopolinizações em 34 flores e polinizações cruzadas em 26 flores. O índice de auto-incompatibilidade (ISI) foi calculado a partir da razão da proporção de frutos formados

no tratamento de auto-polinização manual pela proporção de frutos formados a partir da polinização cruzada (Bullock 1985). A formação de frutos através de polinização espontânea foi observada em 50 flores previamente ensacadas. Para o controle, flores de dez indivíduos diferentes foram marcadas e observadas quanto à formação de frutos sob condições naturais (n=100). A eficácia reprodutiva foi calculada através da razão entre a percentagem de frutos formados a partir da formação natural de frutos e a percentagem de frutos formados a partir da polinização cruzada (Zapata & Arroyo 1978), sendo também utilizada para inferir sobre a eficiência dos polinizadores.

Análises estatísticas

Para analisar se há diferenças entre a produção de néctar nas distintas fases de antese foi utilizado o teste de Mann-Whitney (Sokal & Rohlf 1995). A normalidade dos dados foi verificada aplicando o teste de Lilliefors (Sokal & Rohlf 1995). A frequência de visitas foi comparada entre os três estágios de floração, utilizando o teste de Watson-Williams (F) para dados circulares (Zar 1999). Para aplicar esse teste, as horas do dia foram convertidas em ângulos, cada hora correspondendo a 15° (Zar 1999). Os resultados dos tratamentos do sistema reprodutivo foram comparados através da análise do χ^2 (Sokal & Rohlf 1995). As análises estatísticas foram feitas com auxílio do programa BioEstat 3.0 (Ayres *et al.* 2007).

Resultados

Biologia floral e polinização

As flores de *Avicennia schaueriana* são sésseis, apresentando cálice com cinco sépalas coriáceas livres, e corola tubular branca com 3 mm de comprimento e quatro lobos (Fig. 1). No entanto, a presença de cinco traços de pétalas no receptáculo (Fig. 2A-B), evidencia a existência original de cinco pétalas, sendo o lobo superior composto por duas pétalas fusionadas (Fig. 2C), conferindo simetria zigomorfa. A abertura do tubo da corola variou de 2 a 3 mm e o seu interior apresenta coloração amarela, com as estruturas reprodutivas deslocadas para a posição superior. Tricomas glandulares são observados na epiderme interna do tubo da corola, apenas na região oposta às estruturas reprodutivas, não ocorrendo em toda a sua extensão (Fig. 2C-E). Outros tricomas glandulares também existem em toda a extensão da epiderme externa do cálice e da corola (Fig. 2F-G). A visualização desses tricomas só foi possível a partir das análises sob microscópio de luz.

O androceu é composto por quatro estames didínamos adnatos à corola. São observados cinco traços de estames no receptáculo (Fig. 2A), que irão constituir os feixes centrais de cada estame. Um dos feixes é bem reduzido no receptáculo (Fig. 2A) e não aparece mais (Fig. 2B). Os estames localizados mais para o centro da flor são menores (3 mm), enquanto os mais externos atingem 4 mm. Cada antera produz em média 1578 ± 230 grãos de pólen, totalizando 6311 ± 567 grãos por flor. A viabilidade polínica foi em média $97,03 \pm 0,96\%$. O gineceu, bastante piloso, é formado por ovário súpero, estilete e estigma bifido. O ovário tem dois carpelos com dois óvulos cada e placentação apical livre. Desse modo, a razão pólen/óvulo foi em média $1577,75 \pm 141,77$.

As inflorescências de *A. schaueriana* possuíam de duas a oito flores inseridas aos pares em um eixo central com disposição oposta cruzada. Geralmente abriam duas flores por dia por inflorescência, sendo sempre as duas flores do mesmo par. Algumas vezes, foram observadas apenas uma flor aberta por dia por inflorescência. A antese iniciou às 04:00 h, tendo uma duração de três dias. As flores são protândricas, permanecendo os dois primeiros dias na fase masculina e o terceiro dia na fase feminina. No primeiro dia de antese, os estames se localizam mais ao centro da flor e o gineceu está mais curto, com 2 mm (Fig. 1A-B), e o estigma não está receptivo (Fig. 1C). No segundo dia, os estames encontram-se um pouco mais afastados e o gineceu um pouco maior, 2,5 mm (Fig. 1D-E). Alguns grãos de pólen ficaram aderidos ao estigma, não havendo, entretanto, germinação de tubos polínicos, indicando que o estigma ainda não se encontrava receptivo (Fig. 1F). Apenas no terceiro dia de antese, quando os estames já estavam murchos, o estigma atingiu sua maior altura, 3 mm, e tornou-se receptivo, sendo observado o crescimento de vários tubos polínicos (Fig. 1G-I). Além de o estigma apresentar menor tamanho em relação às anteras nos primeiro e segundo dias de antese, sua posição superior em relação à deiscência das anteras, impede qualquer contato dos grãos de pólen com o estigma durante a antese (Fig. 1A, D).

As flores de *A. schaueriana* produziram em média $0,16 \pm 0,09$ µl de néctar por dia, não havendo diferença significativa ao longo da sequência de antese (Fig. 3A). O néctar acumulado durante a antese foi de $0,7 \pm 0,43$ µl (Fig. 3A), sendo entre 11:00 e 14:00 h o período de maior produção de néctar, não havendo produção durante a noite (Fig. 3B). A concentração de açúcares no néctar foi $68,43 \pm 3,84\%$. As flores exalam leve odor adocicado durante todo o período de antese. O vermelho neutro corou as pétalas e as anteras. A presença de açúcares redutores foi detectada tanto na epiderme interna como na externa do tubo da corola, enquanto que apenas a epiderme externa apresentou reação positiva com Sudan III.

Foram encontradas 22 espécies de visitantes florais, incluindo moscas (12), vespas (8) e abelhas (2), além de algumas espécies de borboletas (cerca de 2) e mariposas (cerca de 2) (Tab. 1), todos tomando néctar. A frequência de visitas foi semelhante entre o início e o pico de floração ($F=0,07$; g.l.=1; $p=0,79$), havendo diferenças entre o início e o fim de floração ($F=13,02$; g.l.=1; $p<0,01$) e entre o pico e o fim ($F=12,95$; g.l.=1; $p<0,01$). A riqueza de visitantes florais foi maior durante o pico de floração, quando foram registradas 13 espécies, incluindo abelhas, vespas e moscas. No início e fim de floração foram registradas 10 e nove espécies de visitantes florais, respectivamente. As borboletas e mariposas foram observadas visitando as flores de *A. schaueriana* apenas no pico de floração, no entanto, não contactavam as estruturas reprodutivas, sendo pilhadoras de néctar. O horário de maior frequência de visitas ocorreu entre 07:00 e 12:00 h (Fig. 4).

A mosca *Palpada albifrons* foi a mais frequente no início e pico de floração, sendo responsável por mais de 40% do total de visitas, seguida da vespa *Polistes lanio*, responsável por 26,34% de visitas no início de floração e 18,43% no pico. No entanto, o período de maior atividade da primeira foi pela manhã, até as 12:00 h, enquanto o da segunda foi pela tarde. No fim da floração, as moscas Sarcophagidae foram as mais frequentes, representando 54,98% do total de visitas, seguidas de *Palpada albifrons*, com 36,85% das visitas. A vespa *Polistes lanio* não foi registrada nesse período. As espécies de Sarcophagidae também apresentaram alta percentagem de visitas no início de floração, 25,12%, enquanto as demais espécies apresentaram menos que 10% do total de visitas.

As vespas de grande tamanho (>17 mm), *Isodontia* sp., *Sceliphron* sp. e *Polistes lanio*, pousavam nas folhas próximas às inflorescências, colocando a cabeça dentro do tubo da corola para tomar néctar. Desse modo o contato com as estruturas reprodutivas de *A. schaueriana* ocorria na região ventral da cabeça. As demais espécies, com tamanho do corpo menor (>6 mm, <17 mm), pousavam no lobo inferior ou lateral da corola, contactando as estruturas reprodutivas com a parte dorsal da cabeça. Os visitantes florais com tamanho menor ou igual a 6 mm (Tabela 1) não entravam em contato com as anteras e estigma, atuando como pilhadores de néctar.

Sistema reprodutivo

Os resultados do sistema reprodutivo estão na tabela 2. Embora auto-compatível, *Avicennia schaueriana* não produziu frutos através da auto-polinização espontânea. A maior produção de frutos ocorreu no tratamento de polinização cruzada, seguido da formação natural de frutos e autopolinização manual (Tab. 2), não havendo, entretanto, diferença

significativa entre os tratamentos. Apesar de haver quatro óvulos, em cada fruto só há o desenvolvimento de um embrião. Tanto o índice de auto-incompatibilidade (ISI) e a eficácia reprodutiva apresentaram valores próximos de 1,0.

Discussão

Algumas características das flores de *A. schaueriana*, tais como zigomorfia, presença de cinco pétalas (evidenciada pelo número e distribuição dos traços de pétalas e dos feixes vasculares), androceu composto por quatro estames e ovário bicarpelar com quatro óvulos, são típicas da ordem Lamiales (=Scrophulariales), sendo também consideradas como um estado derivado (Endress 1994; Judd *et al.* 2008). O caráter de quatro estames em *A. schaueriana* é devido à uma redução no número de estames, aqui evidenciada pela presença do traço vestigial do quinto estame, que é também observada em várias famílias dentro de Lamiales, inclusive em Acanthaceae (Endress 1994). Em algumas espécies de Acanthaceae ainda é observada a presença de um estaminódio e de quatro estames, enquanto outras espécies apresentam cinco estames, o que, neste caso, parece ser uma apomorfia dentro de Lamiales (Endress 1994).

As flores de *Avicennia schaueriana* apresentam características semelhantes tanto ao tipo *germinans* quanto ao tipo *officinalis*, como descrito por Tomlinson (1994). A zigomorfia, coloração branca, com o interior da corola amarelo, são características do tipo *germinans*, enquanto que corola glabra é característica do tipo *officinalis*. A organização das anteras e do estigma na parte superior da corola é característica de ambos os tipos. A coloração amarela, observada no interior da corola, é freqüente em guias de néctar, sendo importante sinalizador do recurso floral, enquanto a posição adaxial das estruturas reprodutivas, caracterizando o tipo floral goela, confere maior precisão na deposição e recepção dos grãos de pólen através do polinizador (Faegri & van der Pijl 1979; Endress 1994).

Além da protandria, *A. schaueriana* também apresentou hercogamia, caracterizada pela separação espacial que ocorre entre o estigma e as anteras durante a antese, devido à menor altura do estigma em relação às anteras na fase masculina e a posição do mesmo em relação à deiscência das anteras, como resultado do tipo floral goela, durante toda a antese. Essa combinação, protandria em conjunto com a hercogamia, é comum para a ordem Lamiales, inclusive em Acanthaceae (Endress 1994). No gênero *Avicennia*, a protandria é comum entre as espécies dos tipos *germinans* e *officinalis* (Tomlinson 1994), mas a

hercogamia ainda não havia sido descrita. Essas duas características combinadas evitam a autopolinização espontânea na espécie.

A localização dos tricomas glandulares presentes na epiderme interna do tubo da corola coincide com o local onde o néctar é apresentado. A reação positiva com a solução de Felhing e a posição dos tricomas evidenciam que estes estão envolvidos com a produção de néctar. Os demais tricomas glandulares parecem estar envolvidos na emissão de odor, sendo confirmado pela coloração com o vermelho neutro (Vogel 1990) e com Sudan III (Effmert *et al.* 2006). A presença de tricomas glandulares na epiderme dos verticilos florais é comum em espécies de Acanthaceae (Moylan *et al.* 2004), no entanto, a função desses tricomas é pouco documentada. No gênero *Avicennia*, a produção de néctar pelos tricomas glandulares é suposta, sendo questionada pela presença de tricomas semelhantes na superfície externa do tubo da corola (Tomlinson 1994). Na família Acanthaceae, o néctar é produzido em disco nectarífero basal (Manktelow 2000; Moylan *et al.* 2004), indicando provavelmente a redução do nectário e a produção de néctar por tricomas glandulares uma condição derivada dentro da família. Essa característica parece ter se desenvolvido mais de uma vez na ordem Lamiales, pois situação semelhante foi registrada para a família Bignoniaceae (Lopes *et al.* 2002).

A pequena quantidade de néctar produzida (0,7 µl) com elevada concentração (68%) registrada em *A. schaueriana* pode estar relacionada ao espectro de polinizadores (Baker 1975; Faegri & van der Pijl 1979; Proctor *et al.* 1996). O volume de néctar em torno de 0,63 µl e a concentração de açúcares no néctar elevada (13-50%) estão associadas à polinização por vespas e pequenas abelhas (Baker 1975; Opler 1983), no entanto a concentração de néctar em *A. schaueriana* foi ainda mais elevada do que a escala proposta por esses autores. Talvez, a escala da concentração de açúcares no néctar proposta para espécies polinizadas principalmente por vespas precise ser revista. Além do presente trabalho, Nadia *et al.* (2007) também encontraram concentração de açúcares no néctar bastante elevada (75%) em flores de *Ziziphus joazeiro* (Rhamnaceae), que também apresentava vespas como principais polinizadores.

Em *A. schaueriana*, os principais polinizadores também foram uma espécie de vespa, *Polistes lanio*, e a mosca *Palpada albifrons*, assim classificados devido à alta frequência de visitas e ao tamanho compatível com a morfologia floral. No entanto, *A. schaueriana* apresentou amplo espectro de polinizadores, envolvendo vespas, moscas e abelhas, apresentando, portanto, um sistema de polinização generalista (*sensu* Armbruster 2006). De forma geral, o comportamento dos visitantes florais foi semelhante, tendo como única característica limitante para atuar como polinizador o tamanho do seu corpo. Algumas

características florais favorecem o sistema generalista, tais como cores claras e tubo da corola curto, permitindo fácil acesso ao néctar (Faegri & van der Pijl 1979; Proctor *et al.* 1996). No entanto, presença de guia de néctar e tipo floral goela são características de flores mais especializadas (Faegri & van der Pijl 1979; Proctor *et al.* 1996). A especialização floral é comum em Lamiales, que apresenta geralmente flores zigomorfas com corola labiada, apenas os taxa mais basais retêm a simetria actinomorfa das flores (Endress 1994; Judd *et al.* 2008).

O comportamento de forrageio semelhante entre os diversos polinizadores de *A. schaueriana* e a constância na frequência de visitas, não havendo diferença entre o início e o pico de floração, podem favorecer o sistema generalista adaptativo (Gómez & Zamora 2006). Adaptação à generalização ocorre quando uma força seletiva é exercida sobre o fenótipo floral por agentes polinizadores de taxa distintos, mas que apresentam comportamento e efetividade na polinização por visita semelhantes (Gómez & Zamora 2006). Além disso, a posição filogenética de *A. schaueriana* na família Acanthaceae pode indicar uma reversão ao estado generalista. O gênero *Avicennia* é considerado grupo irmão de Thunbergioideae, que juntos formam o grupo irmão de Acanthoideae (Schwarzbach & McDade 2002; McDade *et al.* 2008). Essas duas linhagens apresentam adaptações para polinização por grandes abelhas, beija-flores, morcegos e esfingídeos (Endress 1994; Tripp & Manos 2008), enquanto *A. schaueriana* é uma espécie generalista.

Alguns atributos florais de *A. schaueriana* podem testificar o sistema generalista adaptativo e o estado de reversão. As flores de espécies de Acanthaceae são geralmente coloridas, enquanto *A. schaueriana* apresenta flores brancas. A maioria das espécies de *Ruellia* possui flores vermelhas associadas à polinização por beija-flores, no entanto, poucas espécies apresentam flores brancas, sendo este um estado derivado, caracterizando também uma reversão de uma especialização para uma generalização, no caso de *R. standleyi* (Tripp & Manos 2008). Geralmente o nectário em Acanthaceae é basal e suas flores apresentam estruturas que dificultam o acesso ao néctar, reduzindo o espectro de visitantes florais (Manktelow 2000). Em *A. schaueriana* a ausência de nectário parece ser um estado derivado, como já discutido, e a produção de néctar pelos tricomas glandulares permite maior exposição do néctar, facilitando o seu acesso por uma gama de polinizadores e conseqüentemente favorecendo a generalização. A reversão da especialização para a generalização é rara, mas é propícia quando espécies pertencentes a grupos especialistas adquirem a propriedade ou tendem a colonizar novos ambientes (Armbruster 2006), como deve ser o caso de *A. schaueriana* (ver Apêndices I e II).

As elevadas razão pólen/óvulo e viabilidade polínica de *A. schaueriana* poderiam indicar um sistema reprodutivo xenogâmico obrigatório (Richards 1986; Cruden 2000), no entanto, *A. schaueriana* é autocompatível, pois apresentou alto ISI (Bullock 1985). No entanto, ainda que não tenha havido diferença significativa entre os tratamentos de autopolinização e polinização cruzada manual, houve uma tendência de maior sucesso reprodutivo através da xenogamia. Portanto, apesar de autocompatível, *A. schaueriana* é dependente de polinizadores para formação de frutos, principalmente devido à apresentação de protandria e hercogamia, como foi testado pela ausência de frutos no tratamento de autopolinização espontânea. Contudo, o elevado valor da eficácia reprodutiva indica alta eficiência dos polinizadores (Zapata & Arroyo 1978). O fato de *A. schaueriana* possuir amplo espectro de polinizadores e as flores apresentarem características que otimizam a deposição e recepção do pólen pode estar associado à alta eficácia reprodutiva encontrada. A autocompatibilidade já era esperada uma vez que espécies de manga são consideradas colonizadoras (Tomlinson 1994), no entanto, a dependência por polinizadores favorece a polinização cruzada, fator que pode ter influenciado o sistema generalista adaptativo.

Agradecimentos – À Dra. Ana Virgínia Leite (UFRPE) pela ajuda nas atividades de campo, ao Dr André Santos (UFPE) pelo auxílio nas análises estatísticas; às Biólogas Cristiane Gonçalves da Silva (USP) e Paula Maria Elbl (USP) pela ajuda nos cortes anatômicos; ao Dr. Orlando Tobias Silveira (MPEG/PA) pela gentileza na identificação das vespas; ao Biólogo Renato Capellari (USP), à MSc. Mirian Morales (UFPR) e aos Drs. Inocêncio Gorayeb (MPEG/PA), Márcia Couri (UFRJ) e Silvio Nihei (USP) pela identificação das moscas; à CAPES pela bolsa de doutorado concedida à primeira autora e ao CNPq pelas bolsas de produtividade em pesquisa de N.L. Menezes e I.C. Machado.

Referências bibliográficas

- Aigner, P.A. 2006. The evolution of specialized floral phenotypes in a fine-grained pollination environment. Pp. 23-46. In Waser, N.M. & Ollerton, J. (eds.). Plant-pollinator interactions: From specialization to generalization. The University of Chicago Press, London.
- Armbruster, W.S. 2006. Evolutionary and ecological aspects of specialized pollination: Views from the Arctic to the Tropics. Pp. 260-282. In Waser, N.M. & Ollerton, J. (eds.). Plant-

- pollinator interactions: From specialization to generalization. The University of Chicago Press, London.
- Ayres, M.; Ayres-Jr., M.; Ayres, D.L. & Santos, A.S. 2007. BioEstat 5.0: Aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas. Instituto de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá – IDS/MCT/CNPq, Belém.
- Baker, H.G. 1975. Sugar concentrations in nectars from hummingbird flowers. *Biotropica* 7: 37-41.
- Bullock, S.H. 1985. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 17: 287-301.
- Coupland, G.T.; Paling, E.I. & McGuinness, K.A. 2006. Floral abortion and pollination in four species of tropical mangroves from northern Australia. *Aquatic Botany* 84: 151-157.
- Cruden, R.W. 1977. Pollen-ovule ratio: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31: 32-46.
- Cruden R.W. 2000. Pollen grains: why so many? *Plant Systematics and Evolution* 222: 143-165.
- Dafni, A.; Kevan, P.A. & Husband, B.C. 2005. Practical pollination biology. Enviroquest, Cambridge.
- Effmert, U.; Buss, D.; Rohrbeck, D. & Piechulla, B. 2006. Localization of the synthesis and emission of scent compounds within the flower. Pp. 105-124. In Dudareva, N. & Pichersky, E. (eds.). *Biology of Floral Scent*. Taylor & Francis Group, Boca Raton.
- Endress, P.K. 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge University Press, Cambridge.
- Faegri, K. & van der Pijl, L. van der. 1979. The principles of pollination ecology. Pergamon Press, Oxford.
- Gómez, J.M. & Zamora, R. 2006. Ecological factors that promote the evolution of generalization in pollination systems. Pp. 145-166. In Waser, N.M. & Ollerton, J. (eds.). *Plant-pollinator interactions: From specialization to generalization*. The University of Chicago Press, London.
- Hogarth, P.J. 2007. The biology of mangroves and seagrasses. Oxford University Press, New York.
- Judd, W.S.; Campbell, C.S. Kellogg, E.A.; Stevens, P.F. & Donoghue, M.J. 2008. Plant systematic: A phylogenetic approach. Sinauer Associates, Sunderland.
- Juncosa, A.M. & Tomlinson, P.G. 1987. Floral development in mangrove Rhizophoraceae. *American Journal of Botany* 74: 1263-1279.

- Kathiresan, K. & Bingham, B.L. 2001. Biology of mangroves and mangrove ecosystems. *Advances in Marine Biology* 40: 81-251.
- Kraus, J.E. & Arduin, M. 1997. Manual básico de métodos em morfologia vegetal. EDUR, Seropédica.
- Lemus-Jiménez, L.J. & Ramírez, N. 2003. Polinización y polinizadores en la vegetación de la planicie costera de Paraguana, Estado Falcon, Venezuela. *Acta Científica Venezolana* 54: 97-114.
- Lopes, A.V.; Vogel, S. & Machado, I.C. 2002. Secretory trichomes, a substitutive floral nectar source in *Lundia* A. D.C. (Bignoniaceae), a genus lacking a functional disc. *Annals of Botany* 90: 169-174.
- Manktelow, M. 2000. The filament curtain: a structure important to systematics and pollination biology in the Acanthaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 133: 129-160.
- Martin, F.W. 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. *Stain Technology* 34: 125-128.
- McDade, L.A.; Daniel, T.F. & Kiel, C.A. 2008. Toward a comprehensive understanding of phylogenetic relationships among lineages of Acanthaceae s.l. (Lamiales). *American Journal of Botany* 95: 1136-1152.
- Moylan, E.C.; Rudall, P.J. & Scotland, R.W. 2004. Comparative floral anatomy of Strobilantheae (Acanthaceae), with particular reference to internal partitioning of the flower. *Plant Systematics and Evolution* 249: 77-98.
- Nadia, T.L.; Machado, I.C. & Lopes, A.V. 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* 21: 835-845.
- Noske, R.A. 1993. *Bruguiera hainesii*: Another bird-pollinated mangrove? *Biotropica* 25: 481-483.
- Ollerton, J. 1996. Reconciling ecological processes with phylogenetic patterns: the apparent paradox of plant-pollinator systems. *Journal of Ecology* 84: 767-769.
- Opler, P.A. 1983. Nectar production in a tropical ecosystem. Pp. 30-79. In Bentley, B. & Elias, T. (eds.). *The biology of nectaries*. Columbia University Press, New York.
- Proctor, M.; Yeo, P. & Lack, A. 1996. *The Natural History of Pollination*. Timber Press, Portland.
- Radford, A.E.; Dickinson, W.C.; Massey, J.R. & Bell, C.R. 1974. *Vascular plants systematic*. Harper & Row, New York.

- Richards, A.J. 1986. Plant breeding systems. Unwin & Allen, London.
- Sass, J.E. 1951. Botanical microtechnique. Iowa State College Press, Ames.
- Schaeffer-Novelli, Y. 1995 Manguezal: Ecosistema entre a terra e o mar. Caribbean Ecological Research, São Paulo.
- Schwarzbach, A.E. & McDade, L.A. 2002. Phylogenetic relationships of the mangrove family Avicenniaceae based on chloroplast and nuclear ribosomal DNA sequences. *Systematic Botany* 27: 84-98.
- Sokal, R.R. & Rohlf F.G. 1995 Biometry. W.F. Freeman and Company, New York.
- Tomlinson, P.B. 1994. The Botany of Mangroves. Cambridge University Press, New York.
- Tripp, E.A. & Manos, P.S. 2008. Is floral specialization an evolutionary dead-end? Pollination system transitions in *Ruellia* (Acanthaceae). *Evolution* 62: 1712-1737.
- Vogel, S. 1990. The role of scent glands in pollination. Amerind Publishing, New Delhi.
- Waser, N.M. 2006. Specialization and generalization in plant-pollinator interactions: A historical perspective. Pp. 3-17. In Waser, N.M. & Ollerton, J. (eds.). Plant-pollinator interactions: From specialization to generalization. The University of Chicago Press, London.
- Waser, N.M.; Chittka, L.; Price, M.V.; Williams, N.M. & Ollerton, J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043-1060.
- Zapata, T.R. & Arroyo, M.T.K. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica* 10: 221-230.
- Zar, J.H. 1999. Biostatistical analysis. Prentice Hall, New Jersey.

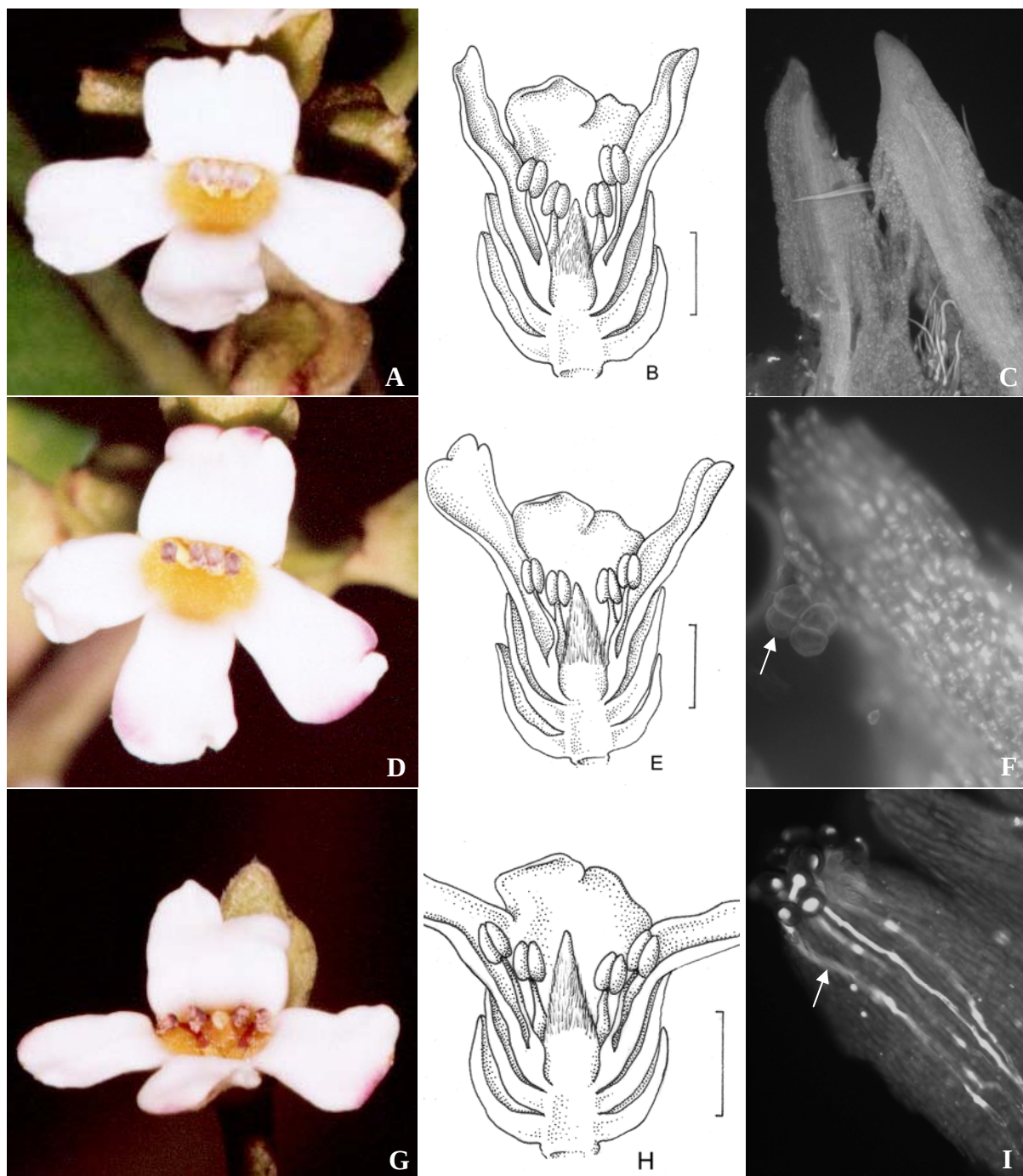
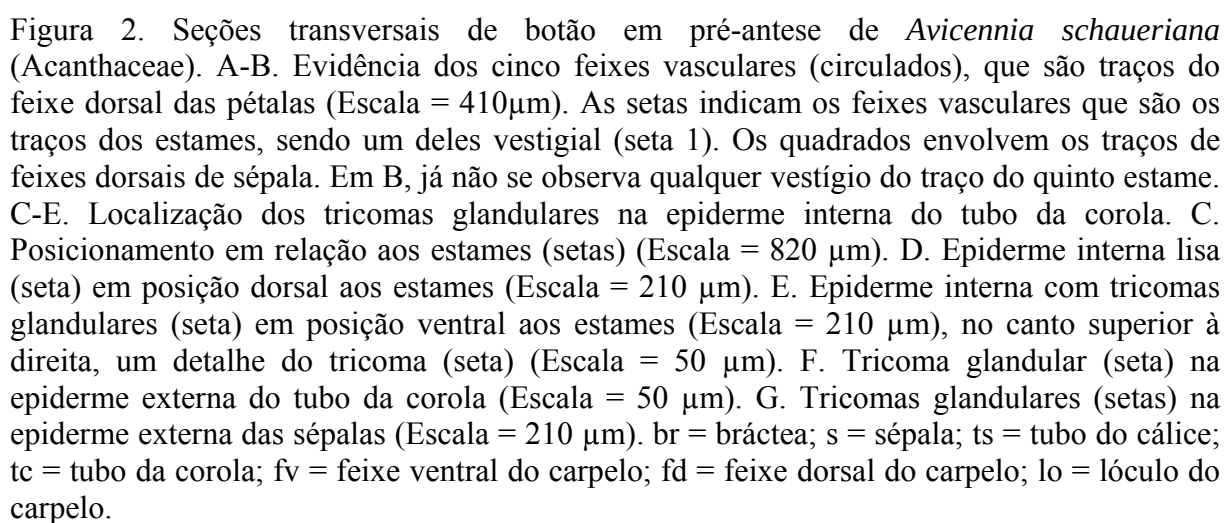


Figura 1. Estágios florais e receptividade do estigma de *Avicennia schaueriana* Moldenke (Acanthaceae), em área de manguezal no litoral norte de Pernambuco, Nordeste do Brasil. A-C. Primeiro dia de antese, não há grãos de pólen aderidos no estigma (C); D-F. Segundo dia de antese, há grãos de pólen (seta) aderidos ao estigma, mas não houve germinação do tubo polínico (F); G-I. Terceiro dia de antese, observa-se o crescimento do tubo polínico (seta) (I). Barra = 2 mm.



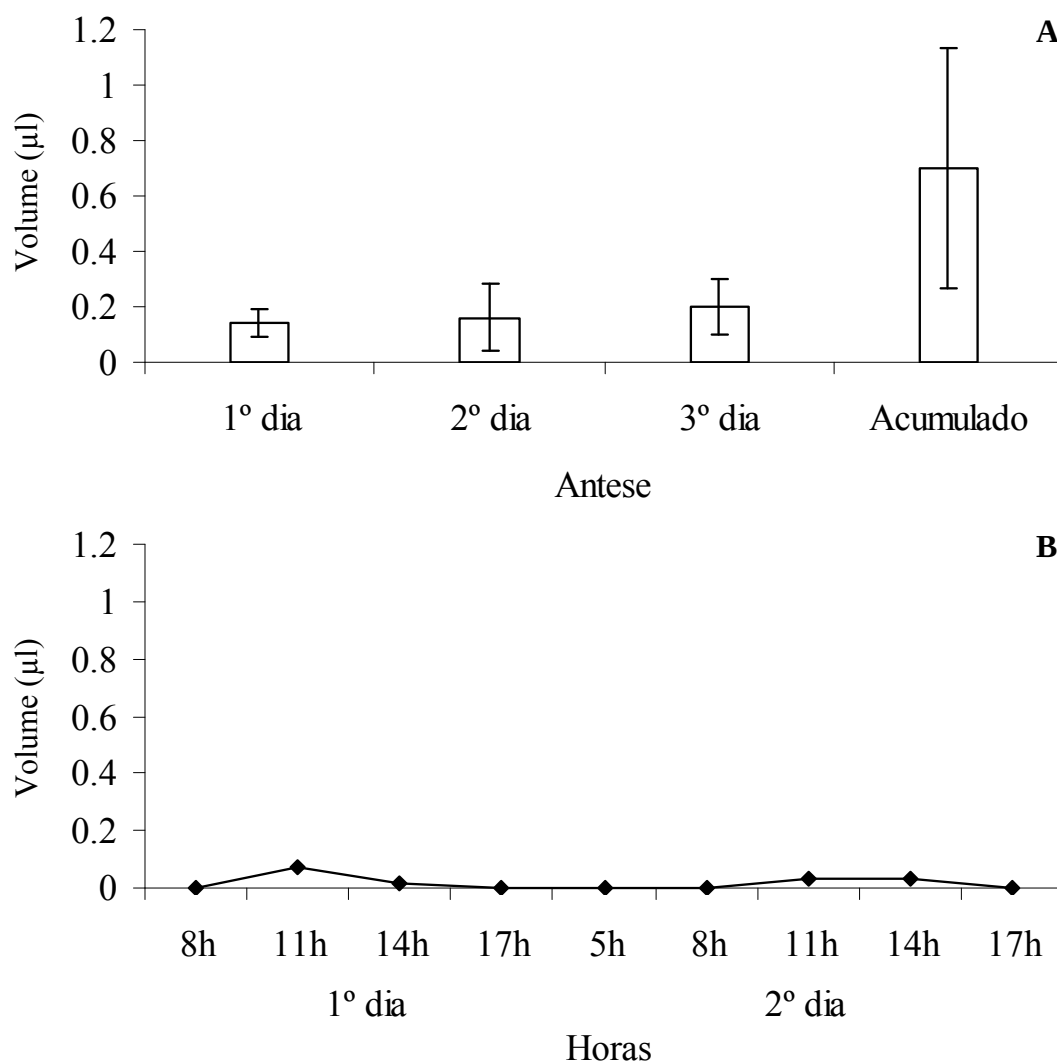


Figura 3. Volume de néctar em flores de *Avicennia schaueriana* Moldenke (Acanthaceae), em área de manguezal no litoral norte de Pernambuco, Nordeste do Brasil. A. Volume acumulado diariamente e ao final da antese. B. Produção de néctar a cada três horas após início da antese.

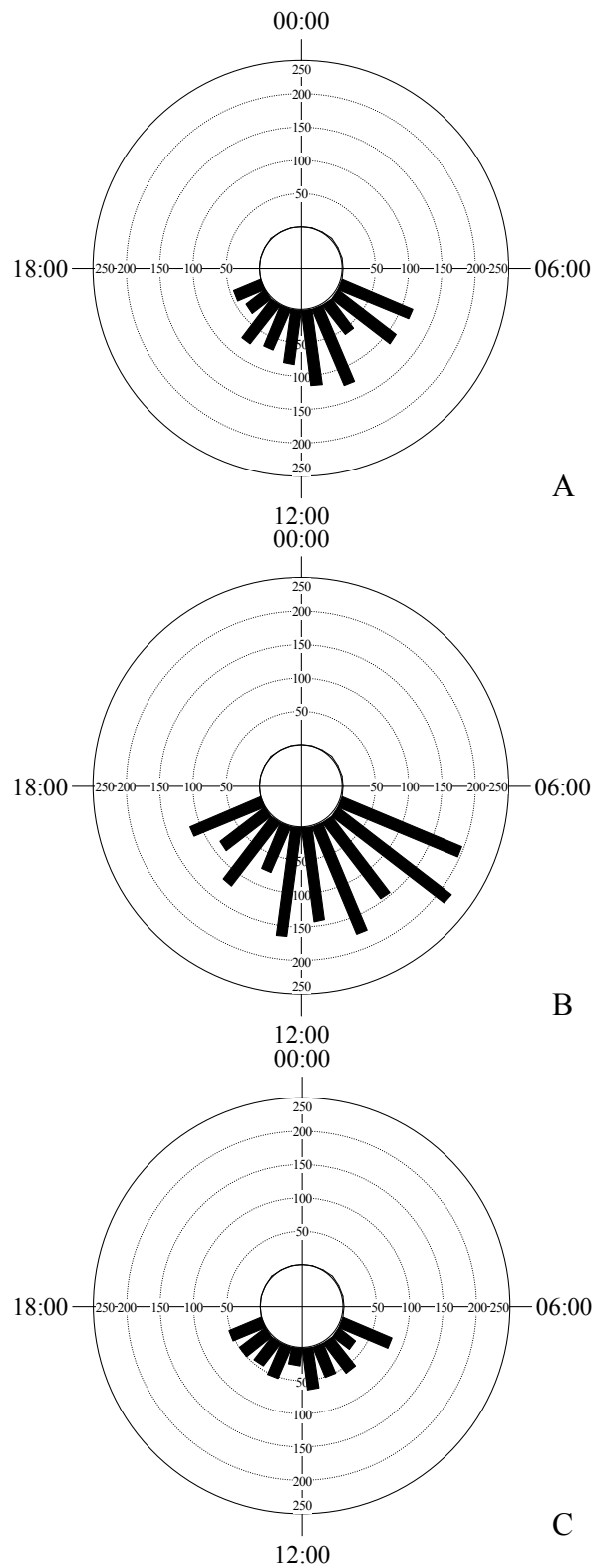


Figura 4. Distribuição das frequências de visitas entre 07:00 e 17:00 h no início (A), pico (B) e fim (C) de floração de *Avicennia schaueriana* (Acanthaceae), em uma área de manguezal no litoral norte de Pernambuco, Nordeste do Brasil.

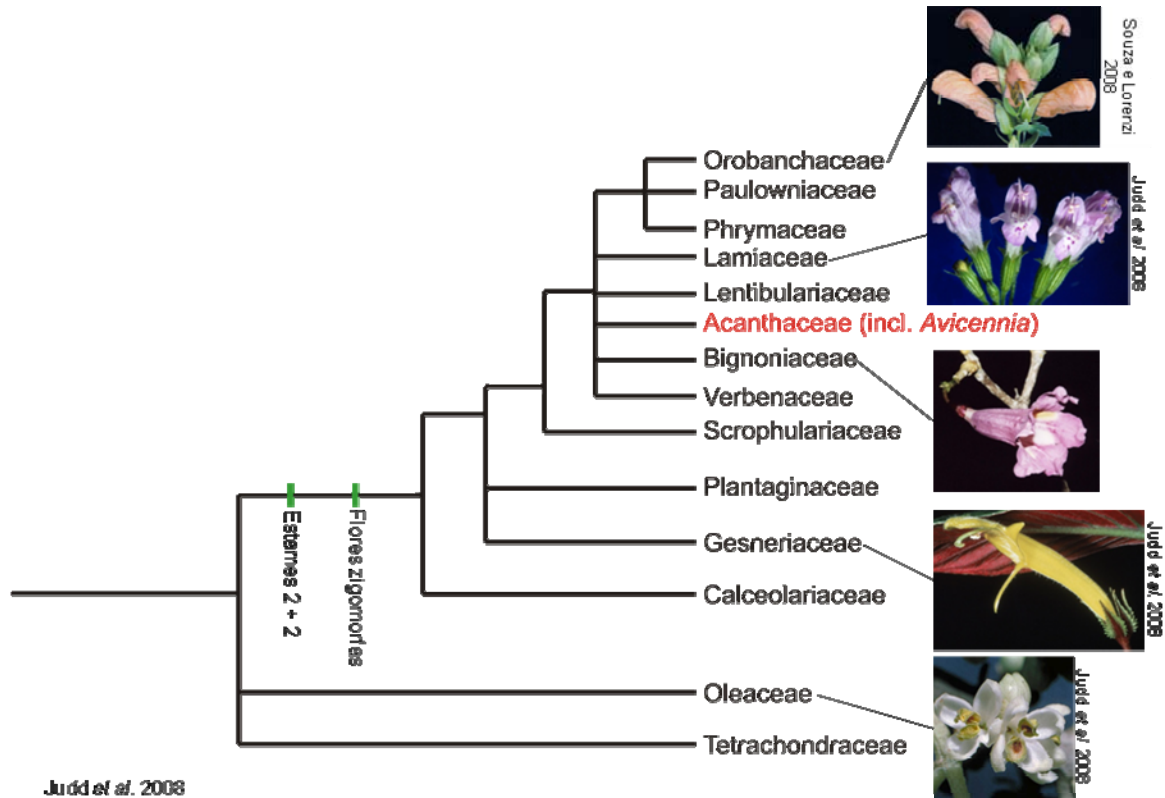
Tabela 1. Visitantes florais de *Avicennia schaueriana* Stapf & Leechman ex Moldenke (Acanthaceae), em área de manguezal no litoral norte de Pernambuco, Nordeste do Brasil. Po = polinizador; Pi = pilhador.

Visitantes florais	Comprimento do corpo (mm)	Classificação
Vespas		
Crabronidae		
<i>Tachytes</i> sp.	12	Po
<i>Lestica</i> sp.	9	Po
Sphecidae		
<i>Isodontia</i> sp.	18	Po
<i>Sceliphron</i> sp.	25	Po
Vespidae		
<i>Polistes lanio</i> Fabricius, 1775	18	Po
Sp1	>6, <17	Po
Sp2	>6, <17	Po
Sp3	<6	Pi
Moscas		
Calliphoridae		
Sp1	>6, <17	Po
Sp2	7	Po
Dolichopodidae		
<i>Pelastoneurus</i> sp.	3	Pi
Muscidae		
<i>Pachyceramyia</i> sp.	4	Pi
Sarcophagidae		
Sp1	6	Pi
Sp2	11	Po
Sp3	7	Po
Sp4	9	Po
Sp5	>6, <17	Po
Syrphidae		
<i>Palpada albifrons</i> Wiedemann, 1830	9	Po
Tabanidae		
<i>Tabanus obsoletus</i> Wiedemann, 1821	12	Po
Sp1 – sem família	>6, <17	Po
Abelhas		
Apidae		
<i>Apis mellifera</i> Linné 1758	10	Po
Halictidae – Sp1	>6, <17	Po
Borboletas		
Pi		
Mariposas		
Pi		

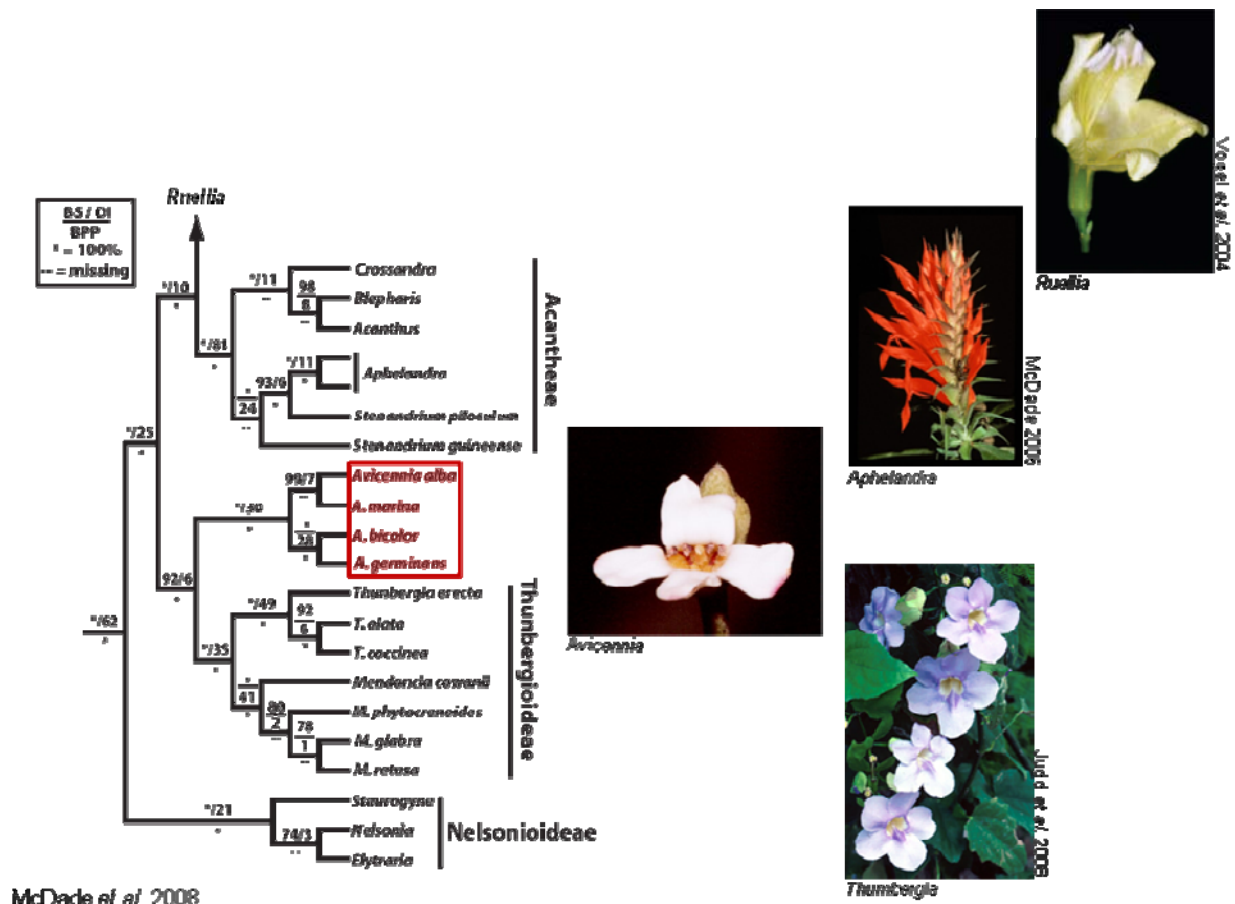
Tabela 2. Resultados das polinizações natural e controlada de *Avicennia schaueriana* Stapf & Leechman ex Moldenke (Acanthaceae), em área de manguezal no litoral norte de Pernambuco, Nordeste do Brasil. ISI = índice de auto-incompatibilidade. Letras sobrescritas iguais indicam que não houve diferença significativa.

Tratamentos	Flores	Frutos	Sucesso (%)
Autopolinização espontânea	50	0	0
Autopolinização manual	34	10	29.41 ^a
Polinização cruzada	26	11	42.31 ^a
Polinização natural	100	39	39 ^a
ISI			0,7
Eficácia reprodutiva			0,92

Apêndice I. Relações filogenéticas da ordem Lamiales (cladograma retirado de Judd *et al.* 2008). O grupo irmão, a família Oleaceae, é composto por espécies que apresentam flores actinomorfas brancas e sistema de polinização generalista (foto abaixo), enquanto as demais famílias da ordem Lamiales apresentam flores zigomorfas coloridas e sistema de polinização especialista (demais fotos), sendo considerados estados derivados para a ordem.



Apêndice II. Relações filogenéticas da família Acanthaceae, mostrando a posição do gênero *Avicennia* (cladograma retirado de McDade *et al.* 2008). A família apresenta espécies com flores zigomorfas, sendo as mais basais com coloração vistosa e sistema de polinização especialista (fotos *Thumbergia* e *Aphelandra*). *Ruellia*, um gênero mais derivado, apresenta algumas espécies com flores brancas e polinização especialista, indicando que a perda de pigmentação é um estado derivado. O gênero *Avicennia*, que junto com *Thumbergioideae* forma o grupo irmão de *Acantheae*, possui espécies com flores zigomorfas brancas e polinização generalista. Nesse contexto, a coloração branca e o sistema de polinização generalista de *Avicennia* podem ser considerados estados derivados.



Variação populacional no sistema sexual e de polinização de duas espécies de Combretaceae ocorrentes em vegetação de manguezal no Nordeste do Brasil

Variação populacional no sistema sexual e sistema de polinização de duas espécies de
Combretaceae ocorrentes em vegetação de manguezal no Brasil

Tarcila de Lima Nadia¹ & Isabel Cristina Machado²

¹Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco

²Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco

Nadia & Machado Sistema sexual e polinização em Combretaceae

Palavras-chave: *Laguncularia*, *Conocarpus*, ginodioicia, andromonoicia, mangue

Resumo: As Angiospermas apresentam grande diversidade de sistemas sexuais, envolvendo flores hermafroditas e unissexuais. Essa variedade de estratégias reprodutivas pode estar relacionada com o mecanismo de polinização de cada espécie. Já é conhecida divergência sexual em *Laguncularia racemosa* com populações hermafroditas e androdioicas, enquanto há registros de dioicia para *Conocarpus erectus*. No entanto, populações dessas espécies no litoral norte do estado de Pernambuco, Brasil, apresentam frutos em todos os indivíduos descartando as possibilidades de androdioicia e dioicia. Portanto, objetivou-se investigar o sistema sexual de *L. racemosa* e *C. erectus* no norte do estado de Pernambuco, relacionando com o sistema de polinização das espécies. A população estudada de *Laguncularia racemosa* comportou-se como ginodióica e a de *C. erectus* como andromonóica, apresentando também protoginia. Ambas as espécies foram generalistas, sendo polinizadas por diversos grupos de insetos. Há partilha de polinizadores entre as espécies e a eficácia reprodutiva foi alta, possivelmente resultado do fato de ambas serem autocompatíveis e autógamas. Entretanto, o sucesso reprodutivo foi maior na presença dos polinizadores. O comportamento de forrageamento, com visitas a várias flores no mesmo indivíduo, aumentaria as taxas de geitonogamia, no entanto, a ginodioicia e a andromonoicia associada à protoginia minimizam as autopolinizações, o que pode favorecer a manutenção destes sistemas.

Introdução

A maioria das espécies de Angiospermas possui flores hermafroditas, o que implica na possível ocorrência de autopolinização e interferência entre as funções sexuais (Bawa 1974; Proctor *et al.* 1996; Harder *et al.* 2000). Auto-incompatibilidade é um mecanismo comumente desenvolvido por algumas espécies para prevenir a autofecundação, porém que ainda permite a interferência das funções sexuais dentro de uma flor (Proctor *et al.* 1996; Harder *et al.* 2000). A separação sexual espacial, resultando em flores unissexuais, obriga a transferência de pólen entre diferentes flores, forçando a fecundação cruzada (Lloyd 1972). No entanto, quando flores estaminadas e pistiladas estão no mesmo indivíduo, caracterizando a monoicia, há possibilidade ainda de geitonogamia, resultando em autofecundação (Proctor *et al.* 1996). A dioicia, produção de flores unissexuais em indivíduos distintos, é a condição em que não há possibilidade de autogamia, sendo obrigatória a fecundação cruzada, o que representa vantagem para a reprodução sexuada e fluxo gênico nas plantas (Bawa 1974, Proctor *et al.* 1996; Richards 1997).

A dioicia tem se desenvolvido a partir do hermafroditismo, podendo haver pelo menos duas condições intermediárias, ginodioicia e monoicia (Lloyd 1972; Proctor *et al.* 1996; Barret 2002; Ashman 2006). Na ginodioicia, há presença de plantas pistiladas e hermafroditas e esse sistema se estabelece quando as plantas femininas produzem maior número de sementes de melhor qualidade em relação às hermafroditas, como resultado da polinização cruzada obrigatória, e a taxa de depressão endogâmica nas hermafroditas é alta (Proctor *et al.* 1996; Richards 1997; Ashman 2006). Por sua vez, a monoicia também apresenta variações, como ginomonoicia (flores pistiladas e hermafroditas no mesmo indivíduo) e andromonoicia (flores estaminadas e hermafroditas no mesmo indivíduo), sendo esta última mais comum (Bawa *et al.* 1985; Bullock 1985; Traveset 1999; Machado *et al.* 2006).

Essa alta diversidade de sistemas sexuais nas Angiospermas pode ser resultado das adaptações a determinado sistema de polinização ou da influência de estresse ambiental, tais como disponibilidade de água e nutrientes (Harder & Barrett 1996; Ashman 2006). O comportamento dos polinizadores pode influenciar a escolha reprodutiva das plantas de duas maneiras: serviço de polinização insuficiente e serviço de polinização de baixa qualidade (Harder & Barrett 1996). Quando os polinizadores depositam pólen inadequado no estigma das flores (baixa qualidade na polinização), o desenvolvimento de flores pistiladas torna-se vantajoso, pois estas recebem pólen de forma mais eficiente em relação às hermafroditas (Harder & Barrett 1996; Ashman 2006). Em contrapartida, o aumento de flores estaminadas

torna-se vantajoso quando a atratividade floral aumenta e, combinado com algum outro fator (auto-incompatibilidade ou dicogamia), a taxa de polinizações cruzadas torna-se mais elevada (Primack & Lloyd 1980).

A família Combretaceae possui entre 400 e 500 espécies em 20 gêneros com distribuição pantropical, apresentando flores geralmente bissexuadas ou raramente unissexuadas (Souza & Lorenzi 2008; Judd *et al.* 2008). Duas espécies dessa família, *Laguncularia racemosa* e *Conocarpus erectus*, são típicas dos manguezais ocidentais, que envolve as costas leste e oeste da América e a costa oeste da África. Os dois gêneros apresentam flores unissexuais (Tomlinson 1994), entretanto, cada espécie adota um sistema sexual distinto, havendo registros de androdioicia e hermafroditismo para *L. racemosa* e apenas de dioicia para *C. erectus*, sendo os indivíduos estaminados claramente distinguíveis (Tomlinson 1994; Landry & Rathcke 2007; Judd *et al.* 2008). A manutenção da androdioicia em *L. racemosa*, na Flórida, Estados Unidos, parece estar relacionada ao comportamento de forrageio dos polinizadores e à alta depressão endogâmica das flores hermafroditas (Landry & Rathcke 2007). Para *C. erectus*, não há estudos que relacione o seu sistema sexual com o comportamento de seus polinizadores.

Observações pessoais prévias evidenciaram que, em uma comunidade de mangue no litoral norte do Estado de Pernambuco, Brasil, todos os indivíduos de *L. racemosa* e *C. erectus* possuíam frutos, não sendo distinguidos indivíduos masculinos. Talvez essas espécies estejam sob diferentes pressões seletivas, o que levou a desenvolver estratégias sexuais diferentes das já descritas. Portanto o objetivo do presente estudo foi determinar o sistema sexual de *L. racemosa* e *C. erectus* no litoral norte do Estado de Pernambuco, e relacionar com a biologia da polinização e reprodutiva dessas espécies.

Material e métodos

Local de estudo e espécies estudadas

As observações de campo foram feitas em uma área de manguezal no município de Goiana, litoral norte do Estado de Pernambuco, Nordeste do Brasil (7°40'39,8"S e 34°50'21,8"W), onde é possível distinguir duas estações, a seca, que se estende de setembro a janeiro com precipitação mensal menor que 100 mm, e a chuvosa, de fevereiro a agosto. A precipitação média anual é de 2053 mm e as temperaturas médias máxima e mínima são 29,9 °C e 21,9 °C, respectivamente.

Laguncularia racemosa é uma espécie arbustiva ou arbórea, com distribuição neotropical e ao longo da costa oeste da África (Landry & Rathcke 2007). Considerada como mangue verdadeiro, por apresentar viviparidade e pneumatóforos, habita principalmente as margens da comunidade de mangue em direção ao continente (Tomlinson 1994). Na área de estudo, *L. racemosa* ocupa a região mais próxima da área de transição mangue terra firme. Suas flores são sésseis, dispostas em racemos terminais (Tomlinson 1994). Sua floração é irregular, havendo picos nas estações seca e chuvosa no local de estudo, enquanto a frutificação ocorre no período chuvoso (Nadia *et al.*, dados não publicados).

Conocarpus erectus é uma espécie arbustiva, ocorrendo na América do Sul, América Central e sul dos Estados Unidos, sendo considerada como mangue associado, pois não apresenta características peculiares de mangue verdadeiro e ocupa apenas regiões de transição mangue terra firme (Tomlinson 1994; Kathiresan & Bingham 2001). Suas flores estão agrupadas em glomérulos, que estão organizados em panículas terminais (Tomlinson 1994). A floração ocorre principalmente na estação chuvosa, havendo sobreposição com a floração de *L. racemosa* nos meses de março a junho, enquanto o pico de frutificação ocorre na estação seca (Nadia *et al.*, dados não publicados).

Biologia floral e polinização

Botões em pré-antese e flores de *L. racemosa* e *C. erectus* foram coletados e fixados em etanol 70% para análise da morfologia floral e expressão sexual em laboratório sob estereomicroscópio. Os botões em pré-antese foram analisados quanto ao número de peças florais e à presença de grãos de pólen viáveis nas anteras e de óvulos para determinação do sistema sexual das espécies. Para *L. racemosa*, foram utilizados 100 botões de dez indivíduos diferentes, enquanto para *C. erectus*, foram utilizados sete inflorescências de sete indivíduos diferentes, totalizando 296 botões. A presença de grãos potencialmente viáveis foi observada através da coloração dos grãos de pólen com carmim acético 2% (Radford *et al.* 1974).

Outros botões (n=10, em cinco indivíduos) de *L. racemosa* e inflorescências de *C. erectus* (n=10, em cinco indivíduos) em pré-antese foram marcados e acompanhados quanto ao horário de abertura das flores e sequência de antese. A receptividade do estigma foi testada utilizando solução 0,25% de permanganato de potássio (KMnO₄) (Robinson 1924).

O volume de néctar produzido em flores previamente ensacadas de seis indivíduos de *L. racemosa* foi medido com microseringa 5 µl (Hamilton®) no final de cada dia de antese (n=13), obtendo-se o volume acumulado diário, e ao final da antese (n=13), obtendo-se o volume total acumulado. Não foi possível determinar a concentração de açúcares no néctar de

L. racemosa nem o volume e concentração de açúcares no néctar de *C. erectus* devido à pequena quantidade produzida. Flores (n=30) de dez indivíduos de *L. racemosa* e inflorescências (n=10) de dez indivíduos de *C. erectus* foram colocados em distintos recipientes de vidro, os quais foram hermeticamente fechados e abertos após 30 min. para verificar a emissão de odor (Dafni *et al.* 2005).

Os visitantes florais das duas espécies foram observados quanto ao seu comportamento e frequência de visitas, identificando-se o recurso floral coletado e o resultado da visita, se polinização ou pilhagem. As observações referentes à frequência de visitas foram feitas em um indivíduo focal de cada espécie no período de 10 horas consecutivas, durante os respectivos picos de floração. Os insetos visitantes foram capturados e montados a seco para identificação por especialistas, sendo posteriormente depositados na coleção entomológica do Laboratório de Biologia Floral e Reprodutiva, da Universidade Federal de Pernambuco.

Sistema reprodutivo

Flores de *L. racemosa* (n=47) e inflorescências de *C. erectus* (n=102) foram marcadas e deixadas livres para verificar a formação de frutos sob condições naturais. A formação espontânea de frutos foi testada marcando e ensacando botões (n=56) e inflorescências (n=66) em pré-antese, os quais foram acompanhados até a senescência floral ou formação do fruto. Foi realizado ainda o teste de agamospermia em 30 flores de *L. racemosa*, emasculando e ensacando os botões em pré-antese. O índice de auto-incompatibilidade (ISI) foi calculado para as duas espécies a partir da razão entre a porcentagem de frutos formados através de autopolinizações manuais e a porcentagem de frutos formados por meio de polinizações cruzadas manuais (*sensu* Bullock 1985). As autopolinizações manuais foram feitas em 47 flores de diferentes indivíduos previamente ensacadas de *L. racemosa* e em 37 inflorescências previamente ensacadas de *C. erectus*, sendo autopolinizadas todas as flores hermafroditas de cada glomérulo. Para a polinização cruzada manual foram utilizadas 49 flores de *L. racemosa* e 35 inflorescências de *C. erectus* previamente ensacadas. As polinizações foram feitas utilizando grãos de pólen de indivíduos que distavam mais de 50 m do receptor. A eficácia reprodutiva foi calculada pela razão entre a porcentagem de frutos formados sob condições naturais e a porcentagem de frutos formados a partir de polinizações cruzadas manuais, sendo um indicativo da eficiência dos polinizadores (Zapata & Arroyo 1978).

Resultados

Biologia floral e polinização

A maioria (81%) das flores de *Laguncularia racemosa* da população estudada é pentâmera, com cinco sépalas e cinco pétalas que se alternam e androceu composto por dez estames organizados em dois verticilos (Tabela 1). O ovário é ínfero, unilocular, geralmente com dois óvulos pêndulos, apresentando um estilete e estigma globoso. No entanto, algumas flores são tetrâmeras (19%), com quatro sépalas e quatro pétalas, apresentando oito estames e gineceu semelhante às flores pentâmeras. Poucas flores (6%) apresentaram nove estames, enquanto outras (4%) apresentaram apenas um óvulo, independente de ser pentâmera ou tetrâmera.

Foi encontrada variação no número de estames com grãos de pólen viáveis desde 100% (todos os estames funcionais), até 0% (nenhum estame funcional), sendo a flor, neste caso, funcionalmente feminina (Fig. 1A). Apenas um indivíduo (10%) apresentou todas as suas flores funcionalmente femininas, enquanto 50% dos indivíduos apresentaram a maioria das flores (de 80-100%) com mais de 70% dos estames funcionais e também pistilos funcionais e os demais apresentaram estágios intermediários (Fig. 1B).

Em *Conocarpus erectus* as flores da população estudada estão agrupadas em densos glomérulos, os quais possuem em média 51 ± 8 flores cada. As flores são pentâmeras monoclamídeas, com o número de estames variando de 3 a 8, a maioria (45%) apresentou cinco estames (Tabela 1). O ovário é ínfero, unilocular, com estilete e estigma únicos, e o número de óvulos variou de 0 a 2. Cerca de 46% das flores possuíam 1 óvulo e 42% não tinham óvulos, sendo funcionalmente masculinas, não havendo relação entre o número de estames e o número de óvulos por flor (Fig 2). Todos esses tipos florais foram registrados no mesmo glomérulo.

A antese de ambas as espécies teve início às 05:00 h e durou cerca de dois a três dias, estando o estigma receptivo durante todo este período. Em *L. racemosa*, os estames estavam deiscentes e se encontravam mais ao centro da flor desde o primeiro dia de antese, tornando-se mais afastados no segundo dia, enquanto em *C. erectus* os estames permaneciam flexionados no interior do cálice e, a partir do segundo dia, eles tornavam-se eretos, expondo os grãos de pólen. A sequência de abertura das flores dentro do glomérulo em *C. erectus* ocorria da base para o ápice, estando todas as flores abertas no terceiro dia de antese. O volume de néctar produzido pelas flores de *L. racemosa* foi menor que 0,1 µl tanto ao final da

antese como ao final de cada dia de antese (Tabela 1). As flores de ambas as espécies emitiram odor adocicado.

As flores de *L. racemosa* e *C. erectus* foram visitadas por 12 e 27 espécies de insetos, respectivamente, incluindo moscas, vespas, abelhas, borboletas e mariposas diurnas (Tabela 2). Todos os visitantes florais pousavam nas flores individuais de *L. racemosa* ou no glomérulo de *C. erectus* e tomavam néctar, contatando as estruturas reprodutivas das flores, atuando como polinizadores (Fig. 3). As moscas foram os visitantes mais freqüentes, sendo *Palpada albifrons* responsável por 47% e 71% do total de visitas em *L. racemosa* e *C. erectus*, respectivamente (Fig. 4). As borboletas e mariposas foram o segundo grupo de polinizadores mais freqüentes em *C. erectus*, enquanto que abelhas da família Halictidae, foram mais freqüentes em *L. racemosa* (Fig. 4). Em contrapartida, as abelhas apresentaram a menor freqüência de visitas em *C. erectus*, e as borboletas e mariposas foram as menos freqüentes em *L. racemosa*. O horário de maior freqüência de visitas foi entre 07:00 h e 11:00 h em *L. racemosa* e entre 07:00 e 14:00 em *C. erectus* (Fig. 5). *Palpada albifrons* apresentou comportamento antagonístico intra e interespecífico. Essa mosca visitava várias flores do mesmo indivíduo por rota de forrageamento em *L. racemosa*, semelhante às espécies de Halictidae. Em *C. erectus*, todos os visitantes, ao pousarem no glomérulo para tomar néctar, inseriam sua probóscide em várias flores do mesmo glomérulo.

Sistema reprodutivo

Os resultados do sistema reprodutivo de *L. racemosa* e *C. erectus* estão descritos na Tabela 3. Ambas as espécies formaram frutos a partir da autopolinização espontânea, no entanto o sucesso reprodutivo foi bem menor em relação à formação de frutos sob condições naturais (Tabela 3). Além disso, os frutos de *L. racemosa* oriundos da autopolinização espontânea não alcançaram o estágio de maturação. Não houve diferença significativa entre os tratamentos de autopolinização manual e polinização cruzada. O valor do ISI para *L. racemosa* foi bastante baixo, ao contrário de *C. erectus*, enquanto que a eficácia reprodutiva foi bastante elevada para ambas as espécies (Tabela 3).

Discussão

A tendência para ginodioicia apresentada por *Laguncularia racemosa* na população do litoral norte de Pernambuco difere das populações dessa mesma espécie na Flórida, que foram hermafroditas ou androdióicas (Landry & Rathcke 2007). É possível que essa tendência à

ginodioicia em *L. racemosa* tenha se desenvolvido a partir do hermafroditismo, uma vez que a maioria das espécies da família Combretaceae é hermafrodita (Souza & Lorenzi 2008; Judd *et al.* 2008) e vários trabalhos na literatura apontam para esse caminho evolutivo (Barret 2002). A ginodioicia também pode indicar um estágio intermediário para uma dioicia completa, que posteriormente pode-se desenvolver para a androdioicia (Richards 1997). Diferença no sistema sexual entre populações intra-específica também foi registrada para *Clusia nemorosa* G. Mey. (Clusiaceae), que apresentou populações ginodióicas e dióicas, sendo proposto esse mesmo caminho evolutivo (Lopes & Machado 1998).

No caso de *Conocarpus erectus*, foi constatado o primeiro registro de andromonoicia, uma vez que havia apenas registros de dioicia para a espécie (Tomlinson 1994, Judd *et al.* 2008). Além disso, a protoginia das flores hermafroditas, fenômeno comum para a família, associado com o seu sistema sexual, favorece a polinização cruzada (Judd *et al.* 2008). A presença de flores masculinas pode estar associada ao aumento da atratividade da inflorescência e diminui as chances de geitonogamia, o que favorece a manutenção desse sistema na população (Harder & Barret 1996).

Devido ao grande número de polinizadores de diferentes taxa que visitam *L. racemosa* e *C. erectus*, essas espécies foram consideradas generalistas. Apesar da grande quantidade de visitantes florais que são partilhados entre as duas espécies, a eficácia reprodutiva foi bastante elevada, sugerindo alta eficiência dos polinizadores (Zapata & Arroyo 1978), que pode ser explicada pela divergência na frequência de visitas de alguns grupos de polinizadores entre as duas espécies. A mosca *Palpada albifrons* foi o visitante mais freqüente em ambas as espécies, sendo, portanto, a principal polinizadora. Contudo, os demais grupos de polinizadores diferiram quanto ao percentual de visitas, sendo abelhas mais freqüentes em flores de *L. racemosa* e borboletas em flores de *C. erectus*. Além disso, a sobreposição do período de floração das duas espécies é apenas parcial, não havendo sobreposição durante o pico de floração (Nadia *et al.* dados não publicados), fato que também explicaria a alta eficiência de polinizadores mesmo com partilha. Ainda, o fato das duas espécies florescerem concomitantemente pode ter um efeito potencializador na atração visual para os polinizadores aumentando conseqüentemente o sucesso reprodutivo das espécies envolvidas, processo conhecido por facilitação (Boulter *et al.* 2006).

O comportamento similar dos polinizadores em *L. racemosa* e *C. erectus* pode atuar no aumento da taxa de geitonogamia, uma vez que visitam várias flores do mesmo indivíduo. No entanto, o desenvolvimento da ginodioicia em *L. racemosa* e da andromonoicia associada à protoginia em *C. erectus* minimiza as chances de geitonogamia (Primack & Lloyd 1980;

Harder & Barrett 1996; Ashman 2006). No primeiro caso, visitas a várias flores de um indivíduo feminino maximizam a polinização cruzada, uma vez que as flores pistiladas obrigatoriamente recebem pólen de outros indivíduos (Harder & Barrett 1996; Ashman 2006). Enquanto no segundo caso, a adição de flores estaminadas aumenta a doação de pólen e consecutivamente as chances de polinização cruzada, uma vez que as flores hermafroditas são protogínicas (Primack & Lloyd 1980).

Os valores do ISI (*sensu* Bullock 1985) indicam que tanto *L. racemosa* como *C. erectus* são autocompatíveis, sendo um padrão comum tanto para as espécies de mangue, que são consideradas colonizadoras (Tomlinson 1994), como para as ginodióicas (Richards 1997), como é o caso de *L. racemosa*. Ambas as espécies também são autogâmicas, que garante a produção de frutos na ausência de polinizadores, o que poderia ser favorável para espécies colonizadoras. No entanto, há poucos registros de autogamia para espécies de mangue (ver Capítulo 1). Contudo, o maior percentual de frutos formados sob condições naturais evidencia o importante papel dos polinizadores no sucesso reprodutivo dessas espécies.

Em resumo, *Laguncularia racemosa* e *Conocarpus erectus*, mesmo sendo espécies filogeneticamente relacionadas, possuindo em sua maioria os mesmos grupos de polinizadores com comportamento de forrageamento semelhante, divergiram nas suas estratégias sexuais. Talvez, nesse caso, o mecanismo de polinização não esteja exercendo força seletiva sobre o sistema sexual dessas espécies, que mostrou divergência intra-específica, havendo registros de populações ginodióica (este trabalho), hermafrodita e androdioica (Landry & Rathcke 2007) para *L. racemosa* e andromonóica (este trabalho) e dióica (Tomlinson 1994; Judd *et al.* 2008) para *C. erectus*. Portanto, para elucidar a diversidade sexual dessas espécies seria interessante investigar as relações genéticas entre as populações dentro e entre espécies da família, uma vez que trabalhos com este enfoque são escassos para Combretaceae.

Agradecimentos

À MSc. Kelaine de Miranda Demétrio (UFPE) e à Dra. Ana Virginia Leite UFRPE) pela ajuda nas atividades de campo, ao MSc. Carlos Eduardo (UFPE) pela identificação de uma das espécies de borboleta, à CAPES pela bolsa de doutorado concedida à primeira autora e ao CNPq pela bolsa de produtividade em pesquisa concedida à segunda autora.

Referências bibliográficas

- Ashman TL 2006 The evolution of separate sexes: a focus on the ecological context. Pages 204-222 in LD Harder, SCH Barrett, eds. Ecology and evolution of flowers. Oxford University Press, New York.
- Barret SCH 2002 The evolution of plant sexual diversity. Nature 3:274-284.
- Bawa KS 1974 Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. Evolution 28:85-92.
- Bawa KS, DR Perry, JH Beach 1985 Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. American Journal of Botany 72:331-345.
- Boulter SL, Kitching RL, Howlett BG 2006 Family, visitors and the weather: patterns of flowering in tropical rain forests of northern Australia. Journal of Ecology 94: 369-382.
- Bullock SH 1985 Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. Biotropica 17:287-301.
- Dafni A, PA Kevan, & BC Husband 2005 Practical pollination biology. Enviroquest, Cambridge.
- Harder LD, SCH Barrett 1996 Pollen dispersal and mating patterns in animal-pollinated plants. Pages 140-190 in DG Lloyd, SCH Barrett, eds. Floral biology. Chapman & Hall, New York.
- Harder LW, SCH Barrett, WW Cole 2000 The mating consequences of sexual segregation within inflorescences of flowering plants. Proc. R. Soc. Lond. B 267:315-320.
- Judd WS, CS Campbell, EA Kellogg, PF Stevens, MJ Donoghue 2008 Plant systematic: A phylogenetic approach. Sinauer Associates, Sunderland.
- Kathiresan K, BL Bingham 2001 Biology of mangroves and mangrove ecosystems. Advances in Marine Biology 40:81-251.
- Landry CL, BJ Rathcke 2007 Do inbreeding depression and relative male fitness explain the maintenance of androdioecy in white mangrove, *Laguncularia racemosa* (Combretaceae)? New Phytologist 176:891-901.
- Lloyd DG 1972 Breeding systems in *Cotula* L. (Compositae, Anthemideae). New Phytologist 71:1181-1194.
- Lopes AV, IC Machado 1998 Floral biology and reproductive ecology of *Clusia nemorosa* (Clusiaceae) in northeastern Brazil. Plant Systematics and Evolution 213:71-90.

- Machado IC, AV Lopes, M Sazima 2006 Plant sexual systems and a review of the breeding system studies in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. *Annals of Botany* 97:277-287.
- Primack RB, DG Lloyd 1980 Andromonoecy in the New Zealand montane shrub manuka, *Leptospermum scoparium* (Myrtaceae). *American Journal of Botany* 67:361-368.
- Proctor M, P Yeo, A Lack 1996 The natural history of pollination. Timber Press, Portland.
- Radford AE, WC Dickinson, JR Massey, CR Bell 1974 Vascular plant systematics. Harper & Row, New York.
- Richards AJ 1997 Plant breeding systems. George Allen & Unwin, London.
- Robinsohn I 1924 Die färbungsreaktion der narbe, stigmatochromie, als morpho-biologische Blütenuntersuchungsmethode. *Sitzungsberichten Akademischer Wissenschaft Wien, Mathematics, Abteilung* 133:180-213.
- Souza VC, H Lorenzi 2008 Botânica sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Fanerógamas nativas e exóticas no Brasil, baseado em APG II. Instituto Plantarum, Nova Odessa.
- Tomlinson PB 1994 The botany of mangroves. Cambridge University Press, New York.
- Traveset A 1999 Ecology of plant reproduction: mating systems and pollination. Pages 545-588 in FI Pugnaire, F Valladares, eds. *Handbook of functional plant ecology*. Marcel Dekker, Inc., New York.
- Zapata TR, MTK Arroyo 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica* 10: 221-230.

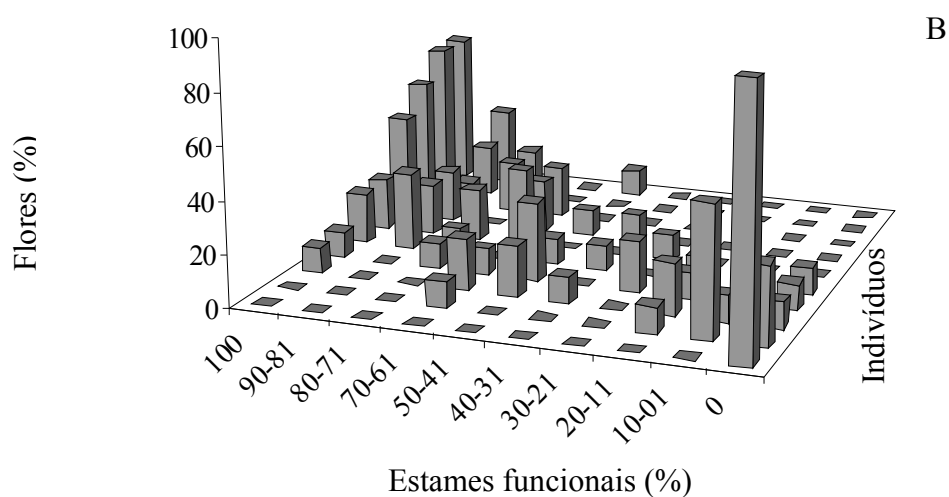
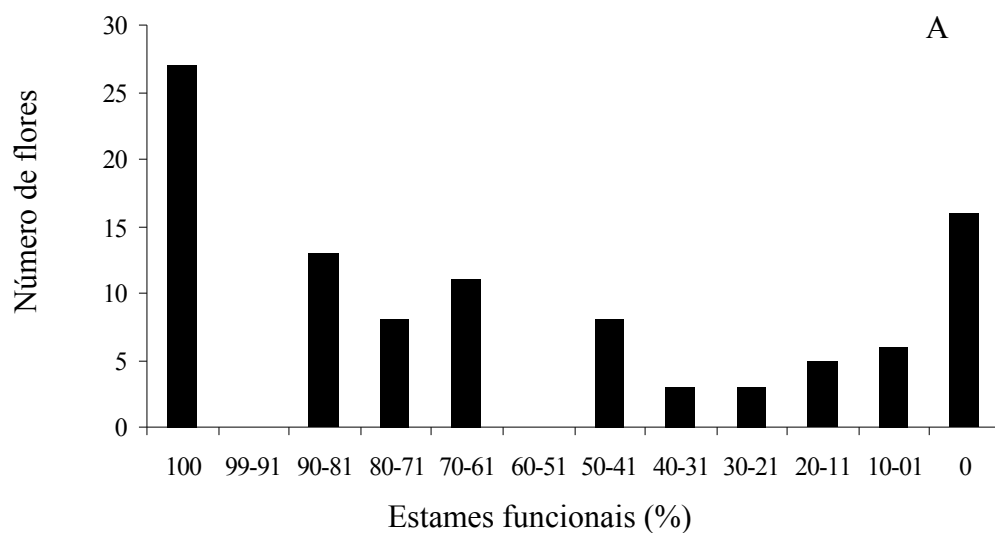


Figura 1. Percentual da expressão sexual masculina em flores (A) e indivíduos (B) de *Laguncularia racemosa* (Combretaceae), em área de manguezal no litoral norte de Pernambuco, Brasil.

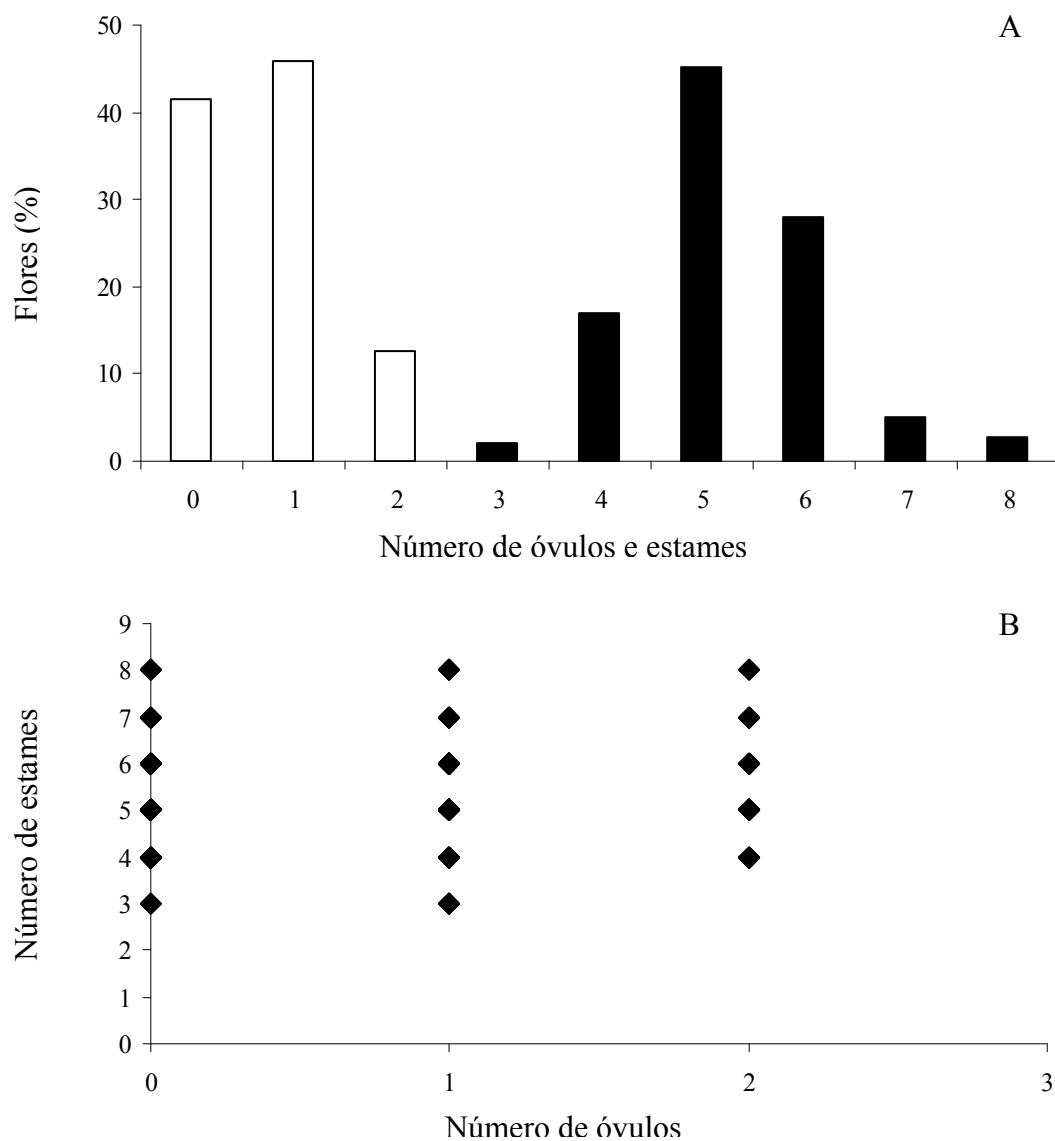


Figura 2. Expressão sexual masculina e feminina (A) e relação óvulos estames (B) em flores de *Conocarpus erectus* (Combretaceae), em uma área de manguezal no litoral norte de Pernambuco, Brasil. □ óvulos; ■ estames.

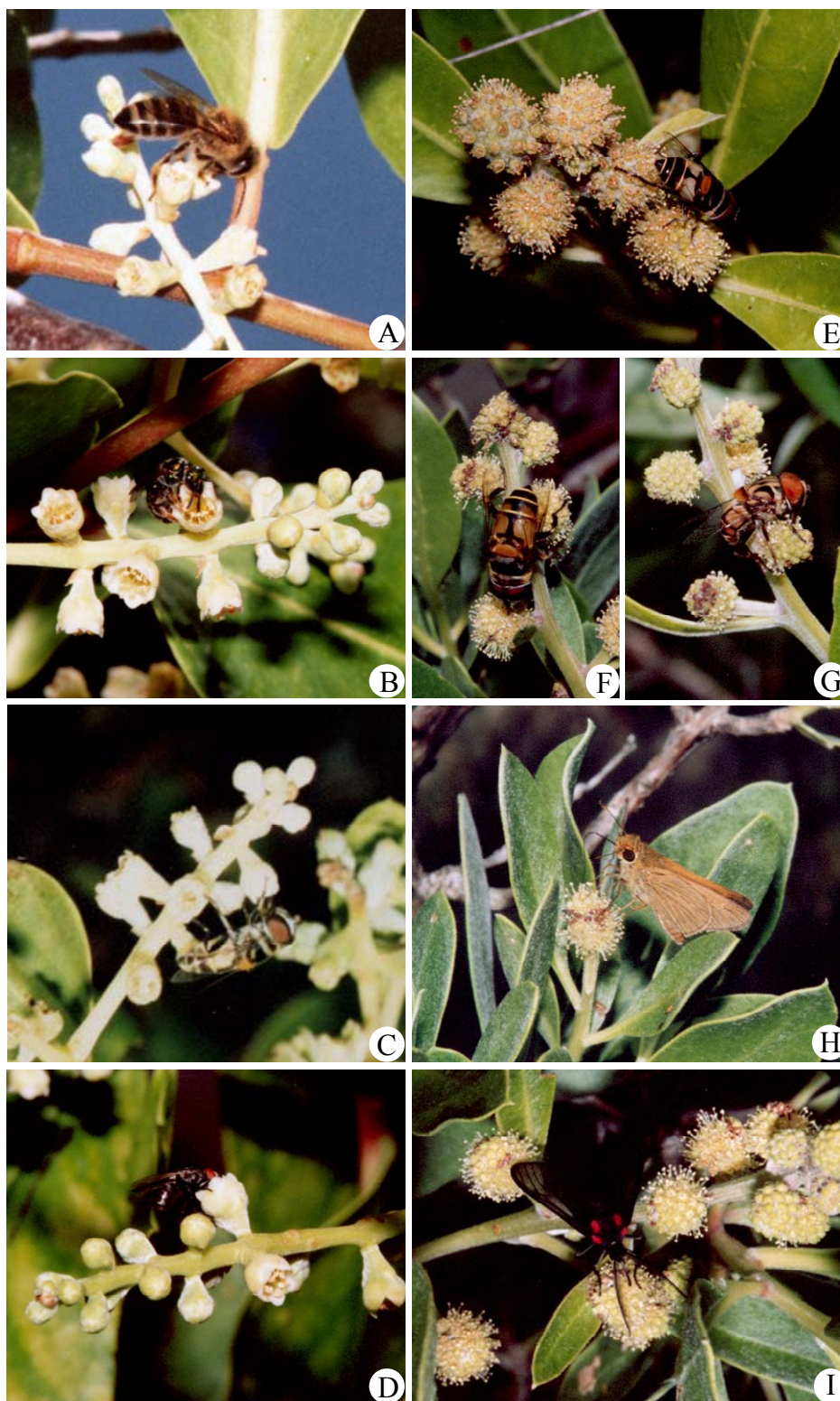


Figura 3. Polinizadores de *Laguncularia racemosa* (A-D) e *Conocarpus erectus* (E-I) (Combretaceae), em área de manguezal no litoral norte de Pernambuco, Brasil. A. *Apis mellifera* (Apidae); B. Espécie de Halictidae; C e E. *Palpada albifrons* (Syrphidae); D. Espécie de Sarcophagidae; F e G. Outras duas espécies de (Syrphidae); H. Espécie de Hesperiidae; I. Espécie de mariposa.

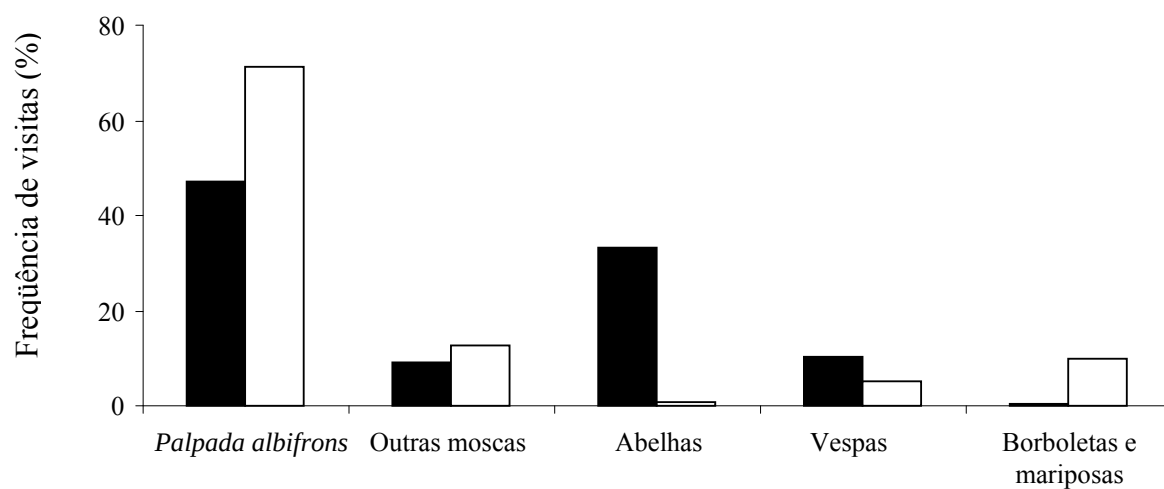


Figura 4. Percentual de visitas do principal polinizador e grupos de polinizadores em flores de *Laguncularia racemosa* (■) e *Conocarpus erectus* (□) (Combretaceae), em uma área de manguezal no litoral norte de Pernambuco, Brasil.

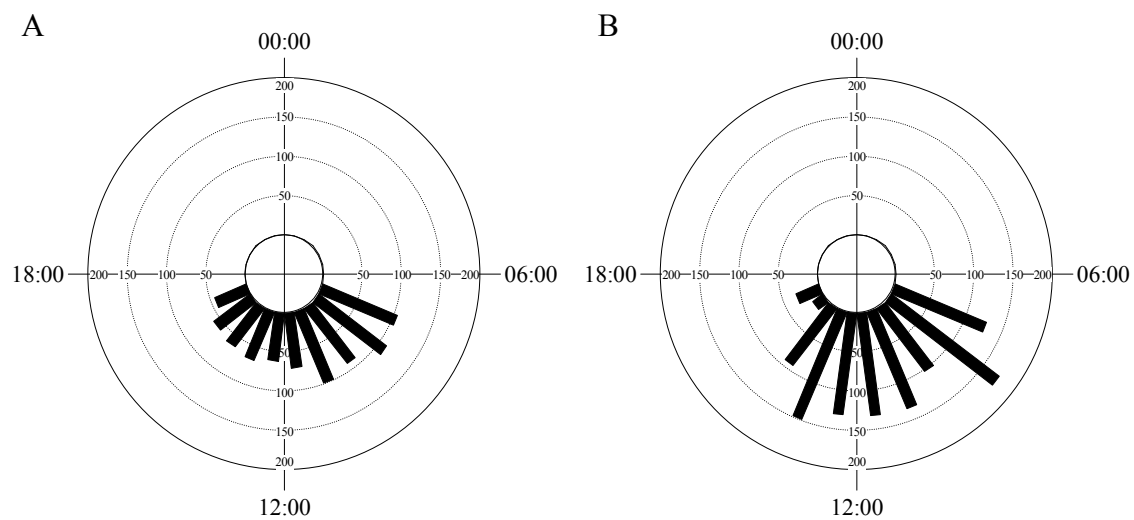


Figura 5. Frequência de visitas de todos os polinizadores de *Laguncularia racemosa* (A) e *Conocarpus erectus* (B) (Combretaceae) ao longo do dia, em uma área de manguezal no litoral norte de Pernambuco, Brasil.

Tabela 1. Caracteres florais de *Laguncularia racemosa* e *Conocarpus erectus* (Combretaceae), em área de manguezal no litoral norte de Pernambuco, Brasil.

Caracteres	<i>Laguncularia racemosa</i>	<i>Conocarpus erectus</i>
Inflorescência	Racemos	Glomérulo
Simetria	Actinomorfa	Actinomorfa
Cálice	Dialissépalo	Dialissépalo
Número de sépalas	5 ou 4	5
Corola	Dialipétala	Ausente
Número de pétalas	5 ou 4	-
Androceu	Diplostêmone	Oligo, iso ou polistêmone
Número de estames	10	3 a 8 ($\bar{x} = 5$)
Gineceu		
Ovário	Ífero	Ífero
Número de óvulos	1 ou 2	0, 1 ou 2
Antese	3 dias	3 dias
Dicogamia	Ausente	Protogínica
Recurso floral	Néctar (< 0,1 µl)	Néctar (?)

Tabela 2. Lista dos polinizadores de *Laguncularia racemosa* e *Conocarpus erectus* (Combretaceae), em área de manguezal no litoral norte de Pernambuco, Brasil. + polinizador; - não visitante.

Visitantes florais	<i>Laguncularia racemosa</i>	<i>Conocarpus erectus</i>
Abelhas		
Apidae		
<i>Apis mellifera</i>	+	-
<i>Xylocopa</i> sp.	-	+
Halictidae		
Sp. 1	+	+
Sp. 2	+	-
Sp. 3	+	+
Borboletas		
Hesperiidae	-	+
Nymphalidae		
<i>Junonia evarete</i>	-	+
Riodinidae	-	+
Sp. 1	+	+
Sp. 2	-	+
Sp. 3	-	+
Sp. 4	-	+
Mariposas		
Sp. 1	+	+
Sp. 2	-	+
Sp. 3	-	+
Moscas		
Calliphoridae		
Sp. 1	+	+
Sp. 2	-	+
Sarcophagidae		
Sp. 1	+	+
Sp. 2	+	+
Sp. 3	-	+
Syrphidae		
<i>Palpada albifrons</i>	+	+
Sp. 1	-	+
Sp. 2	-	+
Sp. 1	-	+
Sp. 2	-	+
Vespas		
Crabronidae		
<i>Lestica</i> sp.	-	+
Sp. 1	+	+
Sphecidae		
<i>Sceliphron</i> sp.	-	+
Vespidae		
<i>Brachygastra lecheguana</i>	+	+
<i>Polistes lanio</i>	+	+
Sp. 1	+	-
Sp. 2	-	+
Sp. 3	-	+

Tabela 3. Resultados dos tratamentos de polinizações controladas e controle de *Laguncularia racemosa* e *Conocarpus erectus* (Combretaceae) em uma área de manguezal no litoral norte de Pernambuco, Brasil. N em *L. racemosa* = flores; N em *C. erectus* = glomérulos. Letras sobrescritas diferentes na mesma coluna indicam diferença significativa ($p < 0,05$).

Tratamento	<i>Laguncularia racemosa</i>			<i>Conocarpus erectus</i>		
	N	Frutos	Sucesso (%)	N	Frutos	Sucesso (%)
Polinização natural	47	23	48,9 ^a	102	41	40,2 ^a
Autopolinização espontânea	56	3	5,4 ^b	66	7	10,6 ^b
Autopolinização manual	47	4	8,5 ^{b,c}	37	4	10,8 ^b
Polinização cruzada	49	12	24,5 ^{a,c}	35	3	8,6 ^b
Agamospermia	30	0	0	-	-	-
ISI			0,3			1,3
Eficácia reprodutiva			2,0			4,7

CONCLUSÕES

De acordo com o que foi apresentado, podemos traçar alguns padrões para as espécies de mangue do centro de diversidade ocidental. O padrão de floração bimodal para a comunidade, como resultado da diversidade de padrões fenológicos apresentados por cada espécie lenhosa que constitui a comunidade de mangue, sendo menos diverso em relação à frutificação, que apresentou padrão contínuo unimodal com pico na estação chuvosa. Esses padrões estão sendo moldados principalmente por fatores abióticos, como precipitação e temperatura, o que pode levar a futuras alterações de acordo com as alterações climáticas, sendo necessário, portanto, que haja continuidade nos estudos fenológicos em manguezais ocidentais, onde há pouco investimento nessa área.

Ao contrário da maioria das espécies anemófilas de outros ecossistemas, *Rhizophora mangle* tem um padrão contínuo de floração com pico na estação chuvosa. Pelo fato de o desenvolvimento do propágulo dessa espécie, até a sua dispersão, ter uma duração de nove a 12 meses, o pico de floração na estação chuvosa pode ser favorável para que a dispersão desses propágulos seja feita na estação chuvosa seguinte, uma vez que a espécie é hidrocórica. Mesmo havendo partilha de polinizadores entre *Avicennia schaueriana*, *Conocarpus erectus* e *Laguncularia racemosa*, que apresentaram sistema de polinização generalista, o padrão de floração dessas espécies foi randômico, não sendo explicado pela competição por polinizadores. A sequência de floração dessas espécies, ocorrendo ao longo do ano, permite a manutenção dos polinizadores na comunidade.

A autocompatibilidade encontrada em *R. mangle*, *A. schaueriana*, *C. erectus* e *L. racemosa* é importante para espécies colonizadoras, como já são conhecidas as espécies de mangue em um contexto geral. Nas três últimas espécies, esse sistema deve estar sendo mantido principalmente pelo comportamento dos polinizadores em visitar várias flores do mesmo indivíduo na mesma rota de forrageamento, enquanto para a primeira, a presença de várias flores abertas em estágios diferentes de antese no mesmo indivíduo pode acarretar alta taxa de geitonogamia. No entanto, cada espécie desenvolveu uma estratégia reprodutiva que favorece a polinização cruzada, tais como protandria em *R. mangle* e *A. schaueriana*, ginodioícia em *L. racemosa* e andromonoiccia associada com protoginia em *C. erectus*.

O desenvolvimento das estratégias de polinização e reprodução ficaram bem esclarecidas para *R. mangle* e *A. schaueriana*. Para a primeira, em que a presença e a morfologia dos verticilos protetores (cálise e corola) são conhecidas como vestígios de um ancestral entomófilo, podem ser também vistas como adaptações para melhor proteção e

liberação dos grãos de pólen através de polinização pelo vento. Com a inclusão de *A. schaueriana* na família Acanthaceae, há um claro exemplo de reversão de uma especialização para um sistema de polinização generalista. No entanto, para *C. erectus* e *L. racemosa*, o desenvolvimento de diferentes sistemas sexuais nessas duas espécies, que são filogeneticamente relacionadas e estão sob as mesmas pressões bióticas de polinização, ainda precisa ser elucidado através, talvez, de estudos mais refinados sobre a genética de população destas espécies.

RESUMO

O manguezal é um ecossistema tropical das regiões litorâneas e estuarinas, importante como abrigo e local de reprodução de animais marinhos e para o aumento da produtividade de comunidades vizinhas. Sua vegetação, o mangue, é composta por poucas espécies com características peculiares, tais como viviparidade e raízes relacionadas às trocas gasosas. Há poucos estudos que abordam os padrões fenológicos e os sistemas de polinização e reprodução das espécies de mangue, sendo fundamentais para manejo e conservação desse ecossistema. Portanto, nesta Tese, análises sobre esses aspectos foram feitas em uma área de manguezal em Pernambuco, Nordeste do Brasil, para melhor compreensão da dinâmica de comunidade. A fenologia reprodutiva das quatro espécies de mangue ocorrentes na área, *Avicennia schaueriana* (Acanthaceae), *Conocarpus erectus*, *Laguncularia racemosa* (Combretaceae) e *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae) foi acompanhada mensalmente durante quatro anos. Os sistemas de polinização e reprodução também foram investigados para cada espécie. A floração na comunidade seguiu um padrão contínuo bimodal, com picos nas duas estações, seca e chuvosa. A frutificação também foi contínua, porém sazonal unimodal, com pico na estação chuvosa. *Rhizophora mangle* é anemófila, apresentando padrões de floração e de frutificação contínuos. As outras três espécies possuem sistema de polinização generalista, sendo visitadas pelos mesmos grupos de polinizadores, abelhas, borboletas, moscas e vespas, sendo a mosca *Palpada albifrons* a principal polinizadora das três espécies entomófilas. A floração dessas espécies é seqüenciada ao longo do ano, havendo sobreposição, porém, com picos em épocas distintas, possibilitando a permanência dos polinizadores na comunidade e favorecendo o sucesso reprodutivo por meio da facilitação. Todas as espécies de mangue foram autocompatíveis, sendo a maioria autógama, com exceção de *A. schaueriana*. Contudo, a maior formação de frutos ocorreu sob condições naturais em todas as espécies de mangue, mostrando a importância dos vetores de polinização, seja abiótico ou biótico. Apesar da autocompatibilidade, cada espécie apresentou uma estratégia reprodutiva que favorece a polinização cruzada e conseqüentemente a manutenção da variabilidade genética na população, tais como protandria em *A. schaueriana* e *R. mangle*, ginodioicia em *L. racemosa* e andromonoicia associada à protoginia em *C. erectus*.

Palavras-chave: *Avicennia schaueriana*, *Laguncularia racemosa*, *Conocarpus erectus*, *Rhizophora mangle*, fenologia, polinização, sistema reprodutivo, mangue

ABSTRACT

The mangal is a tropical ecosystem of the coastal and estuarine areas, and it is important to shelter the marine animals and for its reproduction, beside promote the increase of productivity of neighbor community. Its vegetation, the mangrove, is composed of a few species with proper feature, such as viviparity and aerial roots associated with breath. There are a few studies about phenological patterns and the pollination and breeding systems of mangrove species, which is basic to management and conservation of this ecosystem. Thus, we analyzed these aspects in the mangrove species of Pernambuco State, Northeastern of Brazil, for the purpose of improve the knowledge of the dynamic of community. The reproductive phenology of four mangrove species, *Avicennia schaueriana* (Acanthaceae), *Conocarpus erectus*, *Laguncularia racemosa* (Combretaceae) and *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae) was monitored monthly during four years. Pollination and breeding systems was also investigated to every species. The flowering of the community presented continuous and bimodal pattern, peaking in the wet and dry season. Fruiting was also continuous, but it presented seasonal and unimodal pattern with one peak in the wet season. *Rhizophora mangle* was anemophilous with continuous flowering and fruiting patterns. The others species were generalized entomophilous, and visited by diverse pollinators group, such as, bees, butterflies, flies and wasps. The *Palpada albifrons* was the main pollinator of the three species. The flowering of these species occurred in sequence a long the year. There was overlap among the flowering of each species, but the peaks occurred in distinctive times, that enabled the constancy of pollinators at the community and favored the increase of reproductive success by facilitation. All mangrove species were self-compatible and the majority was autogamic, excepting for *A. schaueriana*. Nevertheless, the higher fruit set mediated by natural pollination, shows the importance of pollination vector, whether abiotic or biotic. Although the self-compatibility, every species presented a reproductive strategy to favor cross pollination and the maintenance of genetic variability on the population, such as protandry in *A. schaueriana* and *R. mangle*, gynodioecy in *L. racemosa*, and andromonoecy associated with protogyny in *C. erectus*.

Key-words: *Avicennia schaueriana*, *Laguncularia racemosa*, *Conocarpus erectus*, *Rhizophora mangle*, phenology, pollination, reproductive systems, mangrove

ANEXOS

Normas para publicação no periódico *Annals of Botany*

Information for Authors

Introduction

Scope of the Journal

Annals of Botany is published for the *Annals of Botany* Company by Oxford University Press. Experimental, theoretical and applied papers on all aspects of plant science are welcome. The submitted manuscript or its essential content must not have been published previously or be under consideration for publication elsewhere. To merit publication in *Annals of Botany*, contributions should be substantial, written in clear English and combine originality of content with potential general interest. Submission of manuscripts that report small incremental advances or are of geographically local interest only is discouraged unless the implications of the findings are wide-reaching. Agronomic papers are expected to contain a substantial amount of basic plant biology. In general, a paper is unlikely to be accepted unless the referees and editors involved in its evaluation are enthusiastic about the science. The Covering Letter is an essential part of all submissions. It should include an ~60 word summary of the scientific strengths of the paper that the author(s) believe qualify it for consideration by *Annals of Botany*.

Authors whose first language is not English are well advised to have the manuscript, including Abstract, and the Covering Letter, checked by a native English speaker prior to submission. Many professional language-editing services are available on the internet. One such service is provided by RESCRIPT Co of New Zealand that includes help with manuscript revisions. It is contactable on <http://www.rescript.co.nz>. The *Annals of Botany* takes no responsibility for the quality of the service offered by this company and use of such a service does not guarantee that any manuscript will be accepted for publication.

Charges

Authors pay no fees or page charges unless electing for our Open Access scheme (see below for details). The corresponding author receives a free copy of the issue of the Journal in which their paper appears and a unique URL that gives access to a PDF (Portable Document Format) file of their article. In addition, 25 offprints of the article will be supplied without charge. Additional offprints can be ordered using the form sent out with the proofs. Orders from the UK will be subject to a 17.5% VAT charge. For orders from elsewhere in the EU you or your institution should account for VAT by way of a reverse charge. Please provide us with your or your institution's VAT number. Colour photographs and graphics are also printed without charge where their use enhances scientific content or clarity.

Open Access

Starting in January 2006, *Annals of Botany* authors have the option to make their accepted paper freely available online immediately upon publication, under the 'Oxford Open' initiative. Authors can choose this open access option when completing the customary Licence to Publish form sent to the corresponding author of all accepted papers. Here, authors are asked to indicate whether or not they wish to have their paper made freely available immediately online. There is a charge, which varies depending on circumstances (see <http://www.oxfordjournals.org/oxfordopen>) but it is considerably cheaper for authors whose university or institution subscribes to the Journal, and for authors in developing countries. Orders from the UK will be subject to a 17.5% VAT charge. For orders from elsewhere in the EU you or your institution should account for VAT by way of a reverse charge. Please provide us with your or your institution's VAT number. If you do not select the Open Access

option, your paper will be published with standard subscription-based access and you will not be charged.

Types of article

Standard research papers ('ORIGINAL ARTICLES') and 'TECHNICAL ARTICLES' should not normally exceed ten printed pages (each printed page in the journal holds approximately 1000 words or 40–50 references). A 'REVIEW' submitted speculatively should have fewer than 24 printed pages. 'SHORT COMMUNICATIONS' should not exceed six printed pages. Short opinion papers ('VIEWPOINT') up to 6 pages long will also be considered. 'INVITED REVIEWS' (up to 24 pages) and 'BOTANICAL BRIEFINGS' (up to 6 pages) are published by invitation only. The journal also publishes book reviews (Publishers' Books for Review).

Summary of submission processes

Submission management and evaluation of submitted manuscripts will involve the Journal's online manuscript submission system. The manuscript text should be prepared in English (see PREPARING THE ARTICLE FILE below for details) and submitted online starting from our login page. Figures, tables and other types of content should be organized into separate files for submission (see PREPARING TABLE and FIGURE FILES, SUPPLEMENTARY INFORMATION FILES and VIDEO FILES below for details). If you are using the online submission system for the first time please go to the login page and generate a login name and password after clicking on the "First time authors only should register here" link. If you are already registered but need to be reminded of your login name or password please go to the login page and click on "Unknown/Forgotten password?". There is extensive guidance available throughout the submission process. To make use of this guidance please click on the "Author Instructions" link or the "Tips" link situated at the top of every screen. In addition, there are frequent context-sensitive help points throughout the site that can be opened by clicking on the following symbol ?.

If you are unable to access our web-based submission system, please contact the Editorial Office (e-mail: annals-botany@bristol.ac.uk) for alternative methods of submitting your paper. The postal address is Annals of Botany Editorial Office, School of Biological Sciences, University of Bristol, Woodland Road, Bristol BS8 1UG, UK.

Preparing a covering letter

Each submission should be accompanied by a Covering Letter formatted in MS Word (file type DOC) or in Rich Text Format (file type RTF). The letter should include contact details of the corresponding author, the title and authorship of the paper, and should state if the paper is a first submission, revision or a resubmission. It must also include an ~60 word summary of the scientific strengths of the paper that the author(s) believe qualify it for consideration by Annals of Botany. The manuscript reference number must be given if the paper is a revision or resubmission. If the paper is a revised or resubmitted manuscript, the letter should explain what changes have been made to the manuscript and where changes requested by the Handling Editor and referees have not been carried out. Any other information to which authors wish to draw the Chief Editor's attention should also be included in this letter.

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 article file should be in PC-compatible Microsoft Word - file type DOC [please make sure the "Language" is "English (U.K)" via Tools → Language → Set Language]. RTF formats are also acceptable. Please do not submit PDFs, desktop publishing files or LaTeX files. The article file should include a list of any figure legends but exclude tables and any figures themselves – these should be submitted separately. Please do not embed tables and images in the article file. Instead, tables and figures should each be allocated separate electronic files on your computer for later uploading as explained below under PREPARING TABLE and FIGURE FILES, SUPPLEMENTARY INFORMATION FILES AND VIDEO FILES.

The first page should state the type of article (e.g. Original Article, Technical Article) and 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 second page should contain a structured Abstract not exceeding 300 words made up of bulleted headings. For 'ORIGINAL ARTICLES' these heading will normally be as follows:

- Background and Aims
- Methods
- Key Results
- Conclusions

Alternative bulleted headings, such as 'Background', 'Scope' and 'Conclusions', are also acceptable for 'REVIEWS', 'INVITED REVIEWS', 'BOTANICAL BRIEFINGS', 'TECHNICAL ARTICLES' papers and 'VIEWPOINT' papers.

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.

Abbreviations are discouraged except for units of measurement, standard chemical symbols (e.g. S, Na), names of chemicals (e.g. ATP, Mes, Hepes, NaCl, O₂), procedures (e.g. PCR, PAGE, RFLP), molecular terminology (e.g. bp, SDS) or statistical terms (e.g. ANOVA, s.d., s.e., n, F, t-test and r²) where these are in general use. Other abbreviations should be spelled out at first mention and all terms must be written out in full when used to start a sentence. Abbreviations of scientific terms should not be followed by a full stop. Use the

minus index to indicate 'per' (e.g. m⁻³, L⁻¹, h⁻¹) except in such cases as 'per plant' or 'per pot'. If you decide that a list of abbreviations would help the reader, this should be included as an Appendix.

Units of Measurement. Use the *Système international d'unités* (SI) wherever possible. If non-SI units have to be used, the SI equivalent should be added in parentheses at first mention. For units of volume, expressions based on the cubic metre (e.g. 5 × 10⁻⁹ m³, 5 × 10⁻⁶ m³ or 5 × 10⁻³ m³) or the litre (e.g. 5 µL, 5 mL, 5 L) are acceptable, but one or other system should be used consistently throughout the manuscript. Typical expressions of concentrations might be 5 mmol m⁻³, 5 µM (for 5 µmol L⁻¹), or 25 mg L⁻¹. The Dalton (Da), or more conveniently the kDa, is a permitted non-S

Names of plants must be written out in full (Genus, species) in the abstract and again in the main text for every organism at first mention (but the genus is only needed for the first species in a list within the same genus, e.g. *Lolium annuum*, *L. arenarium*). The authority (e.g. L., Mill., Benth.) is not required unless it is controversial. Guidance for naming plants correctly is given in *The International Plant Names Index* and in *The Plant Book: a Portable Dictionary of the Vascular Plants* (1997) by D.J. Mabberley (Cambridge: Cambridge University Press. ISBN 0521-414210-0). After first mention, the generic name may be abbreviated to its initial (e.g. *A. thaliana*) except where its use causes confusion.

Any cultivar or variety should be added to the full scientific name e.g. *Solanum lycopersicum* 'MoneyMaker' following the appropriate international code of practice. For guidance, refer to the *ISHS International Code of Nomenclature for Cultivated Plants* (2004) edited by C.D. Brickell, B. R. Baum, W. L. A. Hetterscheid, A. C. Leslie, J. McNeill, P. Treharne, F. Vrugtman, J. H. Wiersema (ISBN 3-906166-16-3).

Once defined in full, plants may also be referred to using vernacular or quasi-scientific names without italics or uppercase letters (e.g. *arabidopsis*, *dahlia*, *chrysanthemum*, *rumex*, *soybean*, *tomato*). This is often more convenient.

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.

Mathematical equations must be in proper symbolic form; word equations are not acceptable. Each quantity should be defined with a unique single character or symbol together with a descriptive subscript if necessary. Each subscript should also be a single character if possible, but a short word is permissible. For example, a relationship between plant dry mass and fresh mass should appear as $M_d = 0.006M_f^{1.461}$, where M_d is plant dry mass and M_f is plant fresh mass; and not as $DM = 0.006FM^{1.461}$.

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.

Special note regarding 'Equation Editor' and other software for presentation of mathematics. Symbols and equations that are imported into Word documents as embedded objects from other software packages are generally incompatible with typesetting software and have to be re-keyed as part of the proof-making process. It is therefore strongly advisable to type symbols and equations directly into MS Word wherever possible. Importing from other software should ideally be confined to situations where it is essential, such as two-line equations (i.e. where numerators and denominators cannot be set clearly on a single line using '/') and to symbols that are not available in Word fonts. This will minimize the risk of errors associated with rekeying by copyeditors.

Summary statistics should be accompanied by the number of replicates and a measure of variation such as standard error or least significance difference. Analysis of variance is often appropriate where several treatments are involved. Presentation of an abridged ANOVA table is permissible when its use illustrates critical features of the experiment.

Chemical, biochemical and molecular biological nomenclature should be based on rules of the International Union of Pure and Applied Chemistry (IUPAC) and the International Union of Biochemistry and Molecular Biology (IUBMB). Chapter 16 of Scientific Style and Format. The CBE Manual for Authors, Editors, and Publishers 6th edn., by Edward J. Huth (Cambridge: Cambridge University Press. ISBN 0-521-47154-0) gives guidelines.

Sequence information. Before novel sequences for proteins or nucleotides can be published, authors are required to deposit their data with one of the principal databases comprising the International Nucleotide Sequence Database Collaboration: EMBL Nucleotide Sequence Database, GenBank, or the DNA Data Bank of Japan and to include an accession number in the paper. Sequence matrices should only be included if alignment information is critical to the message of the paper. Such matrices can be in colour but should not occupy more than one printed page. Larger matrices will only be printed by special agreement but may more readily be published electronically as Supplementary Information (see below).

Gene nomenclature. Species-specific rules on plant gene nomenclature are available for:

- maize;
- rice;
- wheat and
- arabidopsis.

Otherwise, *Annals of Botany* adopts the following conventions for abbreviations: each gene abbreviation is preceded by letters identifying the species of origin. Lower-case italics should be used for mutant genes (e.g. *Rp-etr1*); upper-case italics (e.g. *Le-ACO1*) for wild-type genes; upright lower-case for proteins of mutated genes (e.g. *Le-adh1*); and upright upper-case for proteins of wild-type genes (e.g. *At-MYB2*). It may often be helpful to readers if the names of genes or gene families are spelled out in full at first mention.

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.

For papers with six authors or fewer, please give the names of all the authors. For papers with seven authors or more, please give the names of the first three authors only, followed by *et al.*

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 information. 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 sentence should begin: 'This work was supported by ...'

The full official funding agency name should be given, i.e. 'National Institutes of Health', not 'NIH' (full RIN-approved list of UK funding agencies) Grant numbers should be given in brackets as follows: '[grant number xxxx]'

Multiple grant numbers should be separated by a comma as follows: '[grant numbers xxxx, yyyy]'

Agencies should be separated by a semi-colon (plus 'and' before the last funding agency)

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: 'This work was supported by the National Institutes of Health [AA123456 to C.S., BB765432 to M.H.]; and the Alcohol & Education Research Council [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.

Preparing table files, figure files, supplementary information files and video files

Each table, figure, video and set of supplementary information should be prepared as a separate file on your computer in preparation for online submission. Towards the bottom of the first submission screen of the online submission system, you should enter the appropriate number of files you have in each category. This creates the spaces (boxes) that will

accommodate the files when they are uploaded later. The files are categorized as 'Colour Figures', 'Black and White Figures', 'Tables', 'Supplemental Material' and 'Video'.

Tables. The best guide for laying out tables and diagrams are papers in a recent issue of *Annals of Botany*. Each table should have a separate file, a complete caption at the top and be numbered Table 1, Table 2 etc. according to the order in which they are first mentioned in the text. When preparing tables, adopt the 'Tables' set-up in MS Word, using one cell for each datum cluster (e.g. 12.2 ± 1.65) and avoid the use of the 'return' key. Please do not use MS Excel for submitting tables. These can easily be copied into MS Word files prior to submission.

Figures. All images (e.g. line diagrams, drawings, graphs, photographs, plates) are considered to be 'Figures'. Each figure should be in a separate file and be numbered (Fig. 1, Fig. 2 etc.) according to the order in which they are first mentioned in the text. Electron and light photomicrographs should have internal scale markers. Colour images are encouraged and printed without charge where they enhance significantly the clarity of the scientific information. Line diagrams will normally be black on white and boxed with inward scale markings. Use of colour in line diagrams may sometimes be agreed where this enhances clarity significantly. Use open and/or closed circles, squares and triangles for symbols in line graphs. Height and width should be chosen for either single (8.4 cm wide) or double (up to 17.3 cm wide) column reproduction. Grouping of related graphics into a single figure is strongly encouraged. When a block of illustrative material consists of several parts, each part should be labelled A, B, C, etc. and not treated as separate figures. Note that graphs and diagrams of finally accepted papers are normally redrawn by the publisher to ensure a consistent house style and should be inspected carefully by authors at the proof stage.

Simple black and white line drawings and graphs should be supplied as approx. 300 dpi JPG files or MS PowerPoint files. The publisher will almost always redraw all such material if the paper is accepted. More complicated drawings, such as detailed botanical illustrations will not be redrawn and should be supplied as 600 dpi JPG files. For continuous tone images (e.g. photographs), please supply JPG files at 300 dpi (or 600 dpi if the image is a mix of pictures and text and/or has thin lines). Keeping total files sizes down will lessen up- and downloading times. To help achieve this all images should be submitted at approximately the physical size they would appear in the Journal. Scaling, sizing and cropping are best carried out within image handling programs such as Adobe PhotoShop or Corel PhotoPaint. Please do not supply photographic images as PowerPoint files as these are generally of poor resolution. Note that PDF files are not acceptable. Also, please ensure that images that do NOT contain colour are saved as 'grayscale' and that any layers have been flattened – taking these steps can make the file size up to 10 times smaller. Note that a JPG file should not be repeatedly saved as this reduces quality.

Large amounts of additional information can be submitted for publication electronically as Supplementary Information provided that it is not essential for a basic understanding of the main paper. Supplementary material will be refereed along with the core paper. At appropriate positions in the main text authors should indicate what details are being made available, followed by the words [Supplementary Information] in bold and between square brackets. The online submission system provides space for supplementary information to be uploaded in "Supplemental Material" files. The appropriate number of these types of file can be selected towards the bottom of the first submission screen. Similarly, if you are including a video you should enter [Supplementary Information - Video] in bold and between square brackets at the appropriate place(s) in the text. A video can be uploaded after selecting a "Video" file on the first submission screen. The movie should be created in a widely available program such as Windows MediaPlayer. A short paragraph describing the contents

of any Supplementary Information or Video should also be inserted in the main text immediately before ACKNOWLEDGEMENTS.

The review process

The corresponding author and all co-authors receive an acknowledgment of receipt of the manuscript and a manuscript reference number by e-mail. The corresponding author is informed when a Handling Editor has been assigned to the paper. Manuscripts considered suitable for peer review are sent to at least two outside referees. We give referees a target of two weeks for the return of their reports. Currently (2006) less than 25 % of submitted papers are accepted. Authors are asked to revise provisionally accepted articles within four weeks. To view the make-up of the Editorial Board click on View full editorial board.

Formating and submitting a revised paper

The technical requirements for the Article, Table and Figure Files etc. are as described above for the first submission. If the technical requirements are not met, the paper will be sent back to the author until satisfactory files are provided. Revised papers are checked by a member of the Editorial Board and may be subject to a further round of refereeing.

Acceptance, proofs, production and publication

When a paper is finally accepted you will be asked to supply some additional material for our ContentSnapshot feature. Each ContentSnapshot comprises a thumbnail image relevant to the paper and a short summary of its principal findings. For this, you will be asked to prepare a suitable Snapshot Image file (in colour) for the thumbnail illustration and also a short summary title and text (up to 60 words) to associate with the image. Examples of ContentSnapshots can be found at <http://aob.oxfordjournals.org/cgi/contentsnapshot/93/1.pdf>.

You will also be invited to submit an eye-catching front cover picture and about 60 words of text for possible printing on the inside cover of the issue in which your article would appear. The technical requirements are similar to those for manuscript photographs. The picture should be sharp, of good contrast and be related to the content of the submitted paper; however, it need not be duplicated in the paper itself. The image should be sent as a TIFF, JPG or GIF file at 300 dpi, size approx. 10 × 10 cm. Authors of selected material will receive a copy of the cover illustration and a complimentary copy of the relevant issue of the Journal.

At the time of acceptance you will also be asked to return a Licence to Publish form to the publisher Oxford University Press (Licence to Publish). This form also offers the opportunity to choose to have the full text and PDF versions of the paper made available to non-subscribers online from the time of first publication (Open Access). There is a charge for this, which varies depending on circumstances (see <http://www.oxfordjournals.org/oxfordopen>) but it is considerably cheaper for authors whose university or institution subscribes to the Journal, and for authors in developing countries. If you do not select the Open Access option, your paper will be published with standard subscription-based access and no charge will be made.

Once a satisfactorily revised version has been received and accepted, the title of the paper, authorship and hyperlinked e-mail address of the corresponding author will be posted on the Annals of Botany website under AOBFirstAlert. This feature is accessible by subscribers and non-subscribers from the Journal's home page. Corresponding authors will receive PDF proofs by e-mail attachment approximately 4–6 weeks after acceptance. Corrected proofs should be returned within 24 h. Adobe Acrobat Reader will be needed to read the PDF proof and is downloadable without charge from: <http://www.adobe.com/products/acrobat/readstep2.html>. Authors should pay special attention to diagrams, figures and to equations since these items are usually re-keyed or redrawn by the

publisher. At this stage, authors will also be invited to order offprints and extra single copies of the issue in which the article will appear.

Publication and printing process

Once corrected proofs have been received and checked, the paper is posted on the website approximately six weeks ahead of print under AOBPreview. Each article is identified by a unique DOI (Digital Object Identifier), a code that can be used in bibliographic referencing and searching. The DOI and date of electronic publication in AOBPreview are also printed in the normal fully paginated monthly issue that is published about six weeks later. The paper will appear online and in print during the week preceding the start of the month of issue. The dates of submission, first return for revision, final acceptance and date of electronic publication of each article are printed on each paper.

The corresponding author will receive a free copy of the printed issue in which their paper appears and a free URL that gives access to the article online and to a downloadable PDF. In addition, 25 free printed copies of the article will be supplied provided that the offprint order form is completed and returned to OUP. These items are normally dispatched within seven days of publication of the printed journal. The corresponding author is responsible for distributing this URL to any co-authors.

Post-publication services

After publication any author or reader is given the opportunity to comment on your paper (and any other paper) electronically using the 'E-Letters' feature. For more information click on this E-Letters link. Monthly alerts that supply the Journal's current Table of Contents can be requested by clicking on Email table of contents or by using an RSS feed. For more details on the latter click on XML RSS feed. Readers can also be alerted to related papers in Annals of Botany and a wide range of other journals using the High Wire 'CiteTrack' alerting system. To access this click on CiteTrack.

Formal statement

Authors or their employers retain copyright on articles published in Annals of Botany. However, it is a condition of publication in the Journal that authors or their employers grant an exclusive licence to the Annals of Botany Company by completing and signing the Licence to Publish. This ensures that requests from third parties to reproduce articles are handled efficiently and consistently and allows the article to be disseminated as widely as possible. The Licence permits authors to use their own material in other publications provided that the Journal is acknowledged as the original place of publication and that the Annals of Botany Company is notified in writing.

Papers are published on the understanding that the work is free of plagiarism, that all authors have agreed to publication in Annals of Botany and that those contributing substantially to the work have been appropriately acknowledged or given co-authorship. The official publication date is the date on which the paper is first posted electronically on the website. This date will normally be when the paper appears in AOBPreview. If a paper is not posted in AOBPreview, the date of publication is the date of first appearance in a fully paginated print or electronic monthly issue. For more about rights and permissions click on this link [Rights](#)

Author Self-Archiving/Public Access policy

For information about this journal's policy, please visit our [Author Self-Archiving policy page](#).

Normas para publicação no periódico Plant Biology

Author Guidelines

NEW: SUPPLEMENTARY MATERIAL

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 Manuscript Central, please follow these instructions:

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".)

On the welcome page, click on "Corresponding Author Center".

You then reach the "Author Center Dashboard", click on the star icon for manuscript submission.

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.)

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 Manuscript Central, 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 Manuscript Central 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 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 www.blackwellpublishing.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.

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.

Normas para publicação no periódico Aquatic Botany

Guide for Authors

An International Scientific Journal dealing with Applied and Fundamental Research on Submerged, Floating and Emergent Plants in Marine and Freshwater Ecosystems

INTRODUCTION

Aquatic Botany is concerned with fundamental studies on structure, function, dynamics and classification of plant-dominated aquatic communities and ecosystems, as well as molecular, biochemical and physiological aspects of aquatic plants. It is also an outlet for papers dealing with applied research on plant-dominated aquatic systems, including the consequences of disturbance (e.g. transplantation, influence of herbicides and other chemicals, thermal pollution, biological control, grazing and disease), the use of aquatic plants, conservation of resources, and all aspects of aquatic plant production and decomposition.

Types of paper

1. Original research papers (Regular Papers)
2. Review articles
3. Short Communications
4. Letters to the Editor

Regular papers should report the results of original research. The material should not have been previously published elsewhere, except in a preliminary form. Review articles should cover subjects falling within the scope of the journal which are of active current interest. They may be submitted or invited.

A Short Communication is a concise but complete description of a limited investigation, which will not be included in a later paper. Short Communications should be as completely documented, both by reference to the literature and description of the experimental procedures employed, as a regular paper. They should not occupy more than 6 printed pages (about 12 manuscript pages, including figures, tables and references). Letters to the Editor offering comment or appropriate critique on material published in the journal are welcomed. The decision to publish submitted letters rests purely with the Editor-in-Chief.

BEFORE YOU BEGIN

Ethics in Publishing

For information on Ethics in Publishing and Ethical guidelines for journal publication see <http://www.elsevier.com/publishingethics> and <http://www.elsevier.com/ethicalguidelines>.

Conflict of Interest

All authors are requested to disclose any actual or potential conflict of interest including any financial, personal or other relationships with other people or organizations within three years of beginning the submitted work that could inappropriately influence, or be perceived to influence, their work. See also <http://www.elsevier.com/conflictsofinterest>.

Submission declaration

Submission of an article implies that the work described has not been published previously (except in the form of an abstract or as part of a published lecture or academic thesis), that it is not under consideration for publication elsewhere, that its publication is approved by all authors and tacitly or explicitly by the responsible authorities where the work

was carried out, and that, if accepted, it will not be published elsewhere in the same form, in English or in any other language, without the written consent of the copyright-holder.

Contributors

Each author is required to declare his or her individual contribution to the article: all authors must have materially participated in the research and/or article preparation, so roles for all authors should be described. The statement that all authors have approved the final article should be true and included in the disclosure.

Copyright

Upon acceptance of an article, authors will be asked to complete a 'Journal Publishing Agreement' (for more information on this and copyright see <http://www.elsevier.com/copyright>). Acceptance of the agreement will ensure the widest possible dissemination of information. An e-mail will be sent to the corresponding author confirming receipt of the manuscript together with a 'Journal Publishing Agreement' form or a link to the online version of this agreement.

Subscribers may reproduce tables of contents or prepare lists of articles including abstracts for internal circulation within their institutions. Permission of the Publisher is required for resale or distribution outside the institution and for all other derivative works, including compilations and translations (please consult <http://www.elsevier.com/permissions>). If excerpts from other copyrighted works are included, the author(s) must obtain written permission from the copyright owners and credit the source(s) in the article. Elsevier has preprinted forms for use by authors in these cases: please consult <http://www.elsevier.com/permissions>.

Retained author rights

As an author you (or your employer or institution) retain certain rights; for details you are referred to: <http://www.elsevier.com/authorsrights>.

Role of the funding source

You are requested to identify who provided financial support for the conduct of the research and/or preparation of the article and to briefly describe the role of the sponsor(s), if any, in study design; in the collection, analysis and interpretation of data; in the writing of the report; and in the decision to submit the paper for publication. If the funding source(s) had no such involvement then this should be stated. Please see <http://www.elsevier.com/funding>.

Funding body agreements and policies

Elsevier has established agreements and developed policies to allow authors whose articles appear in journals published by Elsevier, 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>.

Language Services

Manuscripts should be written in English. Authors who are unsure of correct English usage should have their manuscript checked by someone proficient in the language. Manuscripts in which the English is difficult to understand may be returned to the author for revision before scientific review.

Authors who require information about language editing and copyediting services pre- and post-submission please visit <http://www.elsevier.com/languagepolishing> or contact authorsupport@elsevier.com for more information. Please note Elsevier neither endorses nor takes responsibility for any products, goods or services offered by outside vendors through our services or in any advertising. For more information please refer to our Terms & Conditions: <http://www.elsevier.com/termsandconditions>.

Submission

Submission to this journal proceeds totally online. Use the following guidelines to prepare your article. Via the homepage of this journal (<http://www.elsevier.com/journals>)

you will be guided stepwise through the creation and uploading of the various files. The system automatically converts source files to a single Adobe Acrobat PDF version of the article, which is used in the peer-review process. Please note that even though manuscript source files are converted to PDF at submission for the review process, these source files are needed for further processing after acceptance. All correspondence, including notification of the Editor's decision and requests for revision, takes place by e-mail and via the author's homepage, removing the need for a hard-copy paper trail.

Referees

Please submit, with the manuscript, the names and e-mail addresses of 4 potential referees.

Page Charges

Aquatic Botany has no page charges.

PREPARATION

Language

Please write your text in good English (American or British usage is accepted, but not a mixture of these). Use decimal points (not decimal commas); use a space for thousands (10 000 and above).

Use of wordprocessing software

It is important that the file be saved in the native format of the wordprocessor used. The text should be in single-column format. Keep the layout of the text as simple as possible. Most formatting codes will be removed and replaced on processing the article. In particular, do not use the wordprocessor's options to justify text or to hyphenate words. However, do use bold face, italics, subscripts, superscripts etc. Do not embed "graphically designed" equations or tables, but prepare these using the wordprocessor's facility. When preparing tables, if you are using a table grid, use only one grid for each individual table and not a grid for each row. If no grid is used, use tabs, not spaces, to align columns. The electronic text should be prepared in a way very similar to that of conventional manuscripts (see also the Guide to Publishing with Elsevier: <http://www.elsevier.com/guidepublication>). Do not import the figures into the text file but, instead, indicate their approximate locations directly in the electronic text and on the manuscript. See also the section on Electronic illustrations. To avoid unnecessary errors you are strongly advised to use the "spell-check" and "grammar-check" functions of your wordprocessor.

Article structure

Subdivision - numbered sections

Divide your article into clearly defined and numbered sections. Subsections should be numbered 1.1 (then 1.1.1, 1.1.2, ...), 1.2, etc. (the abstract is not included in section numbering). Use this numbering also for internal cross-referencing: do not just refer to "the text". Any subsection may be given a brief heading. Each heading should appear on its own separate line.

Introduction

State the objectives of the work and provide an adequate background, avoiding a detailed literature survey or a summary of the results.

Experimental

Provide sufficient detail to allow the work to be reproduced. Methods already published should be indicated by a reference: only relevant modifications should be described.

Results

Results should be clear and concise.

Discussion

This should explore the significance of the results of the work, not repeat them. A combined Results and Discussion section is often appropriate. Avoid extensive citations and discussion of published literature.

Conclusions

The main conclusions of the study may be presented in a short Conclusions section, which may stand alone or form a subsection of a Discussion or Results and Discussion section.

Appendices

If there is more than one appendix, they should be identified as A, B, etc. Formulae and equations in appendices should be given separate numbering: Eq. (A.1), Eq. (A.2), etc.; in a subsequent appendix, Eq. (B.1) and so on.

Essential title page information

Title. Concise and informative. Titles are often used in information-retrieval systems. Avoid abbreviations and formulae where possible.

Author names and affiliations. Where the family name may be ambiguous (e.g., a double name), please indicate this clearly. Present the authors' affiliation addresses (where the actual work was done) below the names. Indicate all affiliations with a lower-case superscript letter immediately after the author's name and in front of the appropriate address. Provide the full postal address of each affiliation, including the country name, and, if available, the e-mail address of each author.

Corresponding author. Clearly indicate who is willing to handle correspondence at all stages of refereeing and publication, also post-publication. Ensure that telephone and fax numbers (with country and area code) are provided in addition to the e-mail address and the complete postal address.

Present/permanent address. If an author has moved since the work described in the article was done, or was visiting at the time, a "Present address" (or "Permanent address") may be indicated as a footnote to that author's name. The address at which the author actually did the work must be retained as the main, affiliation address. Superscript Arabic numerals are used for such footnotes.

Abstract

A concise and factual abstract is required, no longer than 400 words. The abstract should state briefly the purpose of the research, the principal results and major conclusions. An abstract is often presented separate from the article, so it must be able to stand alone. For this reason, References should be avoided, but if essential, they must be cited in full, without reference to the reference list. Also, non-standard or uncommon abbreviations should be avoided, but if essential they must be defined at their first mention in the abstract itself.

Keywords

Immediately after the abstract, provide keywords, using American spelling and avoiding general and plural terms and multiple concepts (avoid, for example, "and", "of"). Be sparing with abbreviations: only abbreviations firmly established in the field may be eligible. These keywords will be used for indexing purposes.

Abbreviations

Define abbreviations that are not standard in this field in a footnote to be placed on the first page of the article. Such abbreviations that are unavoidable in the abstract must be defined at their first mention there, as well as in the footnote. Ensure consistency of abbreviations throughout the article.

Acknowledgements

Collate acknowledgements in a separate section at the end of the article before the references and do not, therefore, include them on the title page, as a footnote to the title or

otherwise. List here those individuals who provided help during the research (e.g., providing language help, writing assistance or proof reading the article, etc.).

Nomenclature and Units

Follow internationally accepted rules and conventions: use the international system of units (SI). If other quantities are mentioned, give their equivalent in SI.

Footnotes

Footnotes should be used sparingly. Number them consecutively throughout the article, using superscript Arabic numbers. Many wordprocessors build footnotes into the text, and this feature may be used. Should this not be the case, indicate the position of footnotes in the text and present the footnotes themselves separately at the end of the article. Do not include footnotes in the Reference list.

Table footnotes

Indicate each footnote in a table with a superscript lowercase letter.

Electronic artwork

General points

- Make sure you use uniform lettering and sizing of your original artwork.
- Save text in illustrations as "graphics" or enclose the font.
- Only use the following fonts in your illustrations: Arial, Courier, Helvetica, Times,

Symbol.

- Number the illustrations according to their sequence in the text.
- Use a logical naming convention for your artwork files.
- Provide captions to illustrations separately.
- Produce images near to the desired size of the printed version.
- Submit each figure as a separate file.

A detailed guide on electronic artwork is available on our website:
 <http://www.elsevier.com/artworkinstructions>

You are urged to visit this site; some excerpts from the detailed information are given here.

Formats

Regardless of the application used, when your electronic artwork is finalised, please "save as" or convert the images to one of the following formats (note the resolution requirements for line drawings, halftones, and line/halftone combinations given below):
EPS: Vector drawings. Embed the font or save the text as "graphics".
TIFF: color or grayscale photographs (halftones): always use a minimum of 300 dpi.
TIFF: Bitmapped line drawings: use a minimum of 1000 dpi.
TIFF: Combinations bitmapped line/half-tone (color or grayscale): a minimum of 500 dpi is required.

DOC, XLS or PPT: If your electronic artwork is created in any of these Microsoft Office applications please supply "as is".

Please do not:

- Supply embedded graphics in your wordprocessor (spreadsheet, presentation) document;
- Supply files that are optimised for screen use (like GIF, BMP, PICT, WPG); the resolution is too low;
- Supply files that are too low in resolution;
- Submit graphics that are disproportionately large for the content.

Color artwork

Please make sure that artwork files are in an acceptable format (TIFF, EPS or MS Office files) and with the correct resolution. If, together with your accepted article, you submit usable color figures then Elsevier will ensure, at no additional charge, that these

figures will appear in color on the Web (e.g., ScienceDirect and other sites) regardless of whether or not these illustrations are reproduced in color in the printed version. For color reproduction in print, you will receive information regarding the costs from Elsevier after receipt of your accepted article. Please indicate your preference for color in print or on the Web only. For further information on the preparation of electronic artwork, please see <http://www.elsevier.com/artworkinstructions>.

Please note: Because of technical complications which can arise by converting color figures to "gray scale" (for the printed version should you not opt for color in print) please submit in addition usable black and white versions of all the color illustrations.

Figure captions

Ensure that each illustration has a caption. Supply captions separately, not attached to the figure. A caption should comprise a brief title (not on the figure itself) and a description of the illustration. Keep text in the illustrations themselves to a minimum but explain all symbols and abbreviations used.

Tables

Number tables consecutively in accordance with their appearance in the text. Place footnotes to tables below the table body and indicate them with superscript lowercase letters. Avoid vertical rules. Be sparing in the use of tables and ensure that the data presented in tables do not duplicate results described elsewhere in the article.

References

Citation in text

Please ensure that every reference cited in the text is also present in the reference list (and vice versa). Any references cited in the abstract must be given in full. Unpublished results and personal communications are not recommended in the reference list, but may be mentioned in the text. If these references are included in the reference list they should follow the standard reference style of the journal and should include a substitution of the publication date with either "Unpublished results" or "Personal communication" Citation of a reference as "in press" implies that the item has been accepted for publication.

Web references

As a minimum, the full URL should be given. Any further information, if known (DOI, author names, dates, reference to a source publication, etc.), should also be given. Web references can be listed separately (e.g., after the reference list) under a different heading if desired, or can be included in the reference list.

References in a special issue

Please ensure that the words 'this issue' are added to any references in the list (and any citations in the text) to other articles in the same Special Issue.

Reference Style

Text:

All citations in the text should refer to:

1. Single author: the author's name (without initials, unless there is ambiguity) and the year of publication;
2. Two authors: both authors' names and the year of publication;
3. Three or more authors: first author's name followed by "et al." and the year of publication.

Citations may be made directly (or parenthetically). Groups of references should be listed chronologically.

List: References should be arranged first alphabetically and then further sorted chronologically if necessary. More than one reference from the same author(s) in the same year must be identified by the letters "a", "b", "c", etc., placed after the year of publication. Use the following system for arranging your references:

a. For periodicals

Stewart, D.A., Agnew, D., Boyd, R., Briggs, R., Toland, P., 1993. The derivation of changes in *Nephrops* per unit effort values for the Northern Ireland fishing fleet. *Fish. Res.* 17, 273-292.

b. For edited symposia, special issues, etc. published in a periodical

Roberts, R.J., 1993. Ulcerative dermal necrosis (UDN) in wild salmonids. In: Bruno, D.W. (Ed.), *Pathological conditions of wild salmonids*. *Fish. Res.* 17, 3 14.

c. For books

Gaugh, Jr., H.G., 1992. *Statistical Analysis of Regional Yield Trials*. Elsevier, Amsterdam.

d. For multi-author books

Bucke, D., 1989. Histology. In: Austin, B., Austin, D.A. (Eds.), *Methods for the Microbiological Examination of Fish and Shellfish*. Wiley, New York, pp. 69-97. In the case of publications in any language other than English, the original title is to be retained. However, the titles of publications in non-Latin alphabets should be transliterated, and a notation such as "(in Russian)" or "(in Greek, with English abstract)" should be added.

Work accepted for publication but not yet published should be referred to as "in press".

References concerning unpublished data and "personal communications" should not be cited in the reference list but may be mentioned in the text.

Journal abbreviations source

Journal names should be abbreviated according to Index Medicus journal abbreviations: <http://www.nlm.nih.gov/tsd/serials/lji.html>; List of serial title word abbreviations: <http://www.issn.org/2-22661-LTWA-online.php>; CAS (Chemical Abstracts Service): <http://www.cas.org/sent.html>.

Supplementary material

Elsevier accepts electronic supplementary material to support and enhance your scientific research. Supplementary files offer the author additional possibilities to publish supporting applications, movies, animation sequences, high-resolution images, background datasets, sound clips and more. Supplementary files supplied will be published online alongside the electronic version of your article in Elsevier Web products, including ScienceDirect: <http://www.sciencedirect.com>. In order to ensure that your submitted material is directly usable, please ensure that data are provided in one of our recommended file formats. Authors should submit the material in electronic format together with the article and supply a concise and descriptive caption for each file. Video files: please supply 'stills' with your files: you can choose any frame from the video or make a separate image. These will be used instead of standard icons and will personalize the link to your supplementary information. For more detailed instructions please visit our artwork instruction pages at <http://www.elsevier.com/artworkinstructions>.

Submission checklist

It is hoped that this list will be useful during the final checking of an article prior to sending it to the journal's Editor for review. Please consult this Guide for Authors for further details of any item.

Ensure that the following items are present:

One Author designated as corresponding Author:

- E-mail address
- Full postal address
- Telephone and fax numbers

All necessary files have been uploaded

- Keywords
- All figure captions
- All tables (including title, description, footnotes)

Further considerations

- Manuscript has been "spellchecked" and "grammar-checked"
- References are in the correct format for this journal
- All references mentioned in the Reference list are cited in the text, and vice versa
- Permission has been obtained for use of copyrighted material from other sources

(including the Web)

- color figures are clearly marked as being intended for color reproduction on the Web (free of charge) and in print or to be reproduced in color on the Web (free of charge) and in black-and-white in print

- If only color on the Web is required, black and white versions of the figures are also supplied for printing purposes

For any further information please visit our customer support site at <http://epsupport.elsevier.com>.

AFTER ACCEPTANCE

Use of the Digital Object Identifier

The Digital Object Identifier (DOI) may be used to cite and link to electronic documents. The DOI consists of a unique alpha-numeric character string which is assigned to a document by the publisher upon the initial electronic publication. The assigned DOI never changes. Therefore, it is an ideal medium for citing a document, particularly 'Articles in press' because they have not yet received their full bibliographic information. The correct format for citing a DOI is shown as follows (example taken from a document in the journal Physics Letters B): doi:10.1016/j.physletb.2003.10.071

When you use the DOI to create URL hyperlinks to documents on the web, they are guaranteed never to change.

Proofs

One set of page proofs in PDF format will be sent by e-mail to the corresponding author. Elsevier now sends PDF proofs which can be annotated; for this you will need to download Adobe Reader© version 7 (or higher) available free from <http://www.adobe.com/products/acrobat/readstep2.html>. Instructions on how to annotate PDF files will accompany the proofs. The exact system requirements are given at the Adobe site: <http://www.adobe.com/products/acrobat/acrrsystemreqs.html#70win>.

If you do not wish to use the PDF annotations function, you may list the corrections (including replies to the Query Form) and return to Elsevier in an e-mail. Please list your corrections quoting line number. If, for any reason, this is not possible, then mark the corrections and any other comments (including replies to the Query Form) on a printout of your proof and return by fax, or scan the pages and e-mail, or by post. Please use this proof only for checking the typesetting, editing, completeness and correctness of the text, tables and figures. Significant changes to the article as accepted for publication will only be considered at this stage with permission from the Editor. We will do everything possible to get your article published quickly and accurately. Therefore, it is important to ensure that all of your corrections are sent back to us in one communication: please check carefully before replying, as inclusion of any subsequent corrections cannot be guaranteed. Proofreading is solely your responsibility. Note that Elsevier may proceed with the publication of your article if no response is received.

Offprints

The corresponding author, at no cost, will be provided with a PDF file of the article via e-mail. The PDF file is a 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 reprints can be ordered on a reprint order form which will be sent to the corresponding author of the accepted article by the publisher.

Author's Discount

Contributors to Elsevier journals are entitled to a 30% discount on most Elsevier books, if ordered directly from Elsevier.

AUTHOR INQUIRIES

For inquiries relating to the submission of articles (including electronic submission where available) please visit this journal's homepage. You can track accepted articles at <http://www.elsevier.com/trackarticle> and set up e-mail alerts to inform you of when an article's status has changed. Also accessible from here is information on copyright, frequently asked questions and more. Contact details for questions arising after acceptance of an article, especially those relating to proofs, will be provided by the publisher.

Normas para publicação no periódico International Journal of Plant Sciences

MANUSCRIPT SUBMISSION

Authors are encouraged to submit manuscripts online via the International Journal of Plant Sciences Editorial Manager system at <http://ijpss.edmgr.com>. Detailed instructions are available below. If you do not have access to the Web, please send one hard copy of your manuscript and a CD-R containing all relevant electronic files to the editorial office. It is no longer necessary to submit a hard copy in addition to an electronic submission.

Statement of Policy

International Journal of Plant Sciences invites papers in all areas of the plant sciences, including genetics and genomics, developmental and cell biology, biochemistry and physiology, morphology and structure, systematics, plant-microbe interactions, paleobotany, evolution, and ecology. To be considered for publication, a manuscript must report unpublished original research not under consideration for publication elsewhere and is expected to present the results of a cohesive investigation. Manuscripts concerned with techniques or methods are acceptable only when accompanied by illustrative observations or quantitative data. The editors welcome manuscripts presenting evaluations and new perspectives on areas of current interest in plant biology. These manuscripts should follow the style of International Journal of Plant Sciences and are subject to both review and editing.

Formatting Electronic Files

Please adhere to the requirements below when submitting a new or revised manuscript via Editorial Manager. The system relies on automated processing to create a PDF file from your submission. If you do not follow these instructions, your submission cannot be processed and will not be received by the journal office.

Acceptable Formats

Microsoft Word (.doc)(any recent version)

PDF (.pdf)

LaTeX (.tex)

WordPerfect (.wpd)

Rich Text Format (.rtf)

File Contents

Word documents should be submitted as a single file. Authors should submit figures as separate files, in TIFF (.tif) or EPS (.eps) (not GIF [.gif] or JPEG [.jpg]) format.

If you submit a LaTeX file, all figures and tables should be external files that are referenced within the main "ms.tex" file by using appropriate commands. LaTeX is especially suited for articles containing extensive math; authors of math-intensive manuscripts can use the AASTeX manuscript package available at <http://www.journals.uchicago.edu/AAS/AASTeX>.

Please note that authors of accepted manuscripts may be required to submit high-resolution hard copies of all figures during production, as not all digital art files are usable.

In addition to the main manuscript file, submit your cover letter as a separate file in the same format as your main file. If you used any revision or editorial tracking tools in your word-processing program, be sure the final version of your manuscript does not contain tracked changes.

File Compression and Archives

If you have more than two files to upload into the system (e.g., manuscript, figures, and cover letter), we recommend you combine these files into an archive, so you upload only a single file when submitting the manuscript. Applications for Mac OS (such as StuffIt) and Windows (such as WinZip) support the formats listed below.

The following archive formats may be used:

Zip (e.g., "archive.zip")

Unix gzipped tar files (e.g., "archive.tar.gz")

Revised and Final Versions of Manuscripts

If you are submitting a revised manuscript, please include your responses to the reviewers' comments as part of the cover letter file. When submitting a revised manuscript with figures, include all figures, even if they have not changed since the previous version. The final version of your manuscript must be submitted in Word (doc.), Rich Text (.rtf), or LaTeX (.tex) format, because your keystrokes will be used in publication; a PDF does not contain usable character data and is thus not adequate. For both revised and final versions of manuscripts, please observe the same formatting instructions outlined above.

General Specifications

Manuscripts that do not follow International Journal of Plant Sciences style will be subject to further revision. Please consult the List of Abbreviations and Symbols that may be used without definition in IJPS. Manuscripts should be entirely double spaced and arranged in the following sequence:

Title Page

Include manuscript title, authors, affiliations, a shortened title that does not exceed 55 characters (including names of authors) for use as a running head, and four to six keywords.

Abstract

Provide a concise summary of the manuscript, consisting of no more than 200 words, with no citations.

Text

All sections should be double spaced (i.e., 6 mm between lines). Do not use proportional spacing, right justification, or hyphenation at ends of lines. Page numbering should be applied to the manuscript file, but line numbering (to facilitate the review process) should not, as this is carried out automatically via the Editorial Manager system.

Introduction. The context for the investigation and the author's hypothesis.

Material and Methods. Sufficient information should be provided for replication of the results by a competent colleague.

Results. Provide important results first. Data should be presented in SI units in the form of tables and figures cited in numerical sequence. Include statistical analyses if necessary. Literature citations and discussion are not allowed in the Results section. Please note also that figures and tables should be referred to parenthetically; for example, avoid writing "Table 1 gives. . ." or "Figure 3 shows . . ."

Discussion. This section includes important results of the investigation and the pertinent literature.

Acknowledgment(s).

Literature cited. Complete information must be provided, including publisher and location (city and state/country) for articles cited in the Introduction, Material and Methods, and Discussion.

Journal article

Platt-Aloia KM, WW Thomson, RE Young 1980 Ultrastructural changes in the walls of ripening avocados: transmission, scanning and freeze fracture microscopy. Bot Gaz 141:366-373.

Book

Berlyn GP, JP Miksche 1976 Botanical microtechnique and cytochemistry. Iowa State University Press, Ames.

Book chapter

Evert RF, RJ Mierzwa 1986 Pathway(s) of assimilate movement from mesophyll cells to sieve tubes in the Beta vulgaris leaf. Pages 419-432 in J Cronshaw, RT Giaguinta, WJ Lucas, eds. Plant biology. Vol 1. Phloem transport. Liss, New York.

Monograph

Fritts HC 1969 Bristlecone pine in the White Mountains of California. Papers of the Laboratory of Tree-Ring Research, no. 4. University of Arizona Press, Tucson.

Gentry HS 1972 The agave family in Sonora. USDA Handbook 399. Washington, DC.

Thesis

Anderson CD 1963 A study of the development of the maize mutant Branched-Silkless (bd). PhD diss. Purdue University, West Lafayette, IN.

Footnotes

Type footnotes double spaced on a separate page, and number them consecutively; one footnote should contain definitions of all abbreviations when abbreviations are numerous.

Tables

Type tables double spaced, each on a separate page, and number them consecutively in accordance with their appearance in the text. Related data or observations should be arranged in columns. Include table title, headings, body of data, and notes numbered consecutively and keyed to specific parts of the table. For further instructions on the preparation of tables, consult the Guidelines for Tables.

Figures

Figures should be designed to fit the size of an IJPS page (17.5×23 cm, 6.75×9 inches) or column width (8.25 cm, 3.25 inches). Letters and numerals must be large enough to accommodate reduction and be legible. Photographs should be carefully cropped and evenly arranged in a plate to maximize space use. Figures must be numbered consecutively according to their appearance in text. Plates should be numbered in the order that they are cited in the text, and individual figures making up the plate should be referred to alphabetically. Graphs and figures should be of professional quality and should not include typed entries. For further instructions on the preparation of figures, consult the Guidelines for Artwork.

Figure legends

Typed double spaced on a separate page; self-explanatory without reference to the text.

Miscellaneous

There is no fee for submitting a manuscript to IJPS. There are no page charges for publishing a manuscript in IJPS. Authors of especially long or heavily illustrated manuscripts may be asked to make a contribution toward the cost of publishing theory manuscripts; however, the contribution can be waived at the editors' discretion.

All manuscripts are reviewed by expert ad hoc reviewers. Manuscripts that are accepted pending revision are accompanied by a separate checklist that explains the needed revisions; manuscripts should be revised within 8 weeks.

Color reproduction Questions on procedures and costs should be directed to the IJPS editorial office.

Cover photos are chosen by the editors from the contents of the issue; authors are invited to submit a figure or diagram for consideration when the manuscript is submitted.

Online-Only Content

Where possible, the online and print content of articles should match. Designation of content as "online only" should be reserved for content that (1) cannot be rendered in print or (2) would substantially lengthen the print version of the article.

Content that is "supplemental" (i.e., not integral to the body of the article) should be placed in an appendix, which will be published both in print and online unless it satisfies the criteria for online-only content specified above. Note that "supplemental" and "online only" are not synonymous and may or may not coincide.

Online Submission Instructions

Please have the following items readily available before beginning the online submission process:

Manuscript in an acceptable format as described above

Cover letter as a separate file

Information from title page (to be typed into the peer review database): title, short title, list of authors and affiliations, and contact information for the corresponding author

Abstract of the manuscript (to be copied and pasted into a field in Editorial Manager)

Go to the IJPS Editorial Manager system at <http://ijpss.edmgr.com> to submit your manuscript.

If you do not have access to the Web, please send one hard copy of your manuscript and a CD-R containing all relevant electronic files to the editorial office. It is no longer necessary to submit a hard copy in addition to an electronic submission.