

# **Universidade Federal de Ouro Preto**

Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Biomas  
Tropicais

## **Especialização em sistemas planta-polinizador: características florais e oferta de recursos alimentares**

Valdir Lamim Guedes Junior

Ouro Preto, Maio 2011

Valdir Lamim Guedes Junior

**Especialização em sistemas planta-polinizador:  
características florais e oferta de recursos  
alimentares**

Dissertação apresentada ao  
Programa de Pós-graduação em  
Ecologia de Biomas Tropicais da  
Universidade Federal de Ouro Preto  
como requisito parcial à obtenção do  
título de Mestre em Ecologia.

Orientação: Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Yasmine Antonini Itabaiana

Co-orientação: Prof<sup>o</sup>. Dr<sup>o</sup>. Leonardo Galetto

Ouro Preto, Maio 2011

G924e

Guedes Junior, Valdir Lamim.

Especialização em sistemas planta-polinizador [manuscrito] :  
características florais e oferta de recursos alimentares / Valdir Lamim  
Guedes Junior - 2011.

62f.: il., color; grafs.; tabs.; mapas.

Orientadora: Profª Drª Yasmine Antonini Itabaiana.

Co-orientador: Prof. Dr. Leonardo Galetto.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Ouro Preto.  
Instituto de Ciências Exatas e Biológicas. Departamento de Biodiversidade,  
Evolução e Meio Ambiente. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de  
Biomassas Tropicais.

Área de concentração: Evolução e Funcionamento de Ecossistemas.

1. Néctar - Teses. 2. Visitantes florais - Teses. 3. Polinização - Teses.  
4. Pólen - Teses. 5. Solanum - Teses. I. Universidade Federal de Ouro  
Preto. II. Título.

CDU: 574.4:581.162.3

Catálogo: [sisbin@sisbin.ufop.br](mailto:sisbin@sisbin.ufop.br)

Valdir Lamim Guedes Junior

# **Especialização em sistemas planta-polinizador: características florais e oferta de recursos alimentares**

Dissertação aprovada junto ao programa de Pós-graduação em Ecologia de Biomas Tropicais da Universidade Federal de Ouro Preto como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Aprovada em 09 de maio de 2011.

---

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Yasmine Antonini Itabaiana

Orientadora

---

Dr<sup>a</sup>. Reislá da Silva Oliveira

Universidade Federal de Ouro Preto

---

Prof<sup>o</sup>. Dr<sup>o</sup>. Carlos Victor Mendonça Filho

Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri

## **Agradecimentos**

Gostaria de agradecer a Dr<sup>a</sup>. Yasmine Antonini, que a mais de 5 anos tem me aturado e orientado. Mesmo com tantos problemas ao decorrer do mestrado (saúde, por exemplo), a Yasmine sempre me apoiou e, provavelmente, muitas vezes acreditou mais que eu na conclusão do meu mestrado.

Aos meus pais e minhas irmãs contribuíram muito para a superação das dificuldades enfrentadas nos últimos anos. Gostaria muito que minhas avós estivessem presente para ver a minha apresentação.

Muitos amigos contribuíram para a conclusão do mestrado, entre eles Eduardo Valim, Thamy Marques, Cristiane Martins e Lorena Lana. A Cris e o Eduardo ajudaram na coleta de dados na Serra da Brígida. Ao pessoal do laboratório de Biodiversidade. As minhas queridas Lídia Ciolette e Natália Costa Soares que sempre estiveram do meu lado. Ao pessoal da Agenda 21, especialmente, Jéssica Brito, Victor Soares e Doris Castro. Aline Rodrigues, Júlia Fernandes, Alexandra Albano, Simone Fernandes, Igor de Paula. O pessoal de Itanhandu: Marcela Passos, Diogo Ordine, Aline Silva, Márcio Machado e Márcio Bustamante. Recebi um grande apoio de diversas pessoas da UNESP de Botucatu e Rio Claro, da UNICAMP, UFMG, UNIMONTES e da USP. Obrigado a todos estes amigos pela ajuda e momentos de descontração.

Ao apoio da Universidade Federal de Ouro Preto, que forneceu a minha bolsa de estudos e o transporte para as atividades de campo. Ao programa de Pós-Graduação em Ecologia de Biomas Tropicais, pelo todo apoio logístico, sobretudo na eficiência de seu secretário, o Rubens Modesto.

Gostaria de agradecer também aos docentes e outros profissionais que contribuíram para a minha formação. A Dr<sup>a</sup>. Maria Rita, ao Dr<sup>o</sup>. Rubem Ávila, Dr<sup>a</sup>. Bete Canela. Principalmente ao Dr<sup>o</sup>. Leonardo Galetto que contribuiu muito para a realização deste trabalho, sendo co-orientador desta dissertação.

Aos membros da banca, Reislá Oliveira e Carlos Victor Mendonça Filho, pela disponibilidade e pela críticas.

## Sumário

|                                                                                                                                                  |    |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Introdução .....                                                                                                                                 | 4  |
| Coevolução .....                                                                                                                                 | 4  |
| Coevolução entre animais e flores .....                                                                                                          | 4  |
| Síndromes de polinização .....                                                                                                                   | 6  |
| Recursos .....                                                                                                                                   | 6  |
| Pólen .....                                                                                                                                      | 7  |
| Néctar .....                                                                                                                                     | 7  |
| Atração de visitantes florais .....                                                                                                              | 8  |
| Conclusão .....                                                                                                                                  | 8  |
| Referências bibliográficas: .....                                                                                                                | 9  |
| Capítulo 1: Diferentes tipos florais influenciam no processo de escolha de diferentes visitantes florais? .....                                  | 12 |
| Resumo .....                                                                                                                                     | 12 |
| Introdução .....                                                                                                                                 | 13 |
| Metodologia .....                                                                                                                                | 15 |
| Resultados .....                                                                                                                                 | 19 |
| Discussão .....                                                                                                                                  | 26 |
| Referências bibliográficas: .....                                                                                                                | 31 |
| Capítulo 2: Polinização por vibração em <i>Solanum</i> L. (Solanaceae): biologia floral, diversidade e comportamento de visitantes florais ..... | 35 |
| Resumo .....                                                                                                                                     | 35 |
| Introdução .....                                                                                                                                 | 36 |
| Liberação dos grãos de pólen e a polinização por vibração .....                                                                                  | 36 |
| Metodologia .....                                                                                                                                | 40 |
| Resultados .....                                                                                                                                 | 42 |
| Discussão .....                                                                                                                                  | 49 |
| Referências bibliográficas: .....                                                                                                                | 56 |
| Anexo 1 .....                                                                                                                                    | 62 |
| Anexo 2: Número de espécies registradas por gênero .....                                                                                         | 64 |
| Conclusão Geral .....                                                                                                                            | 67 |

## Lista de Figuras

|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       |    |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Figura 1.1: Mapa com a localização de Ouro Preto no estado de Minas Gerais (Mapa: V. Lamim-Guedes).....                                                                                                                                                                                                                                                                                                               | 16 |
| Figura 1.2: Fotos das áreas de estudo. Serra da Brígida em Ouro Preto-Minas Gerais (campo rupestre sobre canga) (Fotos: V. Lamim-Guedes). ....                                                                                                                                                                                                                                                                        | 17 |
| Figura 1.3: Espécies estudadas. A. Asteraceae sp.1; B. Asteraceae sp.2; C. <i>Dasyphyllum sprengelianum</i> ; D-E. <i>Dyckia saxatilis</i> ; F. <i>Psyllocarpus laricoides</i> ; G. L. <i>Lantana</i> sp. 1; H. <i>Passiflora haematostigma</i> ; I. <i>Lantana lilacina</i> (Fotos: V. Lamim-Guedes).....                                                                                                            | 21 |
| Figura 1.4: Volume do néctar e tipo floral (IDLC: inseto diurno com língua curta; IDLL: inseto diurno com língua longa; ORNI: ornitofilia) .....                                                                                                                                                                                                                                                                      | 23 |
| Figura 1.5: Concentração do néctar e tipo floral (IDLC: inseto diurno com língua curta; IDLL: inseto diurno com língua longa; ORNI: ornitofilia). ....                                                                                                                                                                                                                                                                | 24 |
| Figura 1.6: quantidade de açúcares (mg) do néctar e tipo floral (IDLC: inseto diurno com língua curta; IDLL: inseto diurno com língua longa; ORNI: ornitofilia) .....                                                                                                                                                                                                                                                 | 25 |
| Figura 2.1: Flores de <i>Solanum</i> : <i>S. lycocarpum</i> . A; Flor hermafrodita; B. Flor funcionalmente masculina (com pistilo reduzido); <i>S. paniculatum</i> . C; Flor hermafrodita; D. Flor funcionalmente masculina. D. <i>S. sisymbriifolium</i> ; F. <i>S. granuloso-leprosum</i> .....                                                                                                                     | 44 |
| Figura 2.2: Abelhas - A. <i>Bombus</i> sp., B. <i>Bombus brasiliensis</i> , C. ; D. <i>Melipona quadrifasciata</i> ; E. Halictinini F. <i>Pseudaugochlora graminea</i> . G. <i>Paratrigona lineata</i> ; I. <i>Trigona spinipes</i> . Plantas – A, B e F. <i>Solanum lycocarpum</i> ; C, G. <i>Solanum</i> sp1. D. <i>S. granuloso-leprosum</i> ; H, I. <i>Solanum sisymbriifolium</i> . Fotos: V. Lamim-Guedes. .... | 46 |

## Lista de tabelas:

|                                                                                                                                                        |    |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Tabela 1: Espécies estudadas (N=12), características vegetativas e reprodutivas e locais de coleta.....                                                | 19 |
| Tabela 2: Tabela 2: Concentração, volume e miligramas de açúcar no néctar e tipo floral de 12 espécies.....                                            | 20 |
| Tabela 3: concentração, volume e quantidade de açúcares médios para os locais e diferentes tipos florais.....                                          | 22 |
| Tabela 2.1: trabalhos sobre a biologia floral e/ou visitantes florais de <i>Solanum</i> sp. para o Brasil.....                                         | 42 |
| Tabela 2.2: características florais e da biologia reprodutiva de <i>Solanum</i> sp. para o Brasil.....                                                 | 43 |
| Tabela 2.3: porcentagem de citações e frequência, comportamento e tamanho das abelhas visitantes florais de <i>Solanum</i> organizados em gêneros..... | 45 |
| Tabela 2.4: Porcentagem de espécies e de visitas para cada tipo de comportamento (classificação de Wille, 1963). ....                                  | 47 |

# Introdução

---

Em “A Origem das Espécies” (1859), Darwin usa o caso das adaptações mútuas entre plantas e abelhas como um exemplo de como a seleção natural atua, e conclui o seu exemplo da seguinte forma:

*E isso me faz compreender como podem as flores e as abelhas tornarem-se pouco a pouco, seja de forma simultânea, seja de maneira subsequente, modificadas e adaptadas umas às outras do modo mais perfeito, através da preservação continuada dos indivíduos portadores de desvios estruturais favoráveis à sua sobrevivência mútua, ainda que se trate de desvios quase imperceptíveis (DARWIN, [1859] 2002, p. 105).*

Darwin corretamente inferiu que as plantas fornecem o néctar como recurso para os insetos que carregam grãos de pólen, função ainda desconhecida 150 anos atrás (HOWE e WESTLEY, 1988). Desde a publicação de “A Origem das Espécies”, biólogos evolucionistas têm testado os caminhos pelos quais as espécies se especializam em suas interações com outras espécies e como estas relações especializadas, às vezes, resultam em mudanças recíprocas (THOMPSON, 1994).

## Coevolução

Coevolução pode ser definida como a mudança evolutiva de uma característica em indivíduos de uma população, como resposta a uma característica de indivíduos de uma segunda população, seguida por uma resposta evolutiva da segunda população por consequência da mudança na primeira (JANZEN, 1980). Coevolução não é sinônimo de interação, simbiose, mutualismo ou de interação animal-planta. Segundo Janzen (1980), duas linhagens poderiam ter evoluído de modo independente e, em determinada etapa, simplesmente ocorrer que as duas formas ficassem mutuamente adaptadas. Demonstrar a coevolução exige que se mostre as duas formas coadaptadas agora, mas também que seus ancestrais evoluíram juntos, exercendo forças seletivas um sobre o outro (RIDLEY, 2006).

Um exemplo que corresponde em parte às críticas de Janzen é a interação plantas-*Apis mellifera* L. (Apidae) no Brasil. Diversas espécies são eficientemente polinizadas por *A. mellifera*, contudo não podemos falar em coevolução, porque esta espécie de abelha não é nativa do Brasil, tendo sido introduzida na década de 1950. Portanto, é um caso de co-adaptação, sem uma história evolutiva comum.

### *Coevolução entre animais e flores*

A extraordinária diversidade e abundância de angiospermas existentes foram possibilitadas pelo desenvolvimento de ricas e complexas interações dentro e entre níveis tróficos, além do estímulo à diversificação de outras linhagens biológicas (MAGALLÓN e CASTILLO, 2009), sendo que o fascinante panorama de interações entre flores e insetos que vemos atualmente é resultado de uma longa coevolução (BARTH, 1985). Darwin entendeu que a evolução da diversidade biológica apresenta dois aspectos igualmente importantes: a diversidade de espécies e a diversidade de interações entre espécies (THOMPSON, 1994).

Apesar dos avanços das últimas décadas, a coevolução entre plantas e polinizadores é ainda considerada a causa primária da radiação dos insetos e angiospermas, mas, em parte, esta radiação é atribuída secundariamente à coevolução entre animais dispersores de sementes e plantas e a coevolução entre insetos herbívoros e defesas químicas das plantas (GORELICK, 2001).

Como pode a polinização e a dispersão de sementes realizada por animais estimular a diversificação das angiospermas? As diferenças entre taxas referentes ao número de espécies são função de diferenças nas taxas de especiação e de extinção, sendo que a dispersão de pólen e sementes pode aumentar a possibilidade de especiação e reduzir a de extinção (BAWA, 1995). Por exemplo, a polinização mediada por um animal pode elevar as taxas de especiação por facilitar o desenvolvimento de mecanismos de isolamento reprodutivo baseado em variação geográfica na morfologia e em características comportamentais das plantas e polinizadores (BAWA, 1990). Assim, a coevolução envolvendo polinizadores específicos pode promover mudanças recíprocas que, combinadas com seleção sexual e deriva genética pode acelerar a diversificação (BAWA, 1990).

A passividade das plantas, causada por sua imobilidade e a dependência de fatores bióticos e abióticos para a transferência de grãos de pólen, envolve uma grande variedade de adaptações para a dispersão de pólen, para atração de animais polinizadores com algum recurso alimentar, ou ficando independente de vetores de pólen, isto é, pela reprodução assexuada ou pela autopolinização (TRAVERSE e JAKOBSSON, 2007). Com mais de um século de existência, a pesquisa darwiniana na biologia da polinização estabeleceu duas importantes conclusões: a) certas características florais de algumas plantas polinizadas por animais podem ser interpretadas como adaptações aos agentes polinizadores; b) animais polinizadores podem efetivamente exercer pressão seletiva sobre as características florais (HERRERA, 1996). Ainda falta uma melhor compreensão quantitativa destas conclusões.

## Síndromes de polinização

O paradigma de que a diversidade fenotípica das flores reflete especialização para diferentes grupos de polinizadores surgiu com os trabalhos de Kolreuter (1761 *apud* FENSTER *et al.*, 2004) e Sprengel ([1793], 1996), com descrições das interações entre plantas e polinizadores e da morfologia floral. Uma visão comparada e evolutiva sugere que diferentes polinizadores promovem a seleção de diversas características florais, formando as **síndromes de polinização**, que podem ser definidas como: conjunto de características florais, incluindo recursos, associados à atração e utilização de um específico grupo de visitantes florais como polinizadores, sendo que estas características florais surgiram de forma independente evolutivamente (FENSTER *et al.*, 2004).

As síndromes não representam ligações filogenéticas entre plantas com mesma síndrome, mas um padrão de convergência evolutiva. Os padrões encontrados (as síndromes) foram aceitas hegemonicamente por quase todo o século XX, tendo nas décadas de 1960-1970 a sua forma mais moderna, com Faegri e van der Pijl (1971). Contudo, nos últimos anos, alguns autores têm proposto que os sistemas de polinização são generalistas, dando um destaque menor para as síndromes (WASER & OLLERTON, 2006; WASER *et al.*, 1996).

Segundo Herrera (1996), a demonstração de que polinizadores exercem seleção sobre algumas características florais e que as plantas podem responder à seleção não verifica que ambos os fenômenos ocorrem universalmente ou que muitas ou todas as características de cada planta polinizada por insetos foram compartilhadas em um período evolutivo pela ação seletiva de seus agentes polinizadores comuns.

Muito do debate atual sobre a aplicabilidade do conceito de síndromes de polinização pode ser resumido com a afirmação feita por Herrera (1996) de que a aplicação indiscriminada deste conceito levou a um artificialismo exagerado no grau de adaptação das plantas aos polinizadores.

## Recursos

Plantas fornecem benefícios (néctar, pólen, resinas, entre outros) para que os polinizadores se movam sequencialmente entre flores da mesma espécie. Um padrão de ótimo forrageamento do polinizador é fornecido por uma dieta diversificada, composta por algumas ou todas as espécies com flores disponíveis, dado que raramente o retorno energético necessário pelo animal é fornecido apenas por uma espécie vegetal (GEGEAR e LAVERTY, 2004). Além disto, os visitantes florais buscam ativamente uma variedade de recursos, sendo atraídos por diversas características florais.

Um dos atributos que determinam as síndromes de polinização são os recursos produzidos: néctar, pólen, odores, resinas, óleos ou a própria flor. Pólen e néctar são os principais recursos oferecidos pelas flores aos animais visitantes pelos serviços como agentes polinizadores (DAFNI, 2005). Exsudados estigmáticos, lipídios florais, fragâncias, resina floral, tecidos comestíveis florais e sítios para nidificação são outros recursos florais [SIMPSON & NEFF, (1983); ver também DAFNI (2005)].

### **Pólen**

O pólen é constituído quimicamente por proteínas, carboidratos, aminoácidos, lipídios, minerais, enzimas, pigmentos e outros, sendo utilizado como alimento especialmente por insetos, tanto pelos adultos, como para alimentar larvas (DAFNI, 2005).

Evidências de adaptação dos grãos de pólen para a polinização existem para poucas espécies, por exemplo, em espécies polinizadas por vibração (*buzz pollination*, em inglês; BUCHMANN, 1983) ou pelo vento (CULLEY *et al.*, 2002). Além das já citadas, não existem correlações entre a morfologia do pólen e suas funções como recurso floral. Por outro lado, existe correlação entre o número de grãos de pólen produzidos e a sua utilização como recurso, isto é, espécies que oferecem grãos de pólen como recurso produzem uma quantidade maior de pólen (SIMPSON & NEFF, 1983).

### **Néctar**

Enquanto, na evolução das plantas, o pólen apresenta uma longa história – com um extenso e antigo registro fóssil –, o néctar é algo aparentemente novo, sendo uma característica peculiar das angiospermas (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1971). No entanto, Endress (1994) afirma que, nas primeiras angiospermas, os recursos para insetos polinizadores na evolução da flor foram secreções florais, e não pólen, em contraste com hipóteses anteriores. O néctar é o recurso floral mais importante oferecido pelas angiospermas aos visitantes florais (GALETTO & BERNADELLO, 2005). A explicação adaptativa dada ao néctar, produzido nos nectários dentro das flores, é que ele geralmente está envolvido na atração de polinizadores potenciais.

O néctar é uma solução aquosa de energia provida por açúcares (BAKER & BAKER, 1975), com predomínio de sacarose (um dissacarídeo) e duas hexoses (glicose e frutose), ocorrendo traços de outros açúcares (BAKER & BAKER, 1983). Além destes, o néctar pode ter outros constituintes químicos, que podem ser organizados em cinco grupos: aminoácidos, proteínas, lipídios, ácido ascórbico e alcaloides (BAKER & BAKER, 1975). O néctar floral é diretamente obtido e consumido principalmente por pássaros, morcegos e outros mamíferos, borboletas, mariposas, moscas, abelhas e outros animais relacionados (PROCTOR *et al.* 1996).

Dentro da concepção de síndromes de polinização, às características do néctar, como volume, concentração, horário de apresentação e constituição química, pode-se propor padrões, segundo a preferência dos visitantes florais (Tabela 2 neste trabalho). Por exemplo, quanto à constituição química, cada grupo de animais nectarívoros prefere certos constituintes no néctar, ou combinação destes, o que sugere um processo coevolutivo entre plantas e animais. Contudo, tais considerações precisam ser cautelosas, visto que avanços nesta área de pesquisa detectaram muitas exceções (GALETTO & BERNADELLO, 2005). Neste sentido, o estudo da razão entre os tipos de açúcares tem recebido muita atenção, e as generalizações sobre esta característica (tabela 2) têm sido contestadas (CHALCOFF *et al.*, 2006).

### **Atração de visitantes florais**

Flores polinizadas por animais advertem a existência de um ou mais recursos florais aos visitantes por estímulos visuais, olfatórios e táteis apresentados simultaneamente (KEVAN, 2005), facilitando uma eficiente transferência de pólen (DYER, 2004). A conspicuidade de um atrativo depende da cor, tamanho, forma, emissões voláteis das flores, assim como a percepção dos visitantes destes atrativos (KEVAN, 2005). Embora o estudo de tais atrativos concentre-se no tamanho e forma das flores, é importante reconhecer que os *displays* florais são compostos por muitos estímulos simultaneamente ativos (*e.g.* odores, cores, contraste no brilho) (DAFNI & NEAL, 2005).

A soma de recursos nutricionais oferecidos por diferentes flores é variável, e abelhas (assim como outros animais) usam uma variedade de capacidades sensoriais, incluindo visão e/ou olfato, para facilitar a discriminação entre flores fornecedoras ou não de recursos (DYER, 2004).

### **Conclusão**

A interação polinizador-planta tem sido uma área de pesquisa muito ativa, com várias questões novas. A compreensão dos processos que geram e mantêm este tipo de interação ainda é alvo de grande debate. As perspectivas futuras são focadas em um revigoramento desta área de pesquisa, sobretudo pelo melhor conhecimento das regiões tropicais, quanto à diversidade de espécies animais e vegetais e suas interações.

A discussão do papel da coevolução entre animais e plantas, com ênfase na polinização, será o tema aqui tratado. No capítulo 1, serão apresentados os dados coletados pelos autores em campos rupestres da Cadeia do Espinhaço, em Minas Gerais. Será discutido se diferentes tipos florais influenciam no processo de escolha de diferentes visitantes florais. No capítulo 2, será tratada a biologia floral, diversidade e comportamento de visitantes florais e polinização por vibração em *Solanum* L. (Solanaceae).

## Referências bibliográficas:

- BAKER, H. G.; BAKER, I. Nectar constitution and pollinator-plant evolution. In: GILBERT, L. E.; RAVEN, P. H. **Coevolution of animals and plants**. Austin: Texas University Press, 1975. p. 100-140.
- BAKER, H. G.; BAKER, I. Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type. In: JONES, C. E.; LITTLE, R. J. **Handbook of experimental pollination biology**. New York: van Nostrand Reinhold, 1983. p. 117-141.
- BARTH, F. G. **Insects and flowers: the biology of a partnership**. Princeton, New Jersey: Princenton University Press, 1985.
- BAWA, K. S. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. **Annu. Rev. Ecol. Syst.** , p. 21: 399-422, 1990.
- BAWA, K. S. Pollination, seed dispersal and diversification of angiosperms. **TREE**, p. 10(8): 311-312, 1995.
- BUCHMANN, S. L. Buzz pollination in angiospermas. In: JONES, C. E.; LITTLE, R. **Handbook of experimental pollination biology**. 1983. p. 73-113.
- CHALCOFF, V. R.; AIZEN, M. A.; GALETTO, L. Nectar concentration and composition of 26 species from the temperate forest of south America. **Annals of Botany**, 2006. 97: 413-421.
- CULLEY, T. M.; WELLER, S. G.; SAKAI, A. K. The evolution of wind pollination in angiosperms. **Trends in Ecology & Evolution** , August 2002. 17(8): 361-369.
- DAFNI, A. Rewards in Flowers (Introduction). In: DAFNI, A.; KEVAN, P. G.; HUSBAND, B. C. **Practical Pollination Biology**. Cambridge, Ontario, Canadá: Enviroquest, 2005.
- DAFNI, A.; NEAL, P. R. 4.2: Flower shape and size. In: DAFNI, A.; KEVAN, P. G.; HUSBAND, B. C. **Practical Pollination Biology**. Cambridge, Ontario, Canadá: Enviroquest, 2005. p. 149-156.
- DARWIN, C. R. **A Origem das Espécies**. Londres: John Murray, [1859] 2002.
- DYER, A. G. The evolution of flower signals to attract polliantors. **Chemistry in Australia**, 2004. 4-6.
- ENDRESS, P. K. Floral structure and evolution of primitive angiosperms: recent advances. **Plant Systematics and Evolution**, 1994. 192: 79-97.
- FAEGRI, K.; VAN DER PIJL, L. **The Principles of Pollination Ecology**. Oxford: [s.n.], 1971 (2 ed. rev).

- FENSTER, C. B.; ARMBRUSTER, W. S.; WILSON, P.; DUDASH, M.R.; THOMSON, J. D. Pollination syndromes and floral specialization. **Annu. Rev. Ecol. Evol. syst.** , 2004. 35: 375-403.
- GALETTO, L.; BERNADELLO, G. 5.3: Nectar. In: DAFNI, A.; KEVAN, P. G.; HUSBAND, B. C. **Practical pollination biology**. Cambridge, Ontario, Canadá: Enviroquest, 2005.
- GEGEAR, R. J.; LAVERTY, T. M. The effect of variation among floral traits on the flower constancy of pollinators. In: CHITTKA, L.; THOMSON, J. D. **Cognitive ecology of pollination: animal behaviour and floral evolution**. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2004. p. 1-20.
- GORELICK, R. Did insect pollination cause increased seed plant diversity? **Biological Journal of the Linnean Society**, 2001. 74: 407-427.
- HERRERA, C. M. Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a devil's advocate approach. In: LLOYD, D. G.; BARRETT, S. C. H. **Floral Biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants**. New York, EUA: Chapman & Hall, 1996. p. 65-87.
- HOWE, H. F.; WESTLEY, L. C. **Ecological relationships of plants and animals**. New York: Oxford University Press, 1988.
- JANZEN, D. H. When is it coevolution? **Evolution**, 1980. 34(3): 611-612.
- KEVAN, P. G. Advertisement in flowers (Introduction). In: DAFNI, A.; KEVAN, P. G.; HUSBAND, B. C. **Practical Pollination Biology**. Cambridge, Ontario, Canadá: Enviroquest, 2005. p. 148-149.
- KOLREUTER, J. G. **Vorläufige Nachrichten von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen**. Leipzig: Gleditschischen Handlung, 1761.
- MAGALLÓN, S.; CASTILLO, A. Angiosperm diversification through time. **American Journal of Botany**, 2009. 96(1): 349-365.
- PACINI, E.; NEPI, M.; VESPRINI, J. L. Nectar biodiversity: a short review. **Plant Syst. Evol.** , 2003. 238: 7-21.
- RIDLEY, M. **Evolução**. Porto Alegre: Artmed, 2006.
- ROUBIK, D. W. **Ecology and natural history of tropical bees**. New York: Cambridge University Press, 1989.
- SIMPSON, B. B.; NEFF, J. L. Evolution and diversity of floral rewards. In: JONES, C. E.; LITTLE, R. J. **Handbook of experimental pollination biology**. New York: Scientific and Academic Editions, 1983. p. 142-159.

SPREENGEL, C. K. Discovery of the secret of nature in the structure and fertilization of flowers. In: LLOYD, D. G.; BARRETT, S. C. H. **Floral Biology**: studies on floral evolution in animal-pollinated plants. Berlin: Frederick Vieweg, [1793] 1996.

THOMPSON, J. N. Concepts of coevolution. **Trends in Ecology and Evolution**, 1989. 4(6): 179-183.

THOMPSON, J. N. **The coevolutionary process**. Chicago: The University of Chicago Press, 1994.

TRAVERSE, A.; JAKOBSSON, A. Ecology of plant reproduction: mating systems and pollination. In: PUGNAIRE, F.; VALLADARES, F. **Functional plant ecology**. Boca Raton, Florida, EUA: CRC Press, 2007. p. 515-548.

WASER, N. M.; CHITTKA, L.; PRICE, M. R.; WILLIAMS, N. M.; OLLERTON, J. Generalization in pollination systems, and why it matters. **Ecology**, p. 77(4): 1043-1060, 1996.

WASER, N. M.; OLLERTON, J. **Plant-pollinator interactions**: from specialization to generalization. Chicago: University of Chicago Press, 2006.

# Capítulo 1: Diferentes tipos florais influenciam no processo de escolha de diferentes visitantes florais?

---

Valdir Lamim-Guedes<sup>1</sup>, Leonardo Galetto<sup>2</sup> & Yasmine Antonini<sup>3</sup>

1 – Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Biomas Tropicais, Universidade Federal de Ouro Preto.

2 – Instituto Multidisciplinário de Biologia Vegetal/Universidade Nacional de Córdoba - Argentina.

3 – Departamento de Biodiversidade, Evolução e Meio Ambiente (DEBIO)/Instituto de Ciências Exatas e Biológicas (ICEB)/Universidade Federal de Ouro Preto.

## Resumo

Neste trabalho, utilizou-se um método comparativo para avaliar se alguns traços e recursos florais influenciam no processo de escolha de diferentes animais. As coletas foram realizadas em Ouro Preto, Minas Gerais. O néctar foi extraído com capilares de vidro, volume e concentração foram medidos em campo no primeiro dia da antese em flores ensacadas desde a pré-antese, entre 10 e 12 horas. A quantidade de açúcares foi calculada utilizando-se uma equação matemática. Foram estudadas 08 espécies (5 famílias). O volume e a concentração de açúcares variaram significativamente entre os tipos florais. As análises estatísticas apontaram que as espécies IDLL apresentam concentrações maiores de açúcares que ORNI e IDLC. O pequeno volume e a baixa concentração nas espécies IDLC reflete em uma pequena quantidade de açúcares nas amostras. Isto deve-se, provavelmente, a uma menor necessidade energética dos visitantes florais destas espécies, em comparação às espécies ORNI e IDLL. A diferença entre os tipos florais diz respeito, em parte, a modificações no volume, concentração e quantidade de açúcar no néctar. Além do tipo de polinizador, a produção de néctar por flor pode estar sujeita a outras pressões seletivas, como densidade floral, habitat, sistema reprodutivo e a influência de pilhadores de néctar.

## Palavras-chave:

Néctar; Visitantes florais; Tipos florais; Síndromes de polinização.

## Introdução

Diversas características florais são reconhecidas como necessárias para o sucesso da polinização. Esta conclusão não é recente. Há cerca de 200 anos atrás, tais características eram atribuídas à vontade divina (por exemplo, SPREENGEL, [1793] 1996), embora posteriormente tenha sido aceito que a origem destas características deve-se à evolução por seleção natural (DARWIN, [1859] 2002). Um traço floral apresenta importância adaptativa se influenciar o *fitness* da planta, que pode se dar por (a) influenciar o comportamento do visitante floral; ou (b) pela existência de um mecanismo exato de remoção e deposição do pólen no corpo do animal (WASER, 1983).

A diversidade de essências, cores e outras características identificáveis das flores podem ser estrategicamente importantes porque elas servem para que o polinizador possa reconhecer rapidamente a flor (HEINRICH, 1975). Apesar disto, muitas das características florais são aparentemente desenhadas para limitar (por exclusão) o acesso de forrageadores (HEINRICH, 1983).

Mudanças no formato da flor são os principais meios pelos quais o acesso à flor e seus recursos são restringidos (GUREVITCH *et al.*, 2002). Neste sentido, por exemplo, o comprimento da corola determina a acessibilidade ao néctar pelos visitantes florais e, assim, influencia fortemente o espectro de visitantes florais. Flores com corolas tubulares são visitadas basicamente por animais com língua longa ou outras estruturas alongadas, como pássaros, borboletas, mariposas, morcegos e algumas abelhas (como *Xylocopa* spp. e *Bombus* spp., Apidae).

O recurso disponível também exerce uma restrição sobre os tipos de visitantes florais. Por exemplo, besouros geralmente consomem muito pouco néctar, ao contrário das abelhas e beija-flores, que dependem muito destes recursos. Existem também recursos coletados por poucas espécies, como é o caso das abelhas Euglossini (Apidae), conhecidas como abelhas das orquídeas, por coletar essências florais nestas plantas, que são utilizadas no *display* sexual dos machos (DRESSLER, 1982). Mesmo existindo uma considerável diversidade de recursos, o néctar é considerado o mais importante recurso floral oferecido pelas flores aos animais que as visitam (SIMPSON e NEFF, 1983).

O néctar funciona somente como um recurso para polinizadores, estando sujeito à pressão seletiva destes animais (KEARNS e INOUE, 1993). Ele é um produto vegetal voltado para a atração de potenciais polinizadores e isto se reflete em diferenças quanto ao volume produzido, concentração, composição química e tempo de secreção, ou ainda a disponibilidade do néctar conforme a morfologia floral (NICOLSON, 2007). As características do néctar tendem a ser similares entre plantas polinizadas por um mesmo *taxa* animal,

resultando em diferenças entre os nectares de plantas aparentadas, mas polinizadas por diferentes animais (BAKER e BAKER, 1982 *apud* KEARNS e INOUE, 1993). Uma generalização encontrada em muitos trabalhos é que flores polinizadas por morcegos, pássaros e mariposas, animais com uma alta necessidade energética, produzem volumes maiores de néctar e grandes quantidades de açúcares, em relação a flores polinizadas por abelhas, borboletas e pequenas moscas (CRUDEN *et al.*, 1983). Embora a quantidade seja menor, a concentração dos açúcares é maior em néctares de flores polinizadas por abelhas do que em néctares de flores polinizadas por mariposas e beija-flores (CRUDEN *et al.*, 1983).

Cores, odores, formas, tipo de recurso e período de exposição afetam o número e tipo de visitantes florais das espécies vegetais, sendo que certas combinações destes atributos frequentemente estão associados com tipos particulares de polinizadores (usualmente, classes ou ordens de animais), conhecidas como síndromes de polinização (GUREVITCH *et al.*, 2002). Estas síndromes são, portanto, um conjunto de características florais, incluindo recursos, associado à atração e utilização de recursos por um grupo específico de visitantes florais, sendo que estas características florais surgiram de forma independente evolutivamente (FENSTER *et al.*, 2004).

As síndromes não representam ligações filogenéticas entre plantas com mesma síndrome, mas um padrão de convergência evolutiva. Esta convergência fenotípica entre plantas não aparentadas ocorre porque elas compartilham o mesmo grupo funcional de animais como polinizadores (FENSTER *et al.*, 2004). Os padrões encontrados (as síndromes) foram descritos inicialmente por Delpino (1873-1874 *apud* AYASSE e ARROYO, 2011) e aceitos hegemonicamente durante quase todo o século XX, tendo nas décadas de 1960-1970 a sua forma mais moderna com Faegri & van der Pijl (1971). Contudo, nos últimos anos, alguns autores têm proposto que os sistemas de polinização tendem à generalização, desacreditando a veracidade biológica das síndromes (WASER *et al.* 1996, WASER & OLLERTON, 2006; mas veja FENSTER *et al.*, 2004). Segundo Herrera (1996), a aplicação indiscriminada deste conceito levou a um artificialismo exagerado no grau de adaptação das plantas aos polinizadores.

Apesar de ter sido um aspecto muito explorado por pesquisadores, as características, distribuição e validade das síndromes de polinização ainda não são questões fechadas, sobretudo quando se consideram áreas pouco conhecidas, como alguns tipos vegetacionais tropicais, como cerrado e campos rupestres.

Neste trabalho, utilizou-se um método comparativo para avaliar se alguns traços (cor e forma, entre outros que formam os tipos florais) e recursos florais (características do néctar)

influenciam no processo de escolha de diferentes animais. Neste sentido, considerou-se a hipótese de que existe diferença entre o volume e concentração do néctar floral entre diferentes tipos florais, ou seja, se é possível distinguir tipos florais baseando-se apenas nestas duas características do néctar. E ainda, comparamos os nossos dados com o que tem sido apontado em outros estudos disponíveis na literatura científica.

## **Metodologia**

As coletas foram realizadas em Ouro Preto, no extremo sul cadeia do Espinhaço ou Serra Geral, região central do estado de Minas Gerais. A região situa-se em uma zona de transição entre a Floresta Atlântica e o Cerrado, com campos rupestres relictuais, e o clima é do tipo Cwb de Köppen, com invernos frios e secos e verões quentes e úmidos (ANTUNES, 1986). Com relevo acidentado, a região da Cadeia do Espinhaço foi uma das primeiras a ser densamente povoadas no Brasil, no final do século XVII e início do século XVIII. Desde então, vem sofrendo forte pressão sobre seus recursos naturais (DEAN, 1996; LAMIM-GUEDES, 2010). De acordo com o *Atlas para a Conservação da Biodiversidade no Estado de Minas Gerais* (DRUMMOND *et al.*, 2005), todo o complexo do Espinhaço foi considerado de Importância Biológica Especial para vários grupos biológicos.



Figura 1.1: Mapa com a localização de Ouro Preto, no estado de Minas Gerais (Mapa: V. Lamim-Guedes).

As coletas foram realizadas na Serra da Brígida (20°21'S e 43°30'O) (Figura 1.2), zona rural da cidade, próximo ao Morro de São Sebastião, cuja vegetação predominante são os campos rupestres sobre canga (afloramentos ferruginosos). A área fica no entorno no Parque Municipal da Cachoeira das Andorinhas, inserido na Área de Proteção Ambiental (APA) da Cachoeira das Andorinhas. Uma população de *Dasyphyllum sprengelianum* (Gardner) Cabrera foi estudada no Campus da Universidade Federal de Ouro Preto (20°18'45"S, 43°33'45"W), a 1.250 m de altitude, em campo rupestre sobre canga.

Os campos rupestres ferruginosos estão entre os ecossistemas com maior perda de *habitat*, menor área de ocorrência e de representatividade em unidades de conservação e menos estudos de Minas Gerais (JACOBI e CARMO, 2008). Concentram-se principalmente no Quadrilátero Ferrífero, crescendo diretamente sobre couraças ricas em minério de ferro e, geralmente, pobres em nutrientes e umidade.

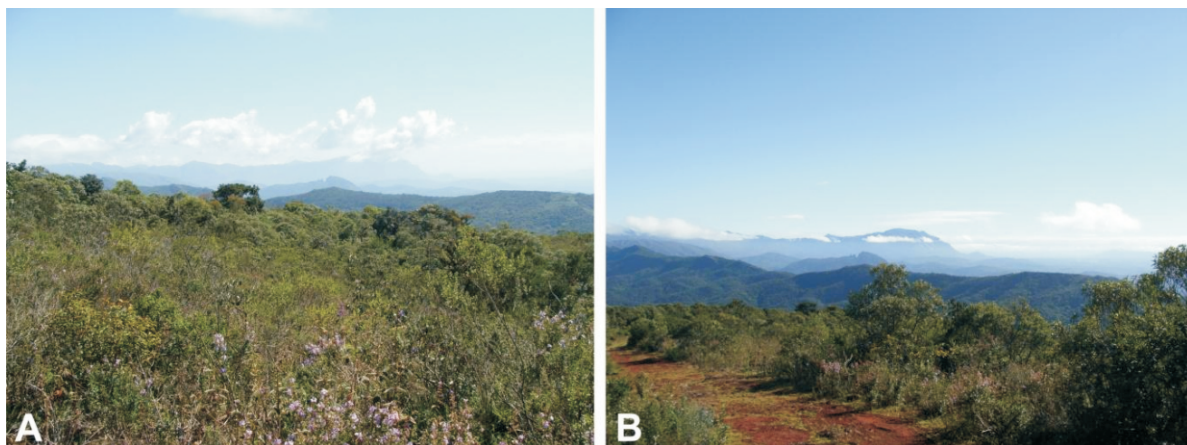


Figura 1.2: Fotos das áreas de estudo. Serra da Brígida em Ouro Preto-Minas Gerais (campo rupestre sobre canga) (Fotos: V. Lamim-Guedes).

Amostras de néctar foram coletadas em populações naturais de 8 espécies (5 famílias, Figura 3). As coletas foram realizadas no período de abril a julho e em novembro de 2011. As espécies foram selecionadas a partir de um transecto de aproximadamente 50 metros de extensão. Foram selecionadas as plantas em floração até 2 metros de cada lado do transecto e, se necessário, eram adicionadas plantas de outros locais próximos ao transecto, para obtenção de um número mínimo de 5 indivíduos por espécie.

A coleta do néctar foi realizada no primeiro dia da antese, em flores ensacadas desde a pré-antese, entre 10 e 12 horas. O reduzido horário definido para as coletas minimiza a influência da evaporação e mudanças nas taxas de produção do néctar, que alteram o volume e a concentração ao longo do dia (KEARNS e INOUE, 1993). Todas as espécies estudadas (Tabela 1) não apresentam características comuns em plantas visitadas por animais noturnos, como cor das pétalas branco-esverdeada, odores fortes e apenas antese noturna, desta forma, provavelmente, não existem visitantes noturnas nestas espécies.

O néctar foi extraído com capilares de vidro de 1 e 10 µL (Drummond scientific Company), posteriormente armazenado em papel para cromatografia Whatman nº. 1, acondicionado em *eppendorfs* e mantido sob refrigeração para posterior análise química.

A concentração de açúcares nos néctares, medida em equivalente sacarose [%açúcares = (massa total de açúcares/massa total) . 100] foram calculadas utilizando refratômetro de mão (RHB-32 ATC, escala 0-32%±0,2%, com compensação de temperatura automática 10-30°C). Amostras com volume reduzido (<0,5 µL) ou concentração superior a 32% eram diluídas em água destilada (KEARNS e INOUE, 1993). Para calcular a concentração das amostras diluídas, usou-se a fórmula:

$$\text{Equação A: } C_2 = C_1 \cdot V_1 / V_2$$

Onde:  $C_1$  = concentração inicial;  $V_1$  = volume inicial (apenas néctar);  $C_2$  = concentração final (obtida com o refratômetro, amostra diluída);  $V_2$  o volume final (néctar + água).

A quantidade de miligramas de açúcares foi calculada a partir da equação B (GALETTO e BERNADELLO, 2005, p. 274):

$$\text{Equação B: } Y = 0,00226 + (0,00937x) + (0,0000585x^2)$$

Onde:  $x$  = concentração (*i.e.*, obtida pela leitura do refratômetro, corrigida usando a equação A, no caso da amostra ter sido diluída);  $y$  = mg de açúcares por  $\mu\text{L}$ .

Para avaliar a relação ente visitantes florais e características florais, como sugerido por BAKER e BAKER (1983), o principal tipo floral para cada espécie foi determinado. O conceito de tipos florais é similar à classificação em síndromes de polinização (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1971), com a adição de informações disponíveis sobre os polinizadores associados às flores, além das características florais (ANTONINI *et al.*, 2010; CHALCOFF *et al.*, 2006). Para esta proposta, foram obtidos, em campo, dados sobre a fenologia floral (horário de antese), forma, cor, simetria das flores, assim como observações sobre os visitantes florais. As observações dos visitantes florais foram realizadas de forma não sistemática em campo, informações adicionais foram fornecidas por outros pesquisadores. Plantas foram classificadas, quanto ao hábito, em arbustiva e herbácea (Tabelas 1 e 2).

As espécies foram classificadas como ornitófilas (ORNI, visitadas por beija-flores, espécies com corolas tubulares > 1 cm e vermelhas); insetos diurnos com língua longa (IDLL, espécies com corolas com tubos > 1cm, mas não vermelhas, visitadas por borboletas, mariposas e grandes abelhas); insetos diurnos com língua curta (IDLC, espécies com corolas < 1 cm, visitadas por pequenas abelhas e moscas). Esta classificação em tipos florais foi capaz de englobar todas as plantas estudadas, visto a ausência de espécies com visitantes noturnos e falta de evidência para classificar alguma espécie como generalista. Uma das espécies foi classificada como ORNI e IDLL (Tabela 2).

As análises para verificar o efeito da associação planta-visitante floral sobre a concentração e volume dos néctares foram realizadas utilizando o software Statistica 7. O teste realizado foi uma One-way ANOVA, com o tipo floral como variável independente. *A posteriori*, foi realizado o teste de Tukey. Foi utilizado Teste t para verificar diferenças no volume, concentração e quantidade de açúcares entre espécies de uma mesma família.

## Resultados

Das oito espécies estudadas, cinco apresentaram o hábito de vida arbustiva, duas herbáceas e uma liana. Em relação à simetria, sete apresentaram simetria actinomorfa e uma, zigomorfa. Em relação ao comprimento da corola, duas apresentaram corola curta e o restante, corola longa (Tabela 1).

Tabela 1: Espécies estudadas (N=12), características vegetativas e reprodutivas e locais de coleta.

| Família/Espécie                                         | FV | Cor  | Sim | C C | Local. | Per.       |
|---------------------------------------------------------|----|------|-----|-----|--------|------------|
| Asteraceae                                              |    |      |     |     |        |            |
| 1 Asteraceae sp.1                                       | A  | Rs   | A   | C   | 1      | A, M, J N. |
| 2 Asteraceae sp.2                                       | A  | M    | A   | C   | 1      | M, J N     |
| 3 <i>Dasyphyllum sprengelianum</i> (Gardner) Cabrera    | A  | A/B  | A   | L   | 2      | J L        |
| Bromeliaceae                                            |    |      |     |     |        |            |
| 4 <i>Dyckia saxatilis</i> Mez                           | H  | L    | A   | L   | 1      | A, N       |
| Passifloraceae                                          |    |      |     |     |        |            |
| 5 <i>Passiflora haematostigma</i> Mart. ex Mast.        | L  | B    | Z   | L   | 1      | N          |
| Rubiaceae                                               |    |      |     |     |        |            |
| 6 <i>Psyllocarpus laricoides</i> Mart. ex Mast. & Zucc. | H  | Rx/B | A   | L   | 1      | M, J N     |
| Verbenaceae                                             |    |      |     |     |        |            |
| 7 <i>L. lilacina</i> Desf.                              | A  | Rs   | A   | L   | 1      | J N        |
| 8 <i>Lantana</i> sp. 1                                  | A  | B    | A   | L   | 1      | J N        |

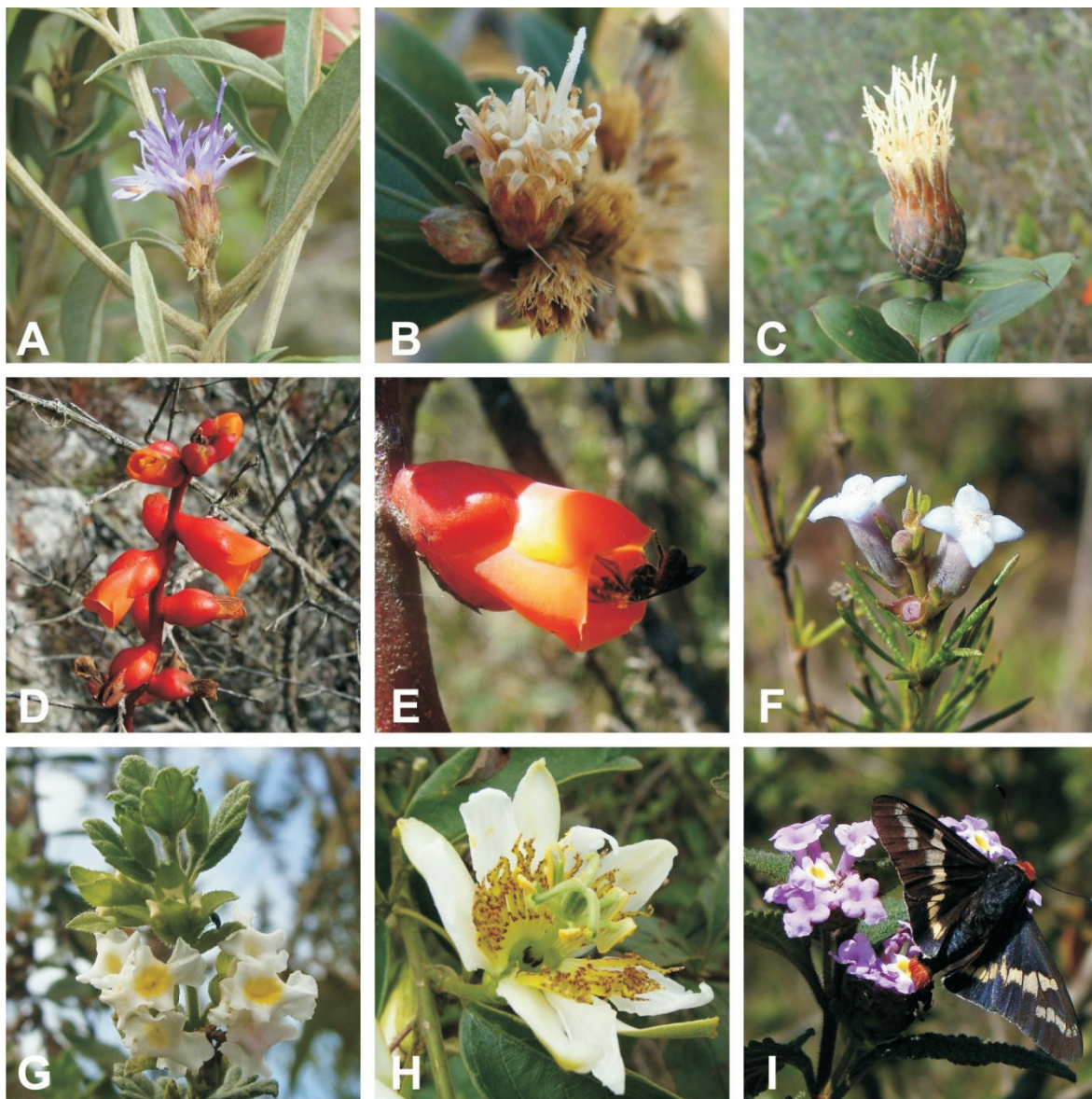
FV (Forma de vida): H. herbácea, A. arbustiva, L. liana; Cor: A. amarela, B. branca, L. laranja, M. marrom, Rs. rosa, Rx. Roxa, V. vermelha; Simetria: A. actinomorfa, Z. zigomorfa; C C (Comprimento da Corola): L. longa, C. curta; Local: 1. Serra da Brígida, 2. Campus da UFOP; Per (Período de coleta): A. abril, M. maio, JN. junho, JL. julho, N. novembro.

As concentrações variaram bastante, dentro de uma mesma espécie (C.V. médio  $44 \pm 22,04\%$ ). Das oito espécies estudadas, três (*Asteraceae* sp. 1, *P. laricoides*, *Lantana* sp. 1) apresentam coeficiente de variação maior que 50% (Tabela 2). As outras espécies apresentaram coeficiente de variação entre 16 e 40%. Apesar de existir uma variação grande nos valores encontrados para a concentração dentro das espécies, esta variou menos que o volume a quantidade de açúcares.

No caso de *P. laricoides* (concentração média  $38.42 \pm 26.84\%$ , amplitude 5,6-80% e coeficiente de variação 70%), foram realizadas coletas com volume muito pequeno (todas  $< 0,04\mu\text{L}$ ), sendo que, em algumas amostras, o néctar coletado eram praticamente apenas cristais de açúcares um pouco umedecidos (nestes casos, a concentração estava próxima de 80%). As medições da concentração através do refratômetro de mão apresentam uma maior imprecisão no caso das espécies com reduzido volume, sendo necessária a diluição

Tabela 2: Concentração, volume e miligramas de açúcar no néctar e tipo floral de 12 espécies.

| Família/Espécie           | N  | Vol. (µL)  | Amplitude   | CV | Conc. (%)   | Amplitude  | CV | Açuc. (Mg) | Amplitude   | CV  | Tipo Floral |
|---------------------------|----|------------|-------------|----|-------------|------------|----|------------|-------------|-----|-------------|
| Asteraceae                |    |            |             |    |             |            |    |            |             |     |             |
| 1 <i>Asteraceae</i> sp.1  | 24 | 0,07±0,06  | 0,01-0,25   | 86 | 21,02±15,88 | 3,00-75,00 | 76 | 0,02±0,02  | 0,002-0,01  | 100 | IDLC        |
| 2 <i>Asteraceae</i> sp.2  | 34 | 0,05±0,02  | 0,025--0,12 | 40 | 29,54±10,96 | 5,95-70,2  | 37 | 0,02±0,01  | 0,001-0,05  | 50  | IDLC        |
| 3 <i>D. sprengelianum</i> | 28 | 0,77±0,44  | 0,23-1,89   | 57 | 32,81±10,39 | 11,94-56   | 32 | 0,29±0,23  | 0,06-1,25   | 79  | IDLL        |
| Bromeliaceae              |    |            |             |    |             |            |    |            |             |     |             |
| 4 <i>D. saxatilis</i>     | 23 | 16,8±13,83 | 1,7-57      | 82 | 23,5±5,22   | 18,2-42    | 22 | 4,06±3,44  | 0,4-15,9    | 85  | ORNI, IDLL  |
| Passifloraceae            |    |            |             |    |             |            |    |            |             |     |             |
| 5 <i>P. haematostigma</i> | 13 | 51±12,76   | 27,6-43,2   | 25 | 33,08±5,37  | 27,6-43,2  | 16 | 19,24±6,3  | 12,1-33,03  | 33  | IDLL        |
| Rubiaceae                 |    |            |             |    |             |            |    |            |             |     |             |
| 6 <i>P. laricoides</i>    | 12 | 0,02±0,01  | 0,003-0,04  | 50 | 38,42±26,84 | 5,6-80     | 70 | 0,01±0,01  | 0,0005-0,26 | 100 | IDLL        |
| Verbenaceae               |    |            |             |    |             |            |    |            |             |     |             |
| 7 <i>L. lilacina</i>      | 15 | 0,04±0,02  | 0,006-0,06  | 50 | 33,08±13,34 | 16,8-62,66 | 40 | 0,02±0,01  | 0,001-0,03  | 50  | IDLL        |
| 8 <i>Lantana</i> sp. 1    | 19 | 0,02±0,01  | 0,003-0,06  | 50 | 39,58±23,17 | 2,00-78,00 | 59 | 0,01±0,01  | 0,0006-0,03 | 100 | IDLL        |



**Figura 1.3:** Espécies estudadas. A. Asteraceae sp.1; B. Asteraceae sp.2; C. *Dasyphyllum sprengelianum*; D-E. *Dyckia saxatilis*; F. *Psyllocarpus laricoides*; G. *L. Lantana* sp. 1; H. *Passiflora haematostigma*; I. *Lantana lilacina* (Fotos: V. Lamim-Guedes).

do néctar, conforme sugerido por Kearns e Inouye (1993), assim como uma menor precisão na medição do volume.

O volume para todas as oito espécies também variou muito (coeficientes de variação entre 25 e 86%, média  $55 \pm 20,33\%$ , Tabela 2), assim como a quantidade de açúcares (média  $2,1 \pm 5,6\text{mg}$ , coeficiente de variação médio  $74,63 \pm 26,74\%$ , Tabela 2).

Contudo, é possível distinguir dois grupos: a) formado pelas espécies de Asteraceae (3 sp.), Rubiaceae (1 sp.) e Verbenaceae (2 sp.) (volume médio  $0,19 \pm 0,36\mu\text{L}$ ) e; b) formado pelas espécies de Bromeliaceae e Passiflora (ambas com uma espécie estudada) (volume médio  $29,17 \pm 21,28\mu\text{L}$ ). Os dois grupos englobam espécies classificadas em mais de um tipo floral (Tabela 2). Além do volume, a quantidade de açúcares foi muito diferente para os dois

grupos,  $0,07 \pm 0,15$  e  $9,54 \pm 8,7$  mg, para grupo a e b, respectivamente. Quanto à concentração, a variação foi pequena,  $31,37 \pm 16,84$  e  $26,96 \pm 6,9$ , para grupo a e b, respectivamente.

Foram encontradas diferenças no volume, concentração e quantidade de açúcares entre os *taxa* aparentados. No caso de Asteraceae, a espécie *Dasyphyllum sprengelianum*, visitada por beija-flores e insetos diurnos com língua comprida, apresenta valores superiores para estas três características, sendo a diferença significativa estatisticamente (volume,  $t=12,37$ ,  $p<0,00$ ; concentração,  $t=2,31$ ,  $p=0,023$ ; quantidade de açúcares,  $t=9,04$ ,  $p<0,00$ ) em relação às outras espécies ( $n=4$ ), que são visitadas por insetos diurnos com língua curta. No caso de Verbenaceae, com as duas espécies classificadas como visitadas por insetos diurnos com língua comprida, existe diferença apenas para o volume entre as duas espécies (volume,  $t=2,44$ ,  $p=0,02$ ; concentração,  $t=0,96$ ,  $p=0,34$ ; quantidade de açúcares,  $t=12,28$ ,  $p=0,14$ ).

Tabela 3: concentração, volume e quantidade de açúcares médios para os diferentes tipos florais.

|                   | N    | Vol.              | Conc. (%)         | Açuc. (Mg)      |
|-------------------|------|-------------------|-------------------|-----------------|
| Todas as amostras | 168  | $6,41 \pm 15,40$  | $30,43 \pm 15,37$ | $2,10 \pm 5,57$ |
| Tipo Floral       |      |                   |                   |                 |
| IDLC              | 58   | $0,05 \pm 0,04$   | $26,01 \pm 13,75$ | $0,01 \pm 0,01$ |
| IDLL              | 110* | $9,75 \pm 18,18$  | $32,75 \pm 15,71$ | $3,2 \pm 6,63$  |
| ORNI              | 23*  | $16,00 \pm 13,83$ | $23,5 \pm 5,22$   | $4,06 \pm 3,43$ |

Tipos florais (Geral): IDLC: inseto diurno com língua curta; IDLL: inseto diurno com língua longa; ORNI: ornitofilia. \*os dados referentes a espécies enquadradas em mais de um tipo floral foram considerados repetidamente.

O volume e a concentração de açúcares variaram significativamente entre os tipos florais. Para o volume ( $F_{2, 188} = 13,473$ ,  $p<0,0000$ ), o teste *a posteriori* apontou que as diferenças devem-se a um volume menor de IDLC em relação à IDLL e ORNI ( $p<0,000$ ) (Tab. 3, Fig. 3). Para a concentração ( $F_{2, 188} = 6,61$ ,  $p<0,001$ ), o teste realizado *a posteriori* atribui as diferenças a uma concentração maior de IDLL em relação à ORNI ( $p = 0,04$ ) e IDLC ( $p = 0,002$ ) (Tab. 3, Fig. 4).

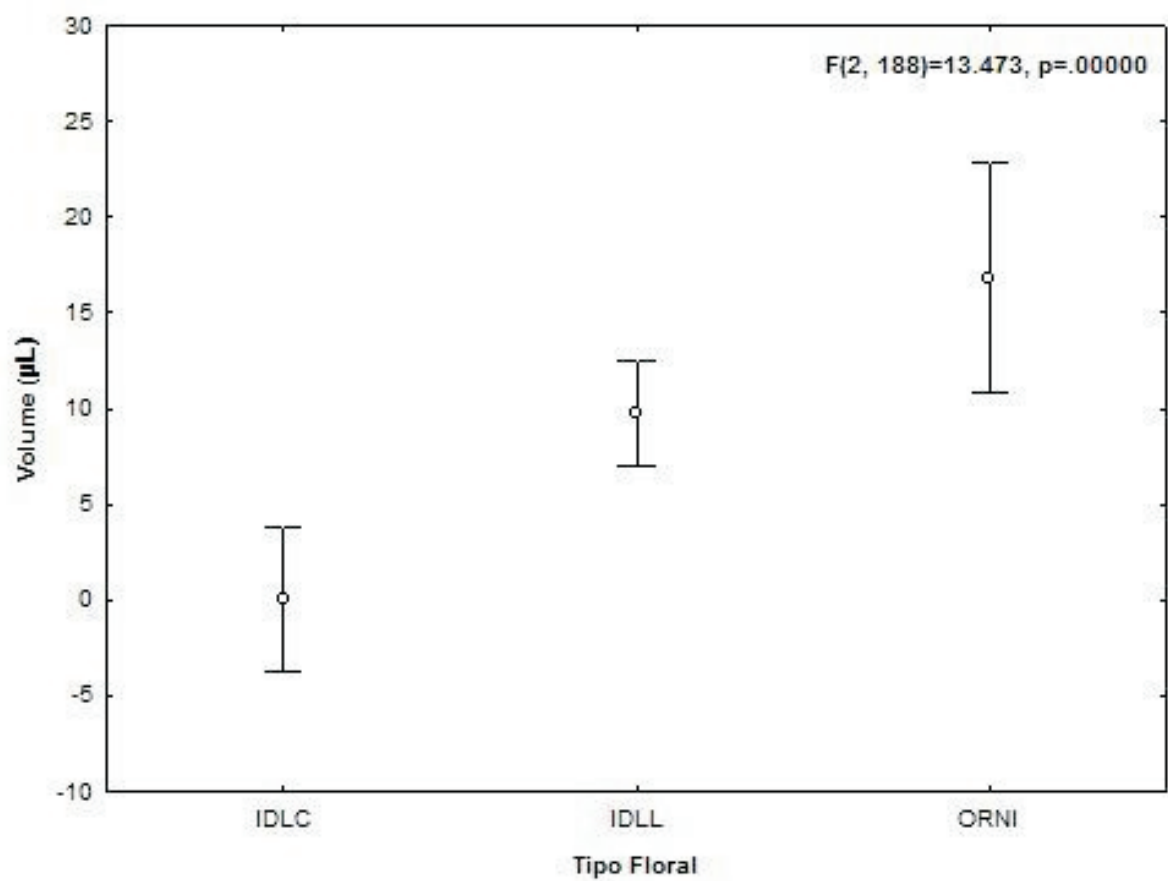


Figura 1.4: Volume do néctar e tipo floral (IDLC: inseto diurno com língua curta; IDLL: inseto diurno com língua longa; ORNI: ornitofilia)

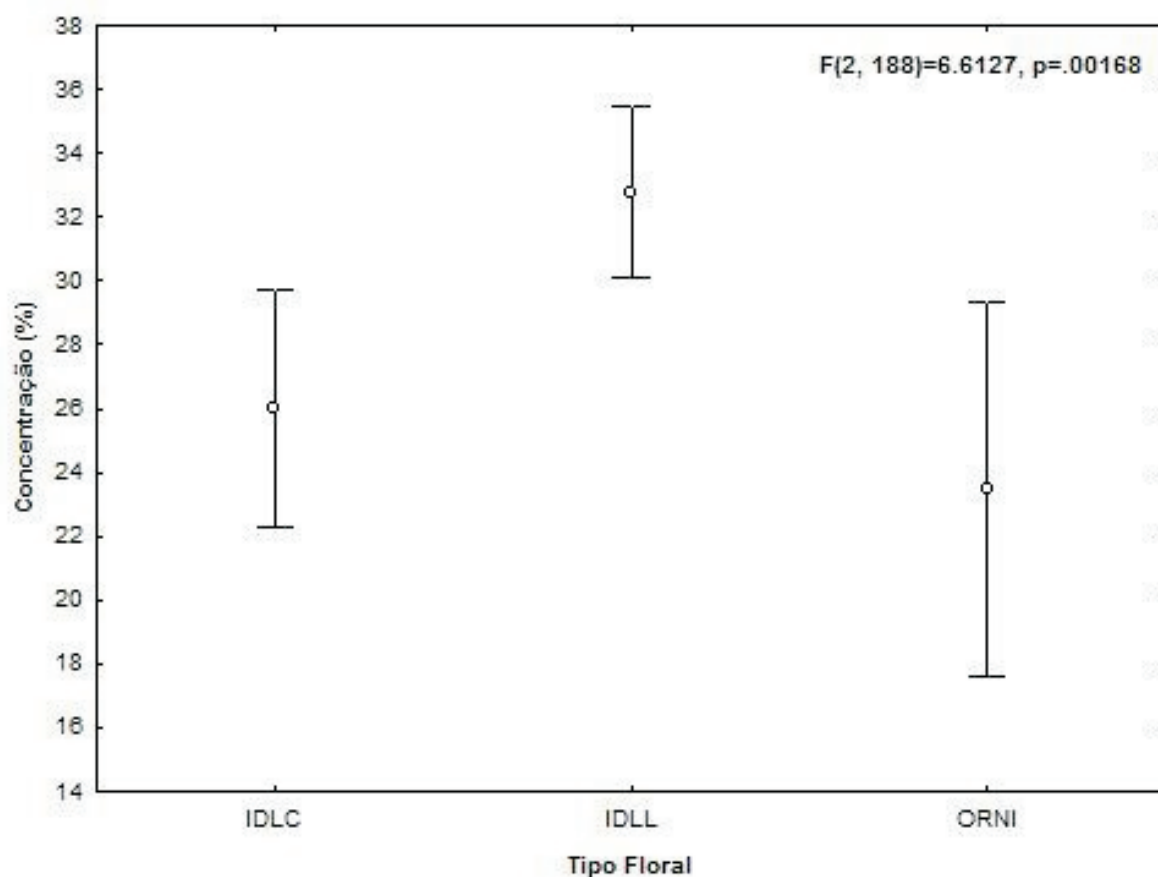


Figura1.5: Concentração do néctar e tipo floral (IDLC: inseto diurno com língua curta; IDLL: inseto diurno com língua longa; ORNI: ornitofilia).

Da mesma forma, a quantidade de açúcares no néctar apresentou diferença significativa ( $F_{2, 188} = 8,58$ ,  $p < 0,000$ , Tab. 3, fig. 6). Após a realização do teste *a posteriori*, ficou claro que o padrão formado apresenta dois grupos, um formado por IDLL e ORNI, com uma maior quantidade açúcares e outro, formado apenas por IDLC, com quantidades muito pequenas de açúcares ( $p < 0,00002$ ).

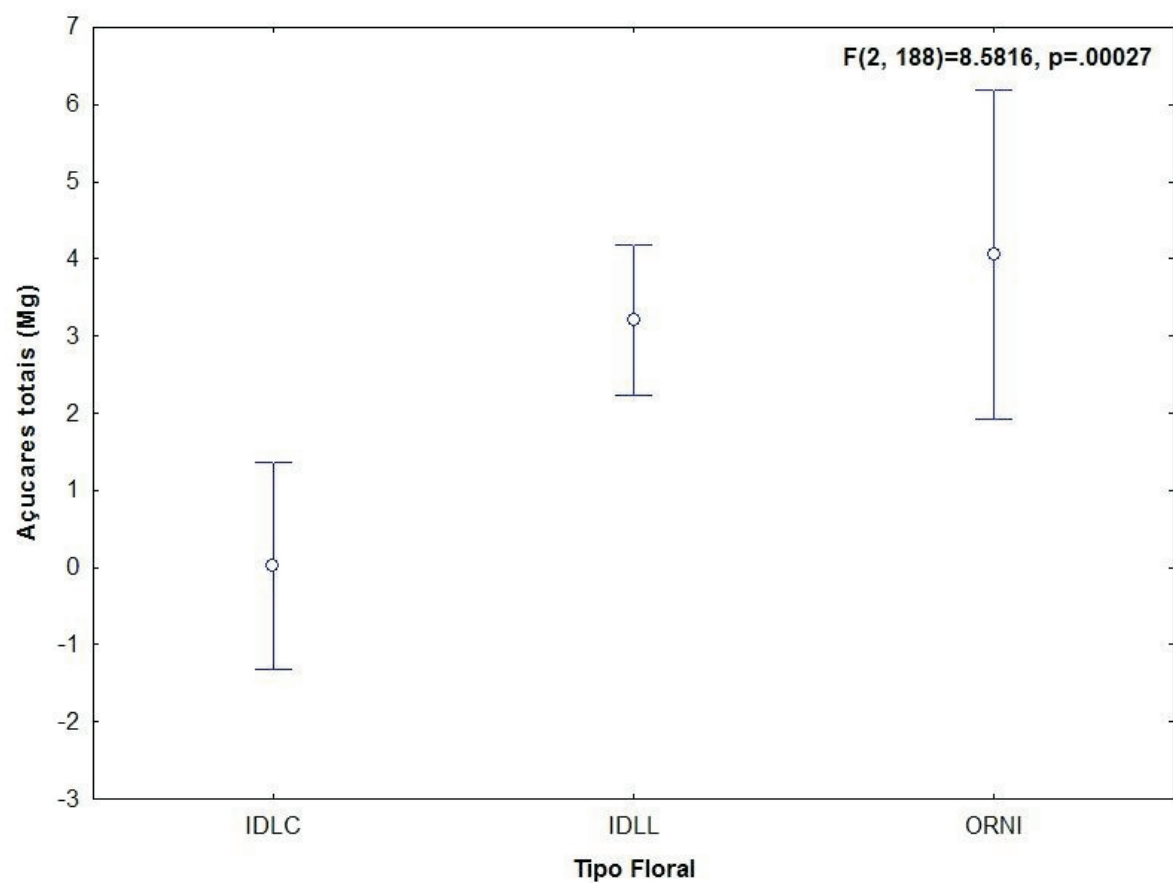


Figura 1.6: quantidade de açúcares (mg) do néctar e tipo floral (IDLC: inseto diurno com língua curta; IDLL: inseto diurno com língua longa; ORNI: ornitofilia)

## Discussão

As espécies estudadas apresentaram uma grande variação, tanto no volume, quanto na concentração do néctar. A média da concentração das oito espécies estudadas ( $30,43 \pm 15.37\%$ ) é maior que a encontrada por Antonini *et al.* (2010) para campos rupestres em Mucugê - Bahia, Brasil (17,92%). Este foi o único trabalho encontrado para áreas de campo rupestre quartzítico na Cadeia do Espinhaço, com dados de volume e concentração de várias espécies não aparentadas, não sendo encontrado nenhum outro trabalho para áreas de campos rupestres sobre canga.

As diferenças quanto à concentração entre este trabalho e Antonini *et al.* (2010) devem-se, provavelmente, às diferenças quanto às espécies estudadas. Nestes trabalhos, foram estudadas 8 (este estudo) e 12 espécies (Antonini *et al.*, 2010), o que representa apenas parte da comunidade vegetal dos locais de estudos. Por outro lado, esta diferença é minimizada por causa de semelhanças abióticas entre as áreas estudadas, porque as coletas foram realizadas no período do ano com escassez de chuvas (no caso deste trabalho, apenas dados para duas espécies foram coletados no período chuvoso do ano) e as áreas apresentam semelhanças quanto ao clima e altitude.

Os valores da concentração encontrados por este trabalho e por Antonini *et al.* (2010) são menores que os encontrados na Argentina, em floresta temperada (31,9%), e para estepes patagônicas (44,6%) (CHALCOFF *et al.*, 2006; FORCONE *et al.*, 1997, respectivamente). Segundo Chalcoff *et al.* (2006), a concentração menor na floresta temperada em relação às estepes deve-se a diferenças no clima, uma vez que, na floresta estacional, as temperaturas médias são menores e a umidade, maior.

Os campos rupestres em altitudes maiores, na Cadeia do Espinhaço, apresentam o clima CWb de Köppen, com invernos secos e frios e verões amenos e úmidos (ANTUNES, 1986). Os dados apresentados aqui foram coletados em períodos mais secos do ano o que, provavelmente, fez com que a concentração fosse maior. Assim, a diferença com os estudos argentinos provavelmente seria maior, se as coletas fossem estendidas até o período mais chuvoso do ano. Somado a isto, o solo de canga, por ser uma matriz composta por rochas basicamente, está sujeito a uma maior dessecação, reduzindo a disponibilidade de água para a planta, podendo determinar a produção de néctares mais concentrados.

A concentração de açúcares no néctar varia significativamente, intra e interespecificamente (NICOLSON e THORNBURG, 2007). Corbet e Delfosse (1984), encontraram, para *Echium plantagineum* L. (Boraginaceae), uma variação de 2 a 62%, sendo esta variação relacionada negativamente com a umidade do ar, ou seja, quanto menor a umidade, maior será a concentração. Encontramos grande variação na concentração dentro de uma mesma

espécie. Das oito espécies estudadas, três apresentaram coeficiente de variação maior que 50% (Asteraceae sp. 1, *P. laricoides*, *Lantana* sp. 1; Tabela 2). No caso da Serra da Brígida (Ouro Preto), a influência da neblina pode ser um fator que tenha contribuído para uma maior variação nas características do néctar coletado. Além da influência de fatores ambientais (CORBET e DELFOSSE, 1984), diferenças relacionadas ao padrão de secreção de néctar da cada espécie e outras características, como antese assíncrona, provavelmente, influenciam nos nossos dados.

Concentrações acima de 80% são raras. Por exemplo, Galletto e Bernadello (1992) encontraram pequenos cristais de açúcares em nectários extra-florais de *Dyckia* (Bromeliaceae) com concentração de 100%. Foi estudada, neste trabalho, uma espécie de *Dyckia* sp. (*D. saxatilis*) que apresentou concentração média do néctar floral de  $23,5 \pm 5,22\%$  (Tab. 2). Contudo, observamos que, por fora das flores, ficava umedecido e pegajoso, provavelmente, por causa da presença de nectários extra-florais, sendo que estas plantas eram constantemente patrulhadas por formigas.

O total de néctar produzido por uma flor corresponde, em geral, com a morfologia e biomassa da mesma (OPLER, 1983). Flores com corolas tubulares, tipicamente visitadas por animais com língua longa, tendem a produzir néctares mais diluídos (10-35%) e grande volume, comparado com flores abertas, que secretam volumes menores de néctar (ROUBIK, 1989). Os dois grupos formados (Tabela 2), um com pequeno volume ( $<1\mu\text{L}$ ) e outro com volumes maiores ( $>16\mu\text{L}$ ), apresentam grande diferença no tamanho das flores (veja Figura 3), sendo que as flores maiores, por exemplo, *P. haematostigma*, produziram grandes quantidades de néctar. Encontramos, ainda, concentrações maiores para as espécies com corola tubular do que com flores abertas, contrariando a afirmação feita por Roubik (1989). Porém, o volume foi maior nas espécies com corola maior.

A variação na concentração de açúcares entre espécies é considerada como uma adaptação a diferentes tipos de polinizadores (KEARNS e INOUE, 1993). Espécies com síndromes de polinização parecidas tendem a ter concentrações similares (NICOLSON e THORNBURG, 2007). As análises estatísticas apontaram que as espécies visitadas por insetos de língua longa (IDLL) apresentam concentrações maiores que as espécies visitadas por beija-flores (ORNI) e por insetos de língua curta (IDLC). Segundo BAKER e BAKER (1983), espécies polinizadas por insetos produzem néctares com maior concentração, enquanto flores polinizadas por beija-flores e morcegos produzem néctares diluídos. Uma menor concentração nas espécies IDLC deve-se, provavelmente, às menores necessidades energéticas deste grupo como abordado a seguir.

As espécies que produziram, em média, mais de 16 $\mu$ L, *D. saxatilis* e *P. haematostigma* (Tabela 2), apresentaram concentração média de 26,96 $\pm$ 6,98%, valor próximo ao da faixa de 22 a 26% que Heyneman (1983) afirma ser ótima em grandes volumes para consumidores de néctar em geral. *Dyckia saxatilis*, espécie visitada por beija-flores, apresentou volume relativamente grande (16,83 $\pm$ 13,8 $\mu$ L) e concentração média de 23,5 $\pm$ 5,22%. Estes valores estão abaixo da concentração ótima para beija-flores, que seria de 35-40% para grandes volumes e 20-25% para volumes pequenos, segundo Kingsolver e Daniel (1983). É importante ressaltar que *D. saxatilis* foi considerada como visitada por beija-flores e por insetos de língua longa (Tabela 2), assim, as características do néctar respondem às pressões de mais de um grupo de visitantes florais. Segundo Cnaani *et al.* (2006), as abelhas preferem forragear em tipos florais associados com néctares mais concentrados. Em um experimento realizado por Cnaani *et al.* (2006), abelhas (*Bombus impatiens*) responderam mais fortemente ao aumento de concentração do que ao aumento de volume, apesar de considerações energéticas sugerirem o oposto.

Apesar das características do néctar serem respostas à pressão dos polinizadores, contingências filogenéticas podem ser mais importantes para a determinação das características deste (volume, viscosidade, concentração, constituições química, etc.). Como é caso de *P. haematostigma* (volume de néctar 51 $\pm$ 12,76 $\mu$ L), que produziu mais que o dobro do volume de néctar produzido por *Calliandra spinosa* (16,83 $\pm$ 13,83), a segunda espécie com maior volume. Este fato não era esperado pois, de acordo com Faegri e van der Pijl (1971), espécies visitadas por abelhas tendem a produzir uma quantidade menor de néctar, em relação às espécies ornitófilas e quiropterófilas. Sendo assim, o volume encontrado deve-se, provavelmente, a uma grande produção de néctar, característica de algumas espécies desta família, e não necessariamente ao tipo de visitante floral. Entretanto, Varassin *et al.* (2001), observaram que, dentro da faixa de volume, concentração e quantidade de açúcares e padrão da secreção, dentro do gênero *Passiflora* há distinção quanto ao tipo de polinizador.

No caso das espécies de Asteraceae (este trabalho), a pressão dos polinizadores parece ser mais importante do que aspectos filogenéticos, visto que foram encontradas diferenças no volume, concentração e quantidade de açúcares entre tipos florais diferentes. A espécie *D. sprengelianum*, visitada por beija-flores e insetos diurnos com língua comprida, apresenta valores superiores para estas três características, sendo a diferença estatisticamente significativa em relação às outras espécies, visitadas por insetos diurnos com língua curta. No caso de Verbenaceae, com as duas espécies classificadas como visitadas por insetos diurnos com língua comprida, existe diferença significativa apenas para o volume entre as duas espécies.

A quantidade de açúcares é uma medida importante para avaliar a disponibilidade de recurso alimentar, isto é, carboidratos no néctar, sendo um parâmetro que explica a relação entre volume e concentração do néctar. Neste sentido, o pequeno volume e a baixa concentração nas espécies IDLC reflete em uma pequena quantidade de açúcares nas amostras (este estudo). Isto pode ser explicado como uma resposta à menor necessidade energética dos visitantes florais destas espécies, em comparação a espécies ORNI e IDLL, que apresentam demanda energética maior. Opler (1983) apresenta a média do volume máximo de néctar produzido por flores visitadas por diferentes classes de polinizadores. Os animais endotérmicos (abelhas médio-grande, esfingídeos, beija-flores e morcegos) apresentam um valor médio 10 a 100 vezes maior que os animais exotérmicos (vespas, abelhas pequenas, pequenas mariposas e borboletas) [veja figura na página 290 de Nicolson (2007)].

É importante que os aspectos energéticos sejam levados em conta porque a relação entre a energia provida pelo recurso e a energia requerida pelos visitantes determina a extensão do movimento entre flores e plantas (HEINRICH, 1975). Polinizadores podem variar o comportamento de forrageamento em vários caminhos, em resposta à variação no néctar: frequência de visitas, tempo gasto em cada flor, número de flores visitadas em cada planta e distância de voo percorrida (NICOLSON, 2007). Segundo Longo e Fischer (2006), uma maior taxa de secreção de néctar, que varia em função do tamanho da flor, leva a um maior número de visitas de beija-flores às flores de *P. speciosa* e, consequentemente, uma maior produção de sementes.

A diferença entre os tipos florais deve-se, em parte, a modificações no volume, concentração e quantidade de açúcar no néctar. Contudo, outros atributos também desempenham papéis importantes. No caso da distinção entre IDLL e ORNI, o volume de néctar e a quantidade de açúcares foram semelhantes e a concentração apresentou sobreposição. Desta forma, a distinção é feita, pelos animais polinizadores, por características florais como a cor (flores vermelhas geralmente são visitadas por pássaros).

Antonini *et al.* (2010) encontraram uma variação significativa na concentração do néctar entre os tipos florais, atribuída a uma alta concentração nas espécies IDLL e uma baixa concentração em espécies IDLC, com ORNI com valores intermediários. A distinção entre IDLL e IDLC também foi encontrada neste trabalho. No entanto, ORNI apresentou dados semelhantes ao de IDLC. Quanto ao volume, Antonini *et al.* (2010), assim como este trabalho, encontraram altos valores para IDLL e ORNI, em oposição ao pequeno volume de IDLC.

Apesar do exposto anteriormente, que existem tendências semelhantes nas características do néctar para cada tipo floral, a razão sacarose/hexoses e componentes que não são açúcares do néctar podem ser mais importantes na determinação de quais polinizadores serão atraídos por um tipo particular de néctar (BAKER e BAKER, 1983).

Wilson *et al.* (2006) consideraram que mudanças no volume e concentração do néctar em *Penstemon* (Scrophulariaceae) ocorreram antes que alterações na composição de açúcares ou na morfologia floral (tamanho ou cor). Por outro lado, Freitas *et al.* (2006) não encontraram diferença significativa quanto à composição química do néctar entre espécies polinizadas por beija-flores e insetos. Com isto, inferiram que a composição química do néctar é mais conservativa que a morfologia floral, sugerindo que as interações planta-visitante floral podem causar uma mudança mais rápida na estrutura floral do que na composição do néctar.

O néctar produzido pelas flores é um produto secretado especificamente para a atração dos polinizadores (HEINRICH, 1983). Além do tipo de polinizador, a produção de néctar por flor pode estar sujeita a outras pressões seletivas, como densidade floral, *habitat*, sistema reprodutivo e a influência de pilhadores de néctar (CRUDEN *et al.*, 1983). E ainda, no caso da proporção dos tipos de açúcares no néctar, a história filogenética parece determinar primariamente a composição química do néctar, sendo que polinizadores apresentam um papel secundário (NICOLSON e THORNBURG, 2007). É importante ressaltar que muitas das evidências científicas utilizadas neste texto foram obtidas a partir de estudos com pares de espécies (planta-animal). Estudos com redes complexas podem oferecer *insights* sobre complexidade, estrutura de comunidades e ecologia evolutiva de interações entre espécies (VÁZQUEZ *et al.*, 2009).

O número de estudos sobre interações animal-planta cresceu muito nas últimas décadas, parcialmente por causa do desenvolvimento de novos métodos (THOMPSON, 2002). Até mesmo questões consideradas resolvidas, como aspectos relacionados às síndromes de polinização, ganharam novo vigor, com um intenso debate na literatura científica. Os desafios futuros da pesquisa em ecologia/biologia da polinização exigem a colaboração de diferentes profissionais, ligados à botânica, zoologia, ecologia, química, genética e bioquímica (AYASSE e ARROYO, 2011). No caso deste estudo, as análises químicas das amostras de néctares poderão favorecer o entendimento sobre o cenário ecológico-evolutivo do processo de escolha de fontes de recursos pelos polinizadores na fitofisionomia estudada.

## Referências bibliográficas:

- ANTONINI, Y.; MENDONÇA-FILHO, C. V.; OLIVEIRA, F. P. Are floral nectar parameters distinct among different floral types? In: VIANA, B. F.; SILVA, F. O. **Biologia e Ecologia da Polinização: cursos de campo (V.2)**. Salvador-BA: EDUFBA. Rede Baiana de Polinizadores, 2010. p. 205-216.
- ANTUNES, F. Z. Caracterização climática do estado de Minas Gerais. **Informe Agropecuário**, 138, 1986. 9-13.
- AYASSE, M.; ARROYO, J. Editorial: Pollination and plant reproductive biology. **Plant Biology**, 13(1), 2011. 1-6.
- BAKER, H. G.; BAKER, I. Chemical constituents of nectar in relation to pollination mechanisms and phylogeny. In: NITECHI, M. H. **Biochemical aspects of evolutionary biology (Proceedings of the 4º annual spring systematics symposium)**. Chicago: University of Chicago Press, 1982. p. 131-171.
- BAKER, H. G.; BAKER, I. Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type. In: JONES, C. E.; LITTLE, R. J. **Handbook of experimental pollination biology**. New York: van Nostrand Reinhold, 1983. p. 117-141.
- CHALCOFF, V. R.; AIZEN, M. A.; GALETTO, L. Nectar concentration and composition of 26 species from the temperate forest of south America. **Annals of Botany**, 97, 2006. 413-421.
- CNAANI, J.; THOMSON, J. D.; PAPA, D. R. Flower choice and learning in foraging bumblebees: effects of variation in nectar volume and concentration. **Ethology**, 112, 2006. 278-285.
- CORBET, S. A.; DELFOSSE, E. S. Honeybees and the nectar of *Echium plantagineum* L. in south-eastern Australia. **Australian Journal of Ecology**, 9, 1984. 125-139.
- CRUDEN, R. W.; HERMANN, S. M.; PETERSON, S. Patterns of nectar production and plant-pollinator coevolution. In: BENTLEY, B.; ELIAS, T. **The biology of nectaries**. New York: Columbia University Press, 1983. p. 80-125.
- DARWIN, C. R. **A Origem das Espécies**. Londres: John Murray, [1859] 2002.
- DEAN, W. **A Ferro e Fogo: a história e a devastação da Mata Atlântica Brasileira**. São Paulo: Companhia das Letras, 1996.
- DELPINO, F. Ulteriori osservazioni e considerazioni sulla dicogamia nel regno vegetale. **Atti della Società Italiana di Scienze Naturali**, 16-17, 1873-1874. 151-439; 266-407.

- DORR, J. V. N. I. Supergene iron ores of Minas Geras, Brazil. **Economic Geology**, 59(7), 1964. 1203-1240.
- DRESSLER, R. L. Biology of the orchid bees (Euglossini). **Annual Review of Ecology and Systematics**, 13, 1982. 373-394.
- DRUMMOND, G. M.; MACHADO, A. B. M.; MARTINS, C. S.; SEBAIO, F.; ANTONINI, Y. **Biodiversidade em Minas Gerais: um atlas para sua conservação**. 2ª. ed. Belo Horizonte: Editora da Fundação Biodiversitas, 2005. 222 p.
- FAEGRI, K.; VAN DER PIJL, L. **The Principles of Pollination Ecology**. 2 ed. rev. ed. Oxford, 1971.
- FENSTER, C. B.; ARMBRUSTER, W. S.; WILSON, P.; DUDASH, M.R.; THOMSON, J. D. Pollination syndromes and floral specialization. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 35, 2004. 375-403.
- FORCONE, A.; GALLETO, L.; BERNADELLO, L. Floral nectar chemical composition of some species from Patagonia. **Biochemical Systematics and Ecology**, 25, 1997. 395-402.
- FREITAS, L.; GALLETO, L.; SAZIMA, M. Pollination by hummingbird and bees in eight syntopic species and a putative hybrid of Ericaceae in Southeastern Brazil. **Plant systematics and Evolution**, 258, 2006. 49-61.
- GALETO, L.; BERNADELLO, G. Rewards in Flowers: Nectar. In: DAFNI, A.; KEVAN, P. G.; HUSBAND, B. C. **Practical pollination biology**. Cambridge, Ontario, Canadá: Enviroquest, 2005. p. 261-313.
- GALETO, L.; BERNADELLO, L. Extrafloral nectaries to attract ants in Bromeliaceae: structure and nectar chemical composition. **Canadian Journal of Botany**, 70, 1992. 1101-1106.
- GUREVITCH, J.; SCHEINER, S. M.; FOX, G. A. **The Ecology of Plants**. Sunderland, Massachusetts, EUA: Sinauer Associates, 2002.
- HEINRICH, B. The role of energetics in bumble bee flower interrelationships. In: GILBERT, L. E.; RAVEN, P. H. **Coevolution of animals and plants**. Austin, Texas: University of Texas Press, 1975. p. 141-158.
- HEINRICH, B. Insect foraging energetics. In: JONES, C. E.; LITTLE, R. J. **Handbook of experimental pollination biology**. New Yprk: Academic Press, 1983. p. 187-215.
- HERRERA, C. M. Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a devil's advocate approach. In: LLOYD, D. G.; BARRETT, S. C. H. **Floral Biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants**. New York, EUA: Chapman & Hall, 1996. p. 65-87.

HEYNEMAN, A. J. Optimal sugar concentrations of floral nectars: dependence on sugar intake efficiency and foraging costs. **Oecologia**, 60, 1983. 198-213.

IEF. **Plano de Manejo do Parque Estadual do Rio Preto**. Belo Horizonte: Instituto Estadual de Florestas, 2004.

JACOBI, C. M.; CARMO, F. F.; VICENT, R. C.; STEHMANN, J. R. Plant communities on ironstone outcrops - a diverse and endangered Brazilian ecosystem. **Biodiversity and conservation**, 16, 2007. 2185-2200.

JACOBI, C. M.; CARMO, F. F. The contribution of ironstone outcrops to plant diversity in the Iron Quadrangle, a threatened Brazilian landscape. **AMBIO: A Journal of the Human Environment**, 37, 2008. 324-326.

KEARNS, C. A.; INOUE, D. W. **Techniques for Pollination Biologists**. Niwot, Colorado, EUA: University Press of Colorado, 1993. 583 p.

KINGSOLVER, J. G.; DANIEL, T. L. Mechanical determinants of nectar feeding strategy in hummingbirds: energetics, tongue morphology and licking behaviour. **Oecologia**, 60, 1983. 214-226.

LAMIM-GUEDES, V. Uma análise histórico-ambiental da região de Ouro Preto pelo relato de naturalistas viajantes do século XIX. **Filosofia e História da Biologia**, 5(1), 2010. 97-114.

LONGO, J. M.; FISCHER, E. Efeito da taxa de secreção de néctar sobre a polinização e a produção de sementes em flores de *Passiflora speciosa* Gardn. (Passifloraceae) no Pantanal. **Revista Brasileira de Botânica**, 29(3), 2006. 481-488.

NICOLSON, S. W. Nectar Consumers. In: NICOLSON, S. W.; NEPI, M.; PACINI, E. **Nectaries and nectar**. Dordrecht: Springer, 2007. p. 289-342.

NICOLSON, S. W.; THORNBURG, R. W. Nectar chemistry. In: NICOLSON, S. W.; NEPI, M.; PACINI, E. **Nectaries and nectar**. Dordrecht, The Netherlands: Springer, 2007. p. 215-264.

OPLER, P. A. Nectar production in a tropical ecosystem. In: BENTLEY, B.; ELIAS, T. **The Biology of Nectaries**. 1983. p. 30-79.

ROUBIK, D. W. **Ecology and natural history of tropical bees**. New York: Cambridge University Press, 1989.

SIMPSON, B. B.; NEFF, J. L. Evolution and diversity of floral rewards. In: JONES, C. E.; LITTLE, R. J. **Handbook of experimental pollination biology**. New York: Scientific and Academic Editions, 1983. p. 142-159.

SPREENGEL, C. K. Discovery of the secret of nature in the structure and fertilization of flowers. In: LLOYD, D. G.; BARRETT, S. C. H. **Floral Biology**: studies on floral evolution in animal-pollinated plants. Berlin: Frederick Vieweg, [1793] 1996.

THOMPSON, J. N. Plant-animal interactions: future directions. In: HERRERA, C. M.; PELLMYR, O. **Plant-animal interactions**: an evolutionary approach. Oxford: Blackwell Science, 2002. p. 236-247.

VARASSIN, I. G.; TRIGO, J. R.; SAZIMA, M. The role of nectar production, flower pigments and odour in the pollination of four species of *Passiflora* (Passifloraceae) in south-eastern Brazil. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 136, 2001. 139-152.

VÁZQUEZ, D. P.; BLÜTHGEN, N.; CAGNOLO, L.; CHACOFF, N. P. Uniting pattern and process in plant–animal mutualistic networks: a review. **annals of Botany**, 103, 2009. 1445-1457.

VELOSO, H. P.; RANGEL-FILHO, A. L. R.; LIMA, J. C. A. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro: IBGA/Projeto RADAMBRASIL, 1991. 112 p.

WASER, N. M. The adaptive nature of floral traits: ideas and evidence. In: REAL, L. **Pollination Biology**. Orlando, Florida: Academic Press, 1983. p. 241-285.

WASER, N. M.; CHITTKA, L.; PRICE, M. R.; WILLIAMS, N. M.; OLLERTON, J. Generalization in pollination systems, and why it matters, 77(4), 1996. 1043-1060.

WASER, N. M.; OLLERTON, J. **Plant-pollinator interactions**: from specialization to generalization. Chicago: University of Chicago Press, 2006.

WILSON, P.; CASTELLANOS, M. C.; WOLFE, A. D.; THOMSON, J. D. shifts between bee and bird pollination in penstemon. In: WASER, N. M.; OLLERTON, J. **Plant-pollinator interactions**: from specialization to generalization. Chicago: University of Chicago Press, 2006. p. 47-68.

# Capítulo 2: Polinização por vibração em *Solanum* L. (Solanaceae): biologia floral, diversidade e comportamento de visitantes florais

---

Valdir Lamim-Guedes<sup>1</sup>, Leonardo Galetto<sup>2</sup> & Yasmine Antonini<sup>3</sup>

1 – Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Biomas Tropicais, Universidade Federal de Ouro Preto.

2 – Instituto Multidisciplinário de Biologia Vegetal/Universidade Nacional de Córdoba - Argentina.

3 – Departamento de Biodiversidade, Evolução e Meio Ambiente (DEBIO)/Instituto de Ciências Exatas e Biológicas (ICEB)/Universidade Federal de Ouro Preto.

## Resumo

Neste estudo, hipotetizamos que a síndrome de polinização por vibração restringe o número de espécies visitantes florais, sendo um caso de especialização proporcionado por um processo de coevolução. Reunimos dados sobre os visitantes florais de espécies de *Solanum*. Dado o grande número de espécies indeterminadas, optou-se por organizar o número de espécies por gênero. Foram obtidas 14 *ensembles* de 9 espécies de *Solanum*, a partir de 12 trabalhos e observações pessoais. Foram registradas 101 espécies (62 identificadas até o nível específico), de 30 gêneros, sendo que mais de 85% das espécies registradas realizam a vibração. A análise de dissimilaridade apontou a existência de uma maior semelhança entre as *ensembles* de espécies com flores maiores. Nestas espécies de *Solanum* sp., além da peculiaridade das anteras poricidas (polinização por vibração) e o sistema sexual (andromonoiccia), o comportamento de forrageio de seus visitantes florais é extremamente importante no delineamento da guilda de visitantes florais, por isto, a semelhança entre as guildas de diferentes espécies de *Solanum*. O entendimento deste sistema de polinização a partir de grupos funcionais (vibradoras e não vibradoras) permite concluir que este é especializado, sendo provavelmente resultado de uma história evolutiva comum entre plantas e abelhas, ou seja, um caso de coevolução.

## Palavras-chave

Anteras poricidas; Polinização por vibração; Pólen; *Solanum*

## Introdução

A extraordinária diversidade e abundância de angiospermas possibilitaram o desenvolvimento de ricas e complexas interações dentro e entre níveis tróficos e o estímulo à diversificação de outras linhagens biológicas (MAGALLÓN e CASTILLO, 2009). Sendo que o fascinante panorama de interações entre flores e insetos que vemos atualmente é resultado de uma longa coevolução (BARTH, 1985). Charles Darwin (1809-1882) entendeu que a evolução da diversidade biológica apresenta dois aspectos igualmente importantes: a diversidade de espécies e a diversidade de interações entre espécies (THOMPSON, 1994).

Na coevolução em guildas ou coevolução difusa (JANZEN, 1980; HOWE & WESTLEY, 1988), o par de espécies original pode especiar, criando um complexo de espécies relacionadas, ou espécies não relacionadas podem ser adicionadas nesta interação (THOMPSON, 1989), visto que a mudança evolutiva recíproca pode ocorrer mais facilmente entre grupos de espécies do que entre pares de espécies – por exemplo, entre pássaros frugívoros e plantas ornitocóricas, entre polinizadores e angiospermas, mamíferos pastadores e gramíneas. Um exemplo de coevolução difusa é a interação de espécies envolvendo o gênero *Solanum*, nas quais a polinização é realizada por abelhas capazes de vibrar as anteras, causando a liberação do pólen das anteras poricidas (polinização vibrátil) (BUCHMANN, 1983), sendo que estas abelhas formam um grupo relativamente pequeno de espécies, como dos gêneros de Apinae: *Bombus*, *Mellipona* e *Xylocopa* (BUCHMANN, 1983; Este estudo).

Janzen (1980) adverte que duas linhagens poderiam estar evoluindo de modo independente e, em determinada etapa, simplesmente ocorrer que as duas formas ficassem mutuamente adaptadas. Demonstrar a coevolução exige que se mostre que as duas formas estão coadaptadas agora, mas também que seus ancestrais evoluíram juntos, exercendo forças seletivas um sobre o outro (RIDLEY, 2006). A comparação entre *taxa* atuais e grupos que interagem com estes é uma forma de obter evidências da ocorrência de coevolução, visto que evidências paleontológicas de interações ecológicas são muito raras. Tem-se identificado tendências na evolução das angiospermas e o possível efeito sobre a diversificação, por exemplo, a importância de características biológicas, como as interações bióticas (polinização e dispersão de semente) e flexibilidade na história de vida (DAVIES *et al.*, 2004).

### Liberação dos grãos de pólen e a polinização por vibração

O pólen é o principal atrativo floral para muitos polinizadores invertebrados (como moscas, besouros, abelhas e vespas) e vertebrados (morcegos, pássaros, marsupiais e roedores), uma importante parte da dieta de muitos visitantes florais e um componente essencial da

reprodução sexual e fluxo gênico para as plantas (KEARNS e INOUE, 1993; ROULSTON, 2005). A estrutura e a constituição química podem influenciar a atratividade do pólen, digestibilidade e nutrição dos consumidores deste recurso. Neste sentido, a seleção natural reforça características que favorecem o consumo do pólen em espécies visitadas por consumidores de pólen, assim como favorece características que desencorajam o consumo de pólen em espécies polinizadas por vetores que não consomem pólen ou que são polinizadas pelo vento (ROULSTON, 2005).

O pólen é rico em nutrientes como proteínas, carboidratos, aminoácidos, lipídios, minerais, enzimas, pigmentos e outros (DAFNI, 2005). Alguns autores afirmam que os conteúdos de amido (BAKER e BAKER, 1979) e valor calórico (PETANIDOU e VOKOU, 1990) estão relacionados com a síndrome de polinização, porém outros trabalhos, que levaram em conta a filogenia, não encontraram correlação entre as síndromes de polinização e o conteúdo de amido (ROULSTON e BUCHMANN, 2000) ou a quantidade de proteínas do pólen (ROULSTON, CANE e BUCHMANN, 2002).

Baker e Baker (1979) examinaram a ocorrência de amido e óleo em grãos de pólen, em relação ao tamanho do pólen e do polinizador. O amido é menos compacto que moléculas de óleo, apesar de ambos terem a mesma quantidade energética (ENDRESS, 1994). Se a espécie vegetal apresenta apenas o pólen como recurso, este tende a ser pequeno e contendo óleo. Assim, um maior número de grãos pode escapar de ser consumido. Sendo espécies com anteras poricidas, os grãos menores facilitam a saída pelo poro apical. Por outro lado, espécies autógamas e/ou anemofílicas apresentam grandes quantidades de amido no pólen. Espécies polinizadas por borboletas e pássaros apresentam grandes grãos (com amido ou óleo), porque o pólen necessita de uma grande reserva de energia para crescer o tubo polínico nestas espécies que apresentam estiletes longos (BAKER e BAKER, 1979).

Como a polinização é um processo vital para muitas plantas, não é surpresa que elas usem mais de um modo de apresentação do pólen (D'ARCY, 1996). A grande maioria das angiospermas possui anteras com deiscência longitudinal, em contrapartida a apenas 6 a 8% de espécies com deiscência poricida. Nesse tipo de deiscência, o pólen sai da antera através de poros apicais (BUCHMANN, 1983). Flores que oferecem somente pólen como recurso raramente produzem néctar, mesmo que em pequenas quantidades (ENDRESS, 1994). Desta maneira, abelhas do sexo masculino geralmente não visitam flores que só oferecem pólen (BUCHMANN e HURLEY, 1978).

Em muitas plantas com anteras poricidas, abelhas retiram o pólen fazendo a vibração das anteras. As primeiras observações sobre este tipo de comportamento foram realizadas por

Sprengel ([1793] 1996) em *Solanum*. Contudo, um melhor entendimento deste comportamento veio com Michener (1962), Wille (1963) e Buchmann & Hurley (1978), passando a ser conhecido como polinização por vibração (*buzz pollination*, em inglês). Atualmente, este tipo de polinização tem ganhado destaque por causa da produção de tomates (*Solanum lycopersicum* L.), berinjela (*Solanum melongena*) e de outras espécies polinizadas por vibração (NUNES-SILVA *et al.*, 2010).

Segundo Buchmann & Hurley (1978), as características que diferenciam esta forma de polinização de outros mecanismos de polinização por abelhas podem ser observadas tanto nas plantas quanto nas abelhas, ao longo da história de sua coevolução. As plantas são caracterizadas pela seguinte síndrome: flores com pólen como recurso aos visitantes florais, com vivo contraste de cores visíveis, às vezes possuindo um padrão de reflexão de raios ultravioleta, antese e produção de pólen no começo da manhã (nascer do sol), sendo o pólen leve, pequeno e seco, com pequena ornamentação com exina e deiscência de pólen das anteras por fenda ou poro (BUCHMANN & HURLEY, 1978).

As abelhas são caracterizadas pela seguinte síndrome: moderado a grande no tamanho, contraindo músculos indiretos do voo, elevando a temperatura e liberando pólen no momento da visita floral, são usualmente de atividade matinal (período de forrageio coincide com o horário de abertura das flores). Muitas abelhas, incluindo espécies solitárias, ambas generalistas e especialistas, rotineiramente usam a vibração das anteras poricidas para a coleta de pólen. Famílias de abelhas com espécies que usam a vibração incluem Megachilinae, Andreninae (com exceção de *Protandrena* e poucas *Andrena* especialistas) e Apinae (e.g., Bombini, Euglossini e Melipona) (Buchmann & Hurley, 1978). Apenas abelhas fêmeas realizam visitas às anteras poricidas, uma vez que o pólen coletado por elas serve de fonte de aminoácidos e proteínas para as larvas (ROUBIK, 1989). Forças eletrostáticas são importantes neste tipo de polinização, sendo a abelha carregada positivamente, enquanto o pólen negativamente, direcionando o fluxo de grãos de pólen para o corpo da abelha, facilitando a adesão (BUCHMANN e HURLEY, 1978).

O maior gênero de Solanaceae, *Solanum*, é tradicionalmente reconhecido pela presença de anteras poricidas (SOUZA e LORENZI, 2005). A família Solanaceae é cosmopolita; com árvores, arbustos, ervas e raramente lianas, às vezes semiepipfitas (BARROSO, 1991); inclui cerca de 150 gêneros e 3000 espécies. No Brasil, ocorrem 32 gêneros e 350 espécies (SOUZA & LORENZI, 2005). As solanáceas ocorrem em todos os continentes, mas são particularmente concentradas na Austrália, na América Central e do Sul, com aproximadamente 40 gêneros endêmicos. Esta alta concentração na América do Sul baseia a hipótese de que a família pode ter se originado neste subcontinente (HEYWOOD, 1993).

As solanáceas são amplamente conhecidas como espécies indicadoras de áreas perturbadas, ocorrendo principalmente em áreas de pastagens abandonadas, bordas de matas e estradas (ALBUQUERQUE *et al.*, 2006). Estas plantas mantêm muitas interações com animais, por exemplo, para a Serra do Japi, Jundiaí, estado de São Paulo, Albuquerque e colaboradores (2006) encontraram que 92,3% das espécies são melitófilas, 73,7% quiroptecóricas e 11,5% ornitocóricas.

No Brasil, alguns trabalhos sobre a biologia da polinização de espécies de *Solanum* sp. foram realizados nas últimas décadas. O objetivo principal deste trabalho foi o de procurar, em estudos realizados com abelhas e espécies de *Solanum*, se existe uma relação entre os pares de espécies. Outro objetivo foi avaliar a existência de um processo coevolutivo, e se o sistema é especializado ou generalizado. Além destes, outro grande objetivo do trabalho foi procurar entender a importância dos diferentes comportamentos de retirada do pólen das anteras poricidas e sua importância para a polinização, características das abelhas e das flores, assim como da biologia reprodutiva da planta, que influenciam neste processo. E, finalmente, tentar avaliar se as características florais são determinantes na seleção das flores de *Solanum* pelas espécies de abelhas ou se há um padrão biogeográfico, comparando diferentes assembleias.

## Metodologia

Os artigos científicos utilizados neste trabalho foram selecionados: (a) a partir de sites de buscas especializados em literatura científica, como o Scielo ([www.scielo.br](http://www.scielo.br)) e Periódicos CAPES; posteriormente (b) a busca foi completada pela análise das citações bibliográficas dos artigos encontrados na fase (a). Foram considerados apenas trabalhos cujo objetivo principal fosse estudar a biologia floral e reprodutiva das plantas, com citações sobre visitantes/polinizadores em espécies de *Solanum* nativas do Brasil. Estudos focados na comunidade vegetal visitada pelas abelhas não foram considerados. Estudos desenvolvidos em áreas alteradas, como pastagens, e áreas urbanas, como terrenos baldios, foram considerados, levando-se em conta o fato de que muitas espécies de *Solanum* são invasoras de ambientes alterados, sendo comuns nestes locais (ALBUQUERQUE *et al.*, 2006).

Foram realizadas observações em campo abordaram diferentes aspectos da biologia reprodutiva de espécies de *Solanum*. Estas observações referem-se à *Solanum granuloso-leprosum* Dunal e *Solanum* sp, realizadas no Parque Estadual do Itacolomi, em Ouro Preto-Minas Gerais. *Solanum lycocarpum* A.St-Hil. foi estudada em Itanhandu<sup>1</sup> e São Sebastião do Rio Verde, estado de Minas Gerais (observações com dados quantitativos utilizados).

Como apontado por Fauth *et al.* (1996), existe uma confusão quanto aos conceitos utilizados em ecologia de comunidades. Isto deve-se ao fato de diferentes objetos de estudo serem designados como comunidade ou outra categoria mais restritiva, como guildas, sem circunscrevê-los adequadamente. Desta forma, neste trabalho, guilda será considerado o grupo de espécies que usam o mesmo recurso ambiental de forma similar, sem atenção à posição taxômica (FAUTH *et al.*, 1996); confraria, grupo de espécies de um mesmo *táxon* e que consomem o mesmo recurso (LEWINSOHN, 2004); *ensemble*, triplamente definido: conjuntos de espécies pertencentes a um dado *táxon* que co-ocorrem localmente e que usam a mesma classe de recursos (FAUTH *et al.*, 1996; LEWINSOHN, 2004).

As espécies encontradas foram separadas em *ensembles*, isto é, cada trabalho, ao tratar das espécies de abelhas visitantes florais (independente do comportamento na flor) de *Solanum* sp. seria uma *ensemble* (LEWINSOHN, 2004). A composição das *ensembles* foi feita reunindo-se o número de espécies por gêneros citados em todos os trabalhos selecionados. Desta forma, tem-se uma visão geral da confraria formada pelas abelhas visitantes florais de *Solanum*. Com isto, contornou-se o problema causado pelo grande número de espécies indeterminadas existentes nos trabalhos, apesar da perda da

---

<sup>1</sup> Lamim-Guedes, V.; Antonini, Y. Visitantes Florais de Lobeira (*Solanum lycocarpum* A.St.-Hil., Solanaceae) em Itanhandu, Minas Gerais, Brasil. (em preparação).

informação biológica. Com isto, ainda foi possível avaliar o papel funcional de cada gênero na reprodução de *Solanum*.

Os dados secundários sobre os visitantes florais de *Solanum* sp. apresentaram muitas espécies indeterminadas, que não puderam ser utilizadas nas análises que comparam as diferentes *ensembles* (análise de dissimilaridade). Desta forma, para esta análise, foram consideradas apenas as espécies identificadas até o nível específico. Em alguns trabalhos, as informações sobre a abundância dos visitantes são apresentados de forma qualitativa, conforme descrito a seguir: espécies muito frequentes, com mais de 15% das visitas registradas; frequentes, entre 5 e 15% das visitas registradas; e pouco frequentes, com menos de 5% das visitas registradas.

Para confecção da matriz de presença e ausência das espécies de abelhas visitantes florais de *Solanum*, optou-se por utilizar a escala mencionada anteriormente, convertendo todos os dados, inclusive os quantitativos, sendo atribuídos os valores 3, 2 e 1 para muito frequentes, frequentes e pouco frequentes, respectivamente. Estes cuidados foram tomados buscando realizar uma comparação que considerasse parcialmente as características dos sistemas biológicos. Também para minimizar a diferença de esforço amostral, utilizamos apenas os trabalhos que apresentavam dados quantitativos ou semi-quantitativos quanto aos visitantes florais. Para avaliar as semelhanças entre as *ensembles*, foi realizada uma análise de dissimilaridade com o software Statistica 7.

O comportamento das espécies de visitantes florais de *Solanum* foi classificado segundo Wille (1963), que nomeia a atividade coletora de pólen das abelhas visitantes de *Cassia* sp. da seguinte forma: vibradoras, abelhas que obtêm o pólen com o auxílio de vibrações; mordedoras, aquelas que retiram o pólen das anteras a partir de cortes feitos nestas; e, catadoras (coletoras), abelhas que recolhem os grãos que caem como resultado da atividade das abelhas classificadas nos outros dois grupos.

Aspectos da biologia vegetal, como sistema sexual e sistema reprodutivo, foram organizados a partir dos artigos selecionados. Isto foi realizado porque muitas vezes tais características são determinantes no sucesso reprodutivo das plantas e apresentam um fator explicativo importante quanto à interação animal-planta.

## Resultados

Foram utilizados 12 trabalhos (Tabela 1) com informações sobre visitantes florais de espécies de *Solanum*, incluindo uma tese de doutorado e duas monografias. Conforme já descrito em material e métodos, observações *ad libitum* também foram adicionadas. Após a análise dos resultados, foi possível estabelecer 14 *ensembles* em 9 espécies de *Solanum*. Avanzi e Campos (1997) estudaram duas espécies de *Solanum* (*S. aculeatissimum* Jacq. e *S. variable* Mart.), com estudos realizados em dois locais diferentes na cidade de Rio Claro, sendo portanto duas *ensembles* distintas.

**Tabela 2.1:** Trabalhos sobre a biologia floral e/ou visitantes florais de *Solanum* sp. para o Brasil.

| Espécie                        | Nome popular             | Local                  | Veg. | Dados | Ref. |
|--------------------------------|--------------------------|------------------------|------|-------|------|
| <i>S. aculeatissimum</i> Jacq. | -                        | Rio Claro-SP           | Ar   | QT    | 1    |
| <i>S. variable</i> Mart.       | -                        | Rio Claro-SP           | Ar   | QT    | 1    |
| <i>S. Inodorum</i> Vell.       | Joá cipó branco          | Jundiá-SP              | F.   | QT    | 2    |
| <i>S. lycocarpum</i> A.St.Hil. | Lobeira ou Fruta-de-Lobo | Itanhandu-MG           | Ar   | QT    | 3    |
|                                |                          | São Sebastião do Rio   |      |       |      |
| <i>S. lycocarpum</i> A.St.Hil. | Lobeira ou Fruta-de-Lobo | Verde-MG               | Ar   | QT    | 4    |
| <i>S. lycocarpum</i> A.St.Hil. | Lobeira ou Fruta-de-Lobo | Palmeiras-BA           | C.   | QT    | 5    |
| <i>S. stramonifolium</i> Jacq. | -                        | Recife-PE              | B    | SQ    | 6    |
| <i>S. palinacanthum</i> Dun.   | -                        | Cruz das Almas-BA      | Ar   | QT    | 7    |
| <i>S. granuloso-leprosum</i>   |                          |                        |      |       |      |
| Dun.                           | Fumo bravo, cuvitinga    | Ouro Preto-MG          | B    | QT    | 8    |
| <i>S. Sessiliflorum</i> Dun.   | Cubiu                    | Manaus-AM              | Ar   | QT    | 9    |
| <i>S. paniculatum</i> L.       | Jurubeba                 | Campinas e Brotas – SP | Ar   | SQ    | 10   |
| <i>S. lycocarpum</i> A.St.Hil. | Lobeira ou Fruta-de-Lobo | Lavras-MG              | Ar   | QL    | 11   |
| <i>S. stramonifolium</i> Jacq. | -                        | Manaus-AM e região     | NC   | QL    | 12   |
|                                |                          | São José do Rio Preto- |      |       |      |
| <i>S. palinacanthum</i> Dun.   | -                        | SP                     | Ar   | QL    | 13   |

NC. Não caracterizado; Vegetação: Ar. Áreas antropizadas (pastagens, canteiros experimentais e terrenos urbanos); B. Borda de floresta; C. Cerrado; F. Floresta pluvial; Dados sobre visitantes: QL. Qualitativo; QT. Quantitativo; SQ. Semi-quantitativo (utilizou categorização). Referências 1. Avanzi & Campos (1997); 2. Albuquerque (2001); 3. Lamim-Guedes (dados não public.); 4. Guimarães (2009); 5. Barreto *et al.* (2006); 6. Bezerra & Machado (2003); 7. Carvalho *et al.* (2001); 8. Lamim-Guedes (2008); 9. Storti (1988); 10. Forni-Martins *et al.* (1998); 11. Oliveira-Filho & Oliveira (1988); 12. Silva *et al.* (2004); 13. Coleman & Coleman (1982). Nomenclatura das espécies e descritores conforme Stehmann *et al.* (2010).

**Tabela 2.2:** Características florais e da biologia reprodutiva de *Solanum* sp. para o Brasil.

| Espécie                      | Cor Pétala | Sis. Reprod. | Sis. sexual | Ref. |
|------------------------------|------------|--------------|-------------|------|
| <i>S. aculeatissimum</i>     | 2          | A            | An          | 1    |
| <i>S. variable</i>           | 1          | NC           | An          | 1    |
| <i>S. Inodorum</i>           | 1          | PA           | H           | 2    |
| <i>S. lycocarpum</i>         | 2          | NC           | An*         | 3    |
| <i>S. lycocarpum</i>         | 2          | NC           | An*         | 4    |
| <i>S. lycocarpum</i>         | 2          | NC           | An*         | 5    |
| <i>S. stramoniifolium</i>    | 2          | NC           | An*         | 6    |
| <i>S. palinacanthum</i>      | 2          | NC           | An*         | 7    |
| <i>S. granuloso-leprosum</i> | 2          | A            | An*         | 8    |
| <i>S. Sessiliflorum</i>      | 1          | A            | An          | 9    |
| <i>S. paniculatum</i>        | 2          | A            | An          | 10   |
| <i>S. lycocarpum</i>         | 2          | A            | An          | 11   |
| <i>S. stramoniifolium</i>    | NC         | NC           | NC          | 12   |
| <i>S. palinacanthum</i>      | 2          | A            | An          | 13   |

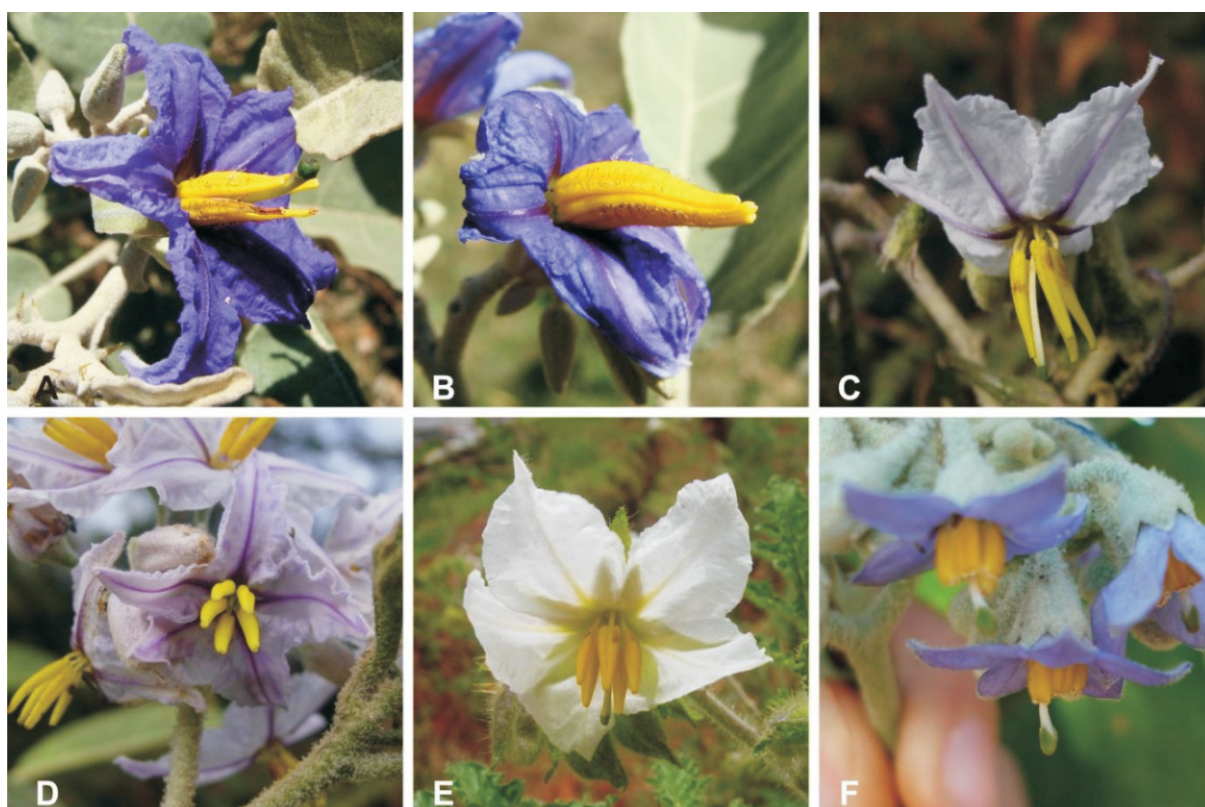
NC. Não caracterizado; Cores: 1. Branca; 2. Tons entre azul e violeta; Sistema reprodutivo: A. Autoincompatível; PA. Predominantemente autoincompatível; Sistema sexual: An. Andromonoícia, An\*. Observado em campo; sem teste de cruzamento, H. Hermafrodita; Referências veja tabela 1.

Entre as espécies estudadas, apenas para *S. inidorum* foi descrito o sistema sexual com 100% de flores hermafroditas. As outras espécies foram descritas como andromonoicas, por manipulações em campo (cruzamentos) e/ou observações da morfologia floral. A andromonoícia é reconhecida em campo a partir da observação do comprimento do estilete. Se este for mais longo que o cone formado pelas anteras, ficando com o estigma exposto, a flor é considerada hermafrodita ou perfeita. Se o estilete for mais curto que as anteras, a flor é considerada funcionalmente masculina. No entanto, o sistema sexual é adequadamente testado quando se realiza testes para determinar o sistema reprodutivo da espécie, isto é, realizando a transferência de pólen entre flores previamente ensacadas, fazendo diferentes combinações entre flores com estilete curto e longo, a fim de testar se apenas o pólen é funcional, ou se o estigma também é funcional, como realizado por Forni-Martins *et al.* (1998).

Alguns trabalhos descreveram o sistema sexual apenas com observações das flores em campo, analisando o comprimento do estilete, mas como algumas espécies foram abordadas por mais de um trabalho, para todas foram realizados cruzamentos em campo, exceto *S. granuloso-leprosum* e *S. stramoniifolium* (apenas observações em campo).

Quanto ao sistema reprodutivo, *S. inidorum* foi descrita como predominantemente autoincompatível, ou seja, ocorre produção de frutos por autopolinização. No entanto, a maior parte das sementes é formada por polinização cruzada. As outras espécies que tiveram o sistema reprodutivo testado foram descritas como autoincompatíveis. As espécies *S. variable* e *S. stramoniifolium* não tiveram o sistema reprodutivo descrito.

As espécies apresentaram as pétalas nas cores branca (3) e tons entre azul e violeta (6). As anteras são amarelas e poricidas. Os estudos utilizados foram realizados em cinco estados brasileiros (AM. 2, BA. 2, MG. 4, PE. 1, SP. 5).



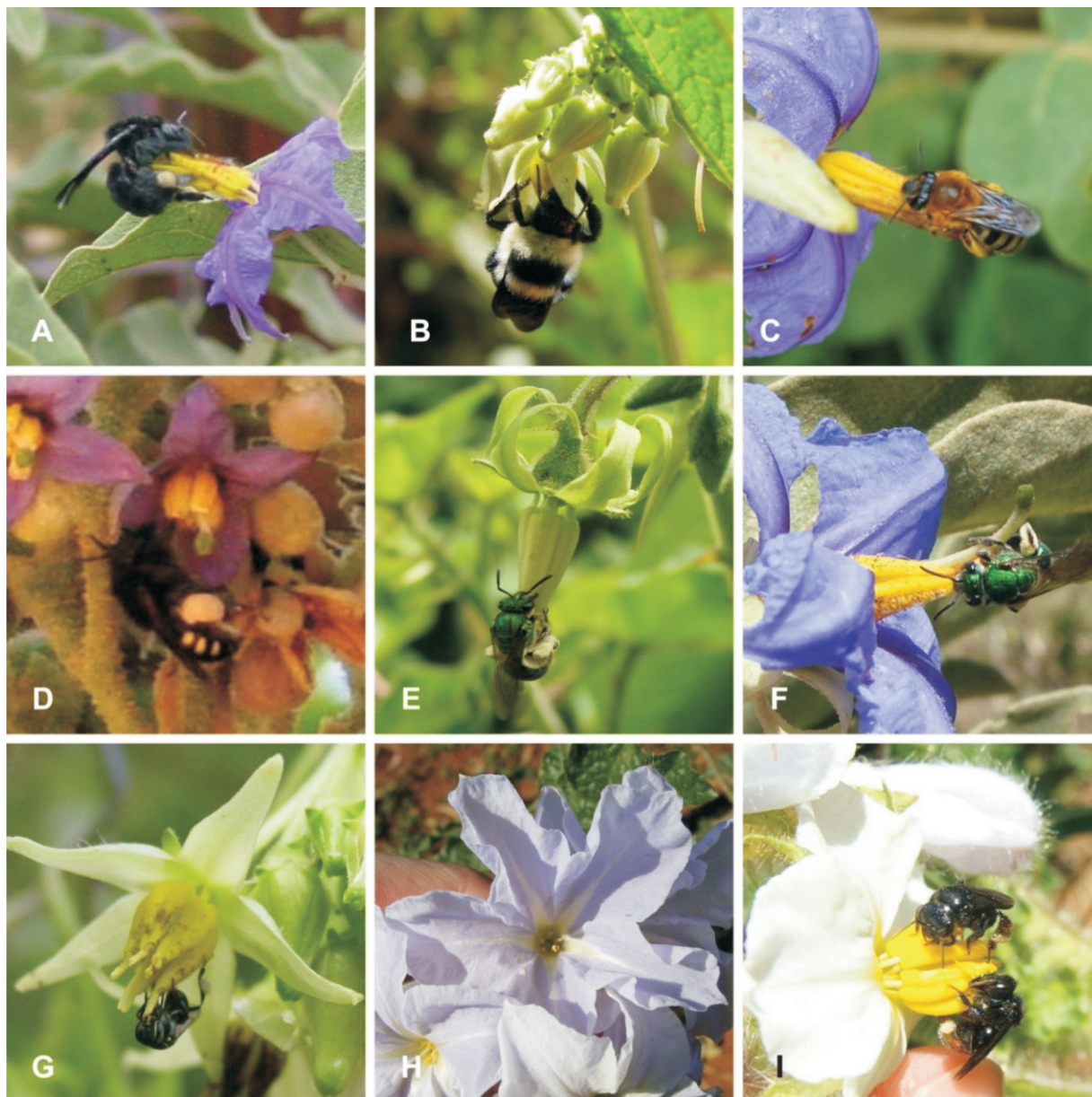
**Figura 2.1:** Flores de *Solanum*: *S. lycocarpum*. A; Flor hermafrodita; B. Flor funcionalmente masculina (com pistilo reduzido); *S. paniculatum*. C; Flor hermafrodita; D. Flor funcionalmente masculina. D. *S. sisymbriifolium*; F. *S. granulosoleprosum*.

Foram encontradas 101 morfoespécies de abelhas nas 14 *ensembles* diferentes. Estas morfoespécies foram organizadas por gênero e são apresentadas no Anexo 2. No total, foram registrados 33 gêneros (Tabela 3, Anexo 2). Mantendo-se apenas as espécies identificadas até o nível específico, obteve-se 45 espécies de abelhas (Anexo 1). Para a análise de dissimilaridade, foram levados em conta os trabalhos que continham os dados sobre visitantes florais apresentados de forma quantitativa ou semi-quantitativa. Assim, os trabalhos de Coleman e Coleman (1982), Oliveira-Filho e Oliveira (1988) e Silva *et al.* (2004) não foram considerados nesta análise.

**Tabela 2.3:** Porcentagem de citações e frequência, comportamento e tamanho das abelhas visitantes florais de *Solanum* organizados em gêneros<sup>2</sup>:

| Família/Gênero |                                       | Cit.  | Frequ. | Comport. | Tamanho                |
|----------------|---------------------------------------|-------|--------|----------|------------------------|
| Andreninae     | <i>Acamptopoeum</i> Cockerell, 1905   | 1.39  |        | Vibrador | Minúsculo a médio      |
|                | <i>Anthrenoides</i> Ducke, 1907       | 0.69  |        | Vibrador | Minúsculo a médio      |
|                | <i>Oxaea</i> Klug, 1807               | 5.56  | 9.3    | Vibrador | Grande (>1,5 cm)       |
| Apidae         | <i>Apis</i> Linnaeus, 1758            | 2.78  | 3.88   | Catador  | Médio                  |
|                | <i>Bombus</i> Latreille, 1802         | 10.42 | 17.83  | Vibrador | Médio grande (9-22mm)* |
|                | <i>Centris</i> Fabricius, 1804        | 11.11 | 6.2    | Vibrador | Médio a grande         |
|                | <i>Epicharis</i> Klug, 1807           | 2.78  | 2.33   | Vibrador | Médio a grande         |
|                | <i>Mesoplia</i> Lepeletier, 1841      | 0.69  | 0.78   | Catador  | Médio a grande         |
|                | <i>Melissoptila</i> Holmberg, 1884    | 0.78  | 0.78   | Vibrador | Médio a grande         |
|                | <i>Thygater</i> Holmberg, 1884        | 2.78  | 2.33   | Vibrador | Médio a grande         |
|                | <i>Eufriesea</i> Cockerell, 1908      | 0.69  | 2.33   | Vibrador | Grande                 |
|                | <i>Euglossa</i> Latreille, 1802       | 2.08  | 2.33   | Vibrador | Médio                  |
|                | <i>Eulaema</i> Lepeletier, 1841       | 4.86  | 6.2    | Vibrador | Médio a grande         |
|                | <i>Exomalopsis</i> Spinola, 1853      | 8.33  | 3.1    | Vibrador | Pequeno a médio        |
|                | <i>Aparatrigona</i> Moure, 1951       | 0.69  | 2.33   | Catador  | Minúsculo a médio      |
|                | <i>Melipona</i> Illiger, 1806         | 6.94  | 11.63  | Vibrador | Médio a grande         |
|                | <i>Nannotrigona</i> Cockerell, 1922   | 0.69  | 0.78   | Catador  | Minúsculo a médio      |
|                | <i>Paratrigona</i> Schwarz, 1938      | 2.08  | 0.78   | Mordedor | Minúsculo a médio      |
|                | <i>Plebeia</i> Schwarz, 1938          | 0.69  |        | Catador  | Minúsculo a médio      |
|                | <i>Tetragonisca</i> Moure, 1946       | 0.69  | 0.78   | Catador  | Pequeno (<5mm)         |
|                | <i>Trigona</i> Jurine, 1807           | 4.17  | 5.43   | Mordedor | Médio a grande (>5mm)  |
|                | <i>Paratetrapedia</i> Moure, 1941     | 0.69  |        | Vibrador | Pequeno a médio        |
|                | <i>Ceratina</i> Latreille, 1802       | 0.69  |        | Catador  | Pequeno                |
|                | <i>Xylocopa</i> Latreille, 1802       | 9.03  | 10.08  | Vibrador | Grande                 |
| Halictidae     | <i>Augochlora</i> Smith, 1853         | 2.78  |        | Vibrador | Pequeno a médio        |
|                | <i>Augochloropsis</i> Cockerell, 1897 | 6.94  | 2.33   | Vibrador | Pequeno a médio        |
|                | <i>Augochlorella</i> Sandhouse, 1937  | 1.39  | 0.78   | Vibrador | Pequeno a médio        |
|                | <i>Pseudaugochlora</i> Michener, 1954 | 5.56  | 7.75   | Vibrador | Pequeno a médio        |
|                | <i>Dialictus</i> Robertson, 1902      | 0.69  |        | Catador  | Pequeno a médio        |
| Megachilidae   | <i>Anthidium</i> Fabricius, 1804      | 0.69  |        | Catador  | Pequeno a médio        |
|                | <i>Megachile</i> Latreille, 1802      | 0.69  |        | Catador  | Pequeno a médio        |

<sup>2</sup> 1. Classificação segundo Michener (2000) e nomenclatura conforme Moure *et al.* (2011); 2. Porcentagem referente ao número de espécies de cada gênero no total de espécies (com repetições de espécies); 3. Porcentagem de visitas das abelhas de cada gênero (foram consideradas apenas 11 *ensembles*), alguns gêneros foram registrados apenas nos trabalhos não considerados neste cálculo (veja metodologia). 4. Classificação de Wille (1963); 5. Tamanho segundo Silveira *et al.* (2002); 6. Segundo Michener (2000).



**Figura 2.2:** Abelhas - A. *Bombus* sp., B. *Bombus brasiliensis*, C. ; D. *Melipona quadrifasciata*; E. Halictiniç F. *Pseudaugochlora graminea*. G. *Paratrigena lineata*; I. *Trigena spinipes*. Plantas – A, B e F. *Solanum lycocarpum*; C, G. *Solanum* sp1. D. *S. granuloso-leprosum*; H, I. *Solanum sisymbriifolium*. Fotos: V. Lamim-Guedes.

Como foi considerado cada *ensembles* independentemente, há a repetição de espécies. O objetivo de apresentar estes dados desta forma é elucidar a dominância ou não de alguns *taxa* (Tabela 3, Anexo 2). Os dados agrupados da literatura demonstram semelhanças e ntre as *ensembles* de polinizadores com muitas espécies de alguns gêneros (*Centris*, *Bombus*, *Xylocopa*, por exemplo). Algumas espécies foram registradas repetidamente como visitantes florais de *Solanum*, são elas: *Bombus* (*FervidoBombus*) *morio* (Swederus, 1787) (registrada 6 vezes); *Bombus* (*FervidoBombus*) *pauloensis* Friese, 1913; *Oxaea flavescens* Klug, 1807 (registradas 5 vezes); *Eulaema* (*Apeulaema*) *nigrita* Lepeletier, 1841; *Pseudaugochlora*

*graminea* (Fabricius, 1804) (registradas 4 vezes); *Apis mellifera* Linnaeus, 1758 (registradas 3 vezes) (Anexo 1).

Os gêneros mais comuns, ou seja, que apresentaram mais espécies citadas ou espécies citadas repetidamente foram: *Centris* Fabricius, 1804 (11,11%); *Bombus* Latreille, 1802 (10,42%); *Xylocopa* Latreille, 1802 (9,03%); e *Exomalopsis* Spinola, 1853 (8,33%). No caso dos gêneros, há repetição de espécies (Tabela 3; veja Metodologia). As espécies de abelhas registradas pertencem a quatro famílias: Andrenidae 7,6%, Apidae 74%, Halictidae 17% e Megachilidae 1,4%.

Alguns gêneros apresentam várias espécies registradas, no entanto, foram registrados poucas vezes visitando as flores. Por exemplo, *Exomalopsis* sp., com 8,33% das citações e 3,10% das visitas, e *Augochloropsis* sp., com 6,73 das citações 2,33 das visitas (Tabela 3). Por outro lado, alguns gêneros apresentaram uma porcentagem maior de visitas do que de citações, como *Melipona* sp., com 6,7% de citações e 11,63% das visitas, e *Bombus* sp., 13,46 das citações e 17,83% das visitas.

É observável que, em quase todos os trabalhos selecionados, algumas espécies são muito comuns, enquanto a maior parte são espécies raras. Há casos em que este padrão é muito claro, como o registrado com *S. granuloso-leprosum* em Ouro Preto, onde 80% das visitas foram de apenas uma espécie, *Melipona quadrifasciata* (LAMIM-GUEDES, 2008). Este padrão também é observável quando se trabalha com os gêneros, sendo os mais comuns: *Bombus* sp. (17,83%) *Melipona* sp. (11,63%); *Xylocopa* sp. (10,08%); *Oxaea* sp. (9,30%); *Pseudaugochlora* sp. (7,75). Estes gêneros são responsáveis por 57,56% das visitas, todas abelhas médio-grande no tamanho.

A Tabela 7 apresenta a porcentagem dos gêneros quanto às citações e frequência, organizado conforme o comportamento. É claramente observável que a maioria das espécies registradas, assim como a maior parte das visitas, são de gêneros que realizam a vibração das antenas.

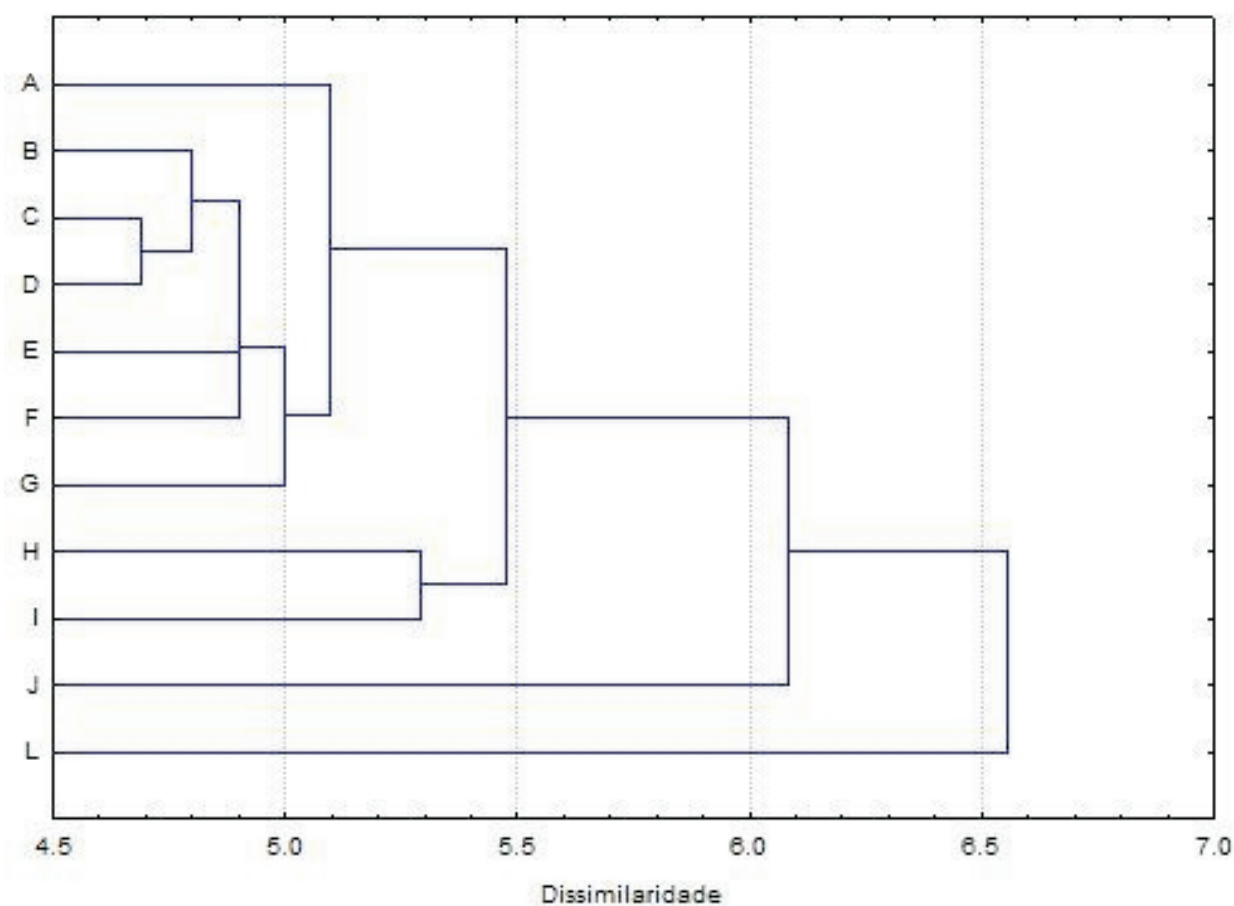
**Tabela 2.4:** Porcentagem de espécies e de visitas para cada tipo de comportamento (classificação de Wille, 1963)<sup>1</sup>:

| Comportamento | Citações | Frequência |
|---------------|----------|------------|
| Vibrador      | 86,54    | 85,27      |
| Catador       | 6,73     | 8,53       |
| Mordedor      | 6,73     | 6,20       |

<sup>1</sup>Resumo dos dados apresentados na tabela 2.3.

A análise de dissimilaridade (Figura 2.3) mostra um grupo de *ensembles* muito parecido, formado por A, B, C, D, E, F e G. As espécies de *Solanum* reunidas neste grupo apresentam

flores médio-grandes no tamanho, como *S. lycocarpum*, com flores de 5,1 a 7 cm de diâmetro (OLIVEIRA-FILHO e OLIVEIRA, 1988). Este grupo é formado por estudos realizados em áreas alteradas ou cerrado (no caso de F) do estado de São Paulo (A, D, E), sul de Minas Gerais (C, G) e Bahia (B e F). No caso de *S. lycocarpum*, as *ensembles* C e G foram estudadas em locais próximos (cerca de 10 km de distância) e, ainda assim, foram menos similares entre si do que com outras *ensembles*. H e I são espécies com flores menores e provavelmente ficaram isoladas do grupo formado por A-G. Estes estudos completam o grupo de *ensembles* estudadas nos estados de Bahia, Minas Gerais e São Paulo. Os dois estudos realizados em Pernambuco e Amazonas completam o dendograma, estando isolados do restante dos estudos realizados mais ao sul do Brasil.



**Figura 2.3:** A. *S. aculeatissimum* (AVANZI e CAMPOS, 1997); B. *S. palinacanthum* (CARVALHO *et al.*, 2001); C. *S. lycocarpum* (LAMIM-GUEDES, dados não publicados. Mais detalhes, vide Tabela 1); D. *S. paniculatum* (FORNI-MARTINS *et al.*, 1998); E. *S. variabile* (AVANZI e CAMPOS, 1997); F. *S. lycocarpum* (BARRETO *et al.*, 2006); G. *S. lycocarpum* (GUIMARÃES, 2009); H. *S. granuloso-leprosum* (LAMIM-GUEDES, 2008); I. *S. inodorum*, (ALBUQUERQUE, 2001); J. *S. stramonifolium* (BEZERRA e MACHADO, 2003); L. *S. sessiliflorum* (STORTI, 1988).

## Discussão

Existem pelo menos duas evidências da ocorrência de coevolução entre *Solanum* (espécies polinizadas por vibração) e as suas abelhas visitantes florais: a) as espécies de *Solanum* apresentam o mesmo tipo de polinização; b) as adaptações entre plantas e animais.

O gênero *Solanum* sp. é tradicionalmente reconhecido pela presença de anteras poricidas (SOUZA e LORENZI, 2005). A monofilia deste gênero é sustentada apenas com a inclusão de *Lycopersicum* e *Cyphomandra* (JUDD *et al.*, 2009), sendo este *táxon* monofilético, característica compartilhada desde o ancestral comum. E, sendo a maioria das espécies polinizada por vibração, provavelmente a interação planta-polinizador ocorria também entre os ancestrais das abelhas e solanáceas envolvidas atualmente neste tipo de polinização.

A mais notável característica da síndrome da polinização por vibração é a origem evolutiva independente da morfologia floral (poros, conectivos modificados, anteras, etc.) e a resultante polinização por vibração em vários grupos filogeneticamente não relacionados de diversas famílias de angiospermas (BUCHMANN, 1983). Presumivelmente, estas convergências florais, ou paralelismos, começaram com relações coevolutivas fortes entre as primeiras angiospermas com deiscência poricida e as abelhas primitivas (BUCHMANN, 1983).

As flores de *Solanum* geralmente apresentam simetria radial, com cinco pétalas fundidas, cinco estames cônicos e um único pistilo. Todas as anteras amarelas, de igual tamanho, com anteras poricidas e a mesma quantidade de pólen (SOLOMON, 1986). Estas flores apresentam atributos que as enquadram na síndrome da melitofilia (FAEGRI e VAN DER PIJL, 1971), por exemplo: antese diurna, coloração vigorosa das flores (em algumas espécies com coloração azul-violeta, Tab. 1, e pigmentos que refletem o ultravioleta), odores doces, com poucos estames, muitos óvulos por ovário [em média  $128,10 \pm 17,82$ ,  $n=10$ , no caso de *S. granuloso-leprosum*, Lamim-Guedes (2008)], estruturas para pouso, flor semifechada. As características florais enquadram-nas na síndrome de polinização vibrátil descrita por Buchmann (1983): ornamentação da corola com padrões visíveis e de ultravioleta contrastantes; estames coloridos, vistosos; anteras poricidas coniventes ao redor do estilete, com grãos de pólen pequenos e leves, sendo que os grãos de pólen são retirados das anteras por vibração mecânica direta, feita por abelhas adaptadas.

O pólen, como um recurso floral, é aparentemente mais seletivo que o néctar na atração de insetos, especialmente os Apoidea. Abelhas fêmeas usualmente exibem um alto grau de fidelidade quanto às fontes de pólen (termos oligotrófico ou politróficas, para poucas fontes, e monotróficas, para casos extremos de ser utilizada apenas uma fonte) (BUCHMANN,

1983). No caso das abelhas, o pólen é coletado apenas pelas fêmeas e utilizado como fontes de aminoácidos para as suas larvas (ROUBIK, 1989).

Evidências de adaptação dos grãos de pólen para a polinização existem para poucas espécies, por exemplo, em espécies polinizadas por vibração (*buzz pollination*, em inglês; BUCHMANN, 1983) e pelo vento (CULLEY *et al.*, 2002). Além destas duas, não existem correlações entre a morfologia do pólen e suas funções como recurso floral. Por outro lado, existe correlação entre o número de grãos de pólen produzidos e a sua utilização como recurso, isto é, espécies que oferecem grãos de pólen como recurso produzem uma quantidade maior de pólen. Isto fica claro quando se compara grupos relacionados (SIMPSON e NEFF, 1983) (veja, a seguir, a discussão sobre a andromonoícia).

Forças eletrostáticas são importantes neste tipo de polinização, sendo a abelha carregada positivamente, enquanto o pólen negativamente, direcionando o fluxo de grãos de pólen para o corpo da abelha, facilitando a adesão (BUCHMANN e HURLEY, 1978). Estas forças, além de direcionarem o pólen das anteras para o corpo das abelhas, auxiliam também na transferência do pólen do corpo da abelha para o estigma, permitindo a polinização (GOTTSBERGER e SILBERBAUER-GOTTSBERGER, 2006).

Em *Solanum*, existem espécies autocompatíveis e autoincompatíveis (WHALEN e ANDERSON, 1981). As espécies consideradas neste estudo, com exceção apenas de *S. inodorum*, são autoincompatíveis, ou seja, a inabilidade de uma planta bissexual em produzir zigotos com o seu próprio pólen (JUDD *et al.*, 2009). Este sistema reprodutivo determina que a produção de sementes dependa exclusivamente da transferência de pólen entre indivíduos coespecíficos diferentes.

Muitas espécies de *Solanum* são andromonoicas (Tabela 1), isto é, a mesma planta apresenta flores perfeitas e pistiladas (parte feminina ausente ou não funcional). No caso das plantas abordadas neste trabalho, exceto *S. inodorum*, todas as espécies são andromonoicas, ou seja, apresentam flores hermafroditas (perfeitas) e flores com o pistilo reduzido, mas presente, sendo portanto flores funcionalmente masculinas.

A andromonoícia é um sistema reprodutivo incomum, ocorrendo em menos de 2% das espécies vegetais (YAMPOLSKY e YAMPOLSKY, 1922 *apud* TRAVESET e JAKOBSSON, 2007) e provavelmente envolve ancestrais hermafroditas. Acredita-se que, por meio de mutações, removeu-se o pistilo de algumas flores perfeitas e a subsequente regulação do número de flores masculinas (SPALIK, 1991) ou pela produção de flores masculinas (ANDERSON e SYMON, 1989). De acordo com modelos de alocação de recursos, a andromonoícia ocorre em espécies em que o custo de maturação de frutos é grande e o número ótimo de flores masculinas é maior que o número de flores que podem formar frutos

(ANDERSON & SYMON, 1989; SPALIK, 1991). Por ter flores funcionalmente masculinas, que desprendem menos energia, espécies andromonoicas podem ter um aumento no destaque das flores e, por esta razão, na atratividade de polinizadores (ANDERSON e SYMON, 1989). A expressão sexual nestas espécies pode ser relativamente variável entre indivíduos, dentro e entre populações e ao longo do tempo, conforme a variação na disponibilidade de recursos (por exemplo, luz, água e nutrientes) (PERCIVAL, 1965).

A ocorrência da andromonoiccia nas espécies abordadas neste trabalho é uma característica importante pois, sendo polinizadas por vibração, o pólen é o único recurso fornecido aos polinizadores. Este sistema sexual permite uma produção maior de grãos de pólen do que o necessário, apesar dos sistemas de alocação de recursos de Anderson e Symon (1989) e Spalik (1991) não argumentarem neste sentido.

Segundo Martins *et al.* (2006), além do comportamento dos visitantes florais, a andromonoiccia, provavelmente, contribuiu para o grande número de doadores de pólen encontrados para *S. lycocarpum*, pois este sistema sexual permite uma alta taxa pólen/óvulo.

Recentemente, Elle e Meagher (2000), estudando aloenzimas, apontaram que a paternidade em *S. carolinense* é relacionada ao número de flores masculinas produzidas. Eles propõem que, embora as flores hermafroditas produzam pólen, o pistilo pode interferir negativamente na sua extração pelos visitantes. Assim, as flores masculinas podem ter mais pólen removido.

As plantas de *Solanum* abrem poucas flores por dia, o que é nítido em *S. lycocarpum* (OLIVEIRA-FILHO e OLIVEIRA, 1988) e também foi observado por Bezerra e Machado (2003), para *S. stramonifolium*. Estas flores vivem vários dias [5 dias em *S. lycocarpum* (OLIVEIRA-FILHO e OLIVEIRA, 1988)]. Além disto, mesmo se existirem poucas flores abertas por indivíduo, o total de flores abertas na população é alto, o que aumenta o fluxo gênico (MARTINS *et al.*, 2006). A floração longa, com abundância de flores ao longo desse período e a abertura diária de novas flores, além de pólen aromático, são adaptações de flores que oferecem apenas pólen como recompensa a seus visitantes, investindo na abundância e atratividade deste recurso na competição pelos polinizadores (OLIVEIRA-FILHO e OLIVEIRA, 1988). Além disto, a produção de odor floral, frequentemente muito forte (como em algumas *Solanum* spp. e *Cassia* spp.), pode servir para reforçar a deiscência do pólen pelos poros das anteras poricidas.

Um visitante floral é considerado um polinizador se (a) visita as flores; (b) carrega pólen viável coespecífico; (c) pólen suficiente é depositado corretamente no estigma receptivo, no tempo adequado (POTTS, 2005). Portanto, para que a polinização ocorra, tem que haver

uma combinação de diversas características da morfologia e biologia florais, assim como morfologia e comportamento do visitante floral. No caso de *Solanum*, o comportamento do visitante floral e o tamanho adequado deste em relação à flor visitada são imprescindíveis para o sucesso das visitas florais.

Embora haja outros modos de extração de pólen por abelhas em anteras poricidas, a vibração destas é o processo de polinização por excelência (WILLE, 1963), apresentando, portanto, a maior chance de ocorrer transferência de pólen nas espécies que apresentam a síndrome de polinização vibrátil. As visitas destas espécies seguem o padrão comportamental geral conhecido para flores com anteras poricidas (BUCHMANN, 1983), isto é, as abelhas inspecionam as flores, pousam e agarram o androceu e o estilete com as pernas. Nessa ocasião, o abdômen encurvado da abelha contacta o estigma e, a seguir, recebe o pólen expelido pela vibração.

Em alguns casos é possível observar uma nuvem de pólen em torno das abelhas, quando estas fazem a vibração das anteras poricidas [observações em Melastomataceae, LAROCA (1970); em *Solanum* BEZERRA e MACHADO (2003); LAMIM-GUEDES (2008 e observ. pess.)], principalmente quando a abelha vibradora é grande como *Bombus* sp., *Xylocopa* sp. e *Centris* sp.

A maioria das visitas (85,27%, Tabela 4) foi realizada por espécies que fizeram a vibração das anteras poricidas, enquanto apenas 14,73% realizaram a coleta do pólen diretamente dos poros das anteras ou que ficou depositado sobre a flor (comportamento coletor ou catador) ou fazendo cortes nas anteras (comportamento mordedor). No entanto, para algumas espécies foi registrada uma situação um pouco diferente, com muitas visitas de espécies que não fazem a vibração das anteras (ALBUQUERQUE, 2001; LAMIM-GUEDES, obser. pess.).

Em São Sebastião do Rio Verde, sul de Minas Gerais, foi observado que abelhas arapuás (*Trigona* sp.) cortavam as anteras de Joá (*Solanum sisymbriifolium* Lam., Solanaceae) para a retirada do pólen. Contudo, estas abelhas destruíram todas as anteras da maioria das plantas observadas em um agrupamento, provocando uma baixa produção de frutos (LAMIM-GUEDES, obser. pess.; Figura 2H e 2I). Apesar de existirem lobeiras (*S. lycocarpum*) na área, *Trigona* sp. não visitaram as flores desta espécie (GUIMARÃES, 2009; V. LAMIM-GUEDES, obser. pess.). Renner (1983) descreve a destruição das anteras de espécies de Melastomataceae no Brasil, inclusive com a destruição completa em muitos casos, com redução no sucesso reprodutivo das plantas porque as abelhas vibradoras não visitam as flores onde existem *Trigona* sp., coletando pólen.

*Apis mellifera* fez visitas muito rápidas às flores de lobeira em Itanhandu, Minas Gerais (V. LAMIM-GUEDES, obser. pess.), não demonstrando o comportamento de ordenha, conforme observado por Carmo e Franceschinelli (2002) em *Solanum megalochiton* Mart. (Solanaceae). Ainda em Itanhandu, operárias de *A. mellifera* foram observadas coletando pólen de *Bachiaria* sp. e, em Ouro Preto, Minas Gerais, estas abelhas foram registradas visitando as flores *Camelia sinensis* (L.) O. Kuntze (Theaceae). A maior facilidade em retirar o pólen destas plantas, em comparação a outras com anteras poricidas, provavelmente é a razão pela qual estas abelhas não foram observadas nas flores de *Solanum*, sobretudo porque elas são incapazes de fazer a vibração das anteras (BUCHMANN, 1983).

Albuquerque (2001) calculou a eficiência potencial ( $E_f$ ) de cada espécie de visitantes floral de *S. inodorum*, [ $E_f$ = número de flores visitadas . número de visitas da espécies de abelha / duração das visitas]. Assim, quanto menor o valor de  $E_f$ , maior será a eficiência do visitante floral em transferir o pólen entre diferentes flores. Esta autora encontrou uma baixa  $E_f$  para *Xilocopa ordinaria* e *Exomalopsis aureoscericea*, no entanto estas espécies visitaram pouco as flores de *S. inodorum*. Por outro lado, a espécie mais comum, *Apis mellifera*, é a menos eficiente, seguida por *Trigona fulviventris*. O cálculo da  $E_f$  demonstra uma maior eficiência de espécies vibradoras, sobre as outras que coletam o pólen com outro comportamento. Contudo, no caso de *Solanum*, o tipo de comportamento determina muito o sucesso de uma visita. Por causa disto, a contribuição de *A. mellifera*, por exemplo, já é menor, por não realizar a vibração das anteras poricidas.

O fato da maioria das espécies de abelhas visitantes florais serem vibradoras é muito importante para o sucesso reprodutivo de espécies de *Solanum* sp. (Tabela 2.4). Apesar do comportamento vibratório, para que uma abelha faça a polinização das espécies de *Solanum*, é importante que o tamanho da abelha seja adequado à morfologia floral. Segundo Coleman e Coleman (1982), para *S. palinacanthum*, com o tamanho da abelha decrescendo, a possibilidade de remover pólen das flores com estilete longo sem tocar o estigma aumenta (veja Figura 2F), assim como o tempo que a abelha gasta manipulando as flores também aumenta. A figura 2F é bastante elucidativa, pois *P. graminea* realiza a vibração das anteras, no entanto, no caso de uma flor grande como a de *S. lycocarpum*, esta abelha faz a vibração das anteras sem contatar o estigma da flor.

O estigma de *S. granuloso-leprosum* projeta-se 2-4 mm além das anteras, o que permite que abelhas médias (*M. quadrifasciata*, por exemplo) possam tocar o estigma quando vibram as anteras e, assim, realizar a transferência de pólen adequadamente (LAMIM-GUEDES, 2008). Por causa do tamanho relativamente menor das flores de *S. granuloso-leprosum*, assim como em *S. xantii* e *S. douglasii* (BUCHMANN *et al.*, 1977 *apud* OLIVEIRA-

FILHO & OLIVEIRA, 1988), as abelhas agarram o cone formado pelas anteras e, mantendo o tórax perpendicularmente ao eixo do cone, fazem à vibração das anteras poricidas.

Para a lobeira, devido às suas flores relativamente maiores e cones relativamente mais longos (cerca de 1 cm) dentro do gênero, as abelhas dispõem o tórax ao longo do cone e o abdômen fica com a extremidade voltada para baixo (OLIVEIRA-FILHO & OLIVEIRA, 1988; LAMIM-GUEDES, obser. pess.). A distância que o estigma se projeta além das anteras (1 a 5 mm em média, para *Solanum* sp.) contribui para dificultar o seu contato com abelhas pequenas durante as vibrações ou, pelo menos, realiza um contato insuficiente para uma polinização efetiva. Desta forma, o tamanho da flor é uma característica adaptativa em relação ao tamanho das abelhas, sendo as flores maiores adaptadas às abelhas maiores (*Xylocopa* sp., *Bombus* sp. e *Oxaea flavescens*, por exemplo) e as flores menores adaptadas às abelhas grandes e médias (*Melipona* e alguns Halictini, por exemplo).

Renner (1983) observou que, para várias espécies de Melastomataceae brasileiras, polinizadas por vibração, abelhas grandes foram polinizadoras de todas as espécies, enquanto abelhas menores (Halictini, Meliponini e Exomalopsini) foram polinizadoras apenas das flores menores.

A análise de dissimilaridade (Figura 2.3) apontou que existe uma grande semelhança entre as *ensembles* de espécies de *Solanum* com flores médio-grandes (*S. lycocarpum*, *S. palinacanthum*, *S. aculeatissimum* e *S. variabile*). Um agrupamento mais abrangente é obtido com a inserção de flores com tamanhos menores, em um primeiro momento, com a adição de espécies com flores médias (*S. granuloso-leprosum* e *S. inodorum*) e, completando o dendograma, a inclusão das espécies com flores pequenas (*S. stramoniifolium* e *S. sessiliflorum*).

O tamanho da flor, além de ser importante no processo de transferência de pólen (COLEMAN e COLEMAN, 1982), parece influenciar também sobre a escolha do recurso pelas abelhas. O tamanho da flor e a espessura da parede das anteras devem influenciar fortemente a eficiência com que cada abelha consegue retirar o pólen das anteras poricidas. Neste caso, seria uma extensão do proposto por Elle e Meagher (2000), de que o pistilo pode interferir negativamente na extração de pólen pelos visitantes. Assim, as flores masculinas podem ter mais pólen removido pelos visitantes.

Existe uma distinção regional entre as *ensembles*. Há um grupo que abrange 9 das 11 *ensembles*, formado apenas por áreas de estudo que abrangem os estados da Bahia, Minas Gerais e São Paulo, o dendograma é completado pelos estudos realizados em Pernambuco e Amazonas. No entanto, como existe a diferença entre o tamanho das flores, com estudos com flores de tamanho médio-grande reritos a Bahia, Minas Gerais e São Paulo e as

menores flores restritas a Pernambuco e Amazonas, a realização de novos estudos abordando espécies com diferentes tamanhos de flor podem elucidar melhor esta questão biogeográfica.

Em muitas espécies de *Solanum* sp., além da peculiaridade das anteras poricidas (polinização por vibração), o sistema sexual (andromonoícia) e o comportamento de forrageio de seus visitantes são extremamente importantes no delineamento da guilda de polinizadores. Por este motivo, há semelhança entre os visitantes florais de algumas espécies de *Solanum* sp. encontradas em diferentes trabalhos (AVANZI & CAMPOS, 1997).

O sistema de polinização envolvendo abelhas e *Solanum* parece inicialmente ser um sistema generalizado, com muitas abelhas visitando as flores destas espécies. Waser *et al.*, (1996) afirmam que a maioria dos sistemas de polinização são generalistas, principalmente levando-se em conta o número de espécies que visitam as flores. Por outro lado, FENSTER *et al.* (2004) consideram mais importante trabalhar com grupos funcionais, sendo que muitas espécies podem ter a mesma função na ecologia reprodutiva de uma espécie vegetal.

Segundo os dados aqui apresentados para esta confraria de visitantes florais de *Solanum*, apesar do grande número de espécies visitantes florais, existem poucos grupos funcionais. Um grupo formado pelas abelhas que fazem a vibração das anteras, podendo ser polinizadoras das espécies de *Solanum*, dependendo do tamanho da abelha e da morfologia floral; e outro grupo, formado por abelhas catadoras (coletoras) e mordedoras, que sempre pilham as flores. Entendendo o sistema desta forma, este parece ser bastante especializado, pois a abelha é um polinizador efetivo, apenas se atender alguns pré-requisitos (tamanho e comportamento). Por outro lado, as plantas são muito dependentes dos visitantes florais por serem autoincompatíveis. Além disto, são muito especializadas, por apresentarem as anteras poricidas, serem andromonoicas (em sua maioria, no caso deste trabalho) e uma série de atrativos (cores, reflexão de raios UV, odor). Tal especialização deste sistema de polinização parece ser fruto de uma história evolutiva comum entre plantas e abelhas, sendo, portanto, um caso de coevolução.

## Referências bibliográficas:

- ALBUQUERQUE, L. B. **Polinização e dispersão de sementes de solanáceas neotropicais**. Campinas-Sp: Universidade Estadual de Campinas, 2001. 183p. p.
- ALBUQUERQUE, L. B.; VELÁSQUEZ, A.; VASCONCELOS, J. Composição florística de Solanaceae e suas síndromes de polinização e dispersão de sementes em florestas mesófilas neotropicais. **Interciencia**, 31(11), 2006. 807-816.
- ANDERSON, G. L.; SYMON, D. E. Functional dioecy and andromonoecy in *Solanum*. **Evolution**, 43(1), 1989. 204-219.
- AVANZI, M. R.; CAMPOS, M. J. O. Estrutura de guildas de polinização de *Solanum aculeatissimum* Jacq. e *S. variabile* Mart. (Solanaceae). **Revista Brasileira de Biologia**, 57(2), 1997. 247-256.
- BAKER, H. G.; BAKER, I. Starch in angiosperm pollen grains and its evolutionary significance. **American Journal of Botany**, 66(5), 1979. 591-600.
- BARRETO, L. S.; OLIVEIRA, F. F.; CASTRO, M. S. Abelhas visitantes florais de *Solanum lycocarpum* St. Hil. (Solanaceae) no Morro do Pai Inácio, Palmeiras, Bahia, Brasil. **Sitientibus Série Ciências Biológicas**, 6(4), 2006. 267-271.
- BARROSO, G. M. **Sistemática de Angiospermas do Brasil**. Viçosa: UFV, 1991.
- BARTH, F. G. **Insects and flowers: the biology of a partnership**. Princeton, New Jersey: Princenton University Press, 1985.
- BEZERRA, E. L. S.; MACHADO, I. C. Biologia floral e sistema de polinização de *Solanum Stramonifolium* Jacq. (Solanaceae) em remanescente de Mata Atlântica, Pernambuco. **Acta Botanica Brasilica**, 17(2), 2003. 245-257.
- BUCHMANN, S. L. Buzz pollination in angiospermas. In: JONES, C. E.; LITTLE, R. **Handbook of experimental pollination biology**. [S.l.]: [s.n.], 1983. p. 73-113.
- BUCHMANN, S. L.; CANE, J. H. Bees assess pollen returns while sonicating *Solanum* flowers. **Oecologia**, 81, 1989. 289-294.
- BUCHMANN, S. L.; HURLEY, J. P. A biophysical model for pollination in Angiosperms. **Journal of Theoretical Biology**, 72, 1978. 639-657.
- BUCHMANN, S. L.; JONES, C. E.; COLIN, L. J. Vibratile pollination of *Solanum douglassii* and *S. xanti* (Solanaceae) in Southern California. **Wasmann journal of biology**, 35, 1977. 1-25.

- CARMO, R. M.; FRANCESCHINELLI, E. **Visita de *Apis mellifera* a flores de *Solanum megalochiton* (Solanaceae) e sua influência na polinização e fertilidade de planta.** Anais do V Encontro sobre Abelhas. Ribeirão Preto-SP: [s.n.]. 2002.
- CARMO, R. M.; FRANCESCHINELLI, E. V.; SILVEIRA, F. A. Introduced Honeybees (*Apis mellifera*) Reduce Pollination Success without Affecting the Floral Resource Taken by Native Pollinators. **Biotropica**, 2004. 36(3): 371-376.
- CARVALHO, C. A. L.; MARQUES, O. M.; VIDAL, C. A.; NEVES, A. M. S. Comportamento forrageiro de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) em flores de *Solanum palinacanthum* Dunal (Solanaceae). **Revista Brasileira de Zoociências**, Juiz de Fora, 3(1), 2001. 35-44.
- COLEMAN, J. R.; COLEMAN, M. A. Reproductive biology of an andromonoecious *Solanum* (*S. palinacanthum* Dunal). **Biotropica**, 14(1), 1982. 69-75.
- CULLEY, T. M.; WELLER, S. G.; SAKAI, A. K. The evolution of wind pollination in angiosperms. **Trends in Ecology & Evolution**, August 2002. 17(8): 361-369.
- DAFNI, A. Rewards in Flowers: Introduction. In: DAFNI, A.; KEVAN, P. G.; HUSBAND, B. C. **Practical Pollination Biology**. Cambridge, Ontario, Canadá: Enviroquest, 2005.
- D'ARCY, W. G. Anthers and stamens and what they do. In: D'ARCY, W. G.; KEATING, R. C. **The Anther: form, function, and phylogeny**. Cambridge: Cambridge University Press, 1996. p. 1-24.
- DAVIES, T. J.; BARRADOUGH, T. G.; CHASE, M. W.; SOLTIS, P. S.; SOLTIS, D. E. SAVOLAINEN, V. Darwin's abominable mystery: insights from a supertree of the angiosperms. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, p. 101(7): 1904-1909, 2004.
- ELLE, E.; MEAGHER, T. R. Sex allocation and reproductive success in the andromonoecious perennial, *Solanum carolinense* (Solanaceae). II. Paternity and functional gender. **American Naturalist**, 156, 2000. 622-636.
- ENDRESS, P. K. **Diversity and Evolutionary Biology of Tropical Flowers**. Cambridge: Cambridge University Press, 1994. 511 p.
- FAEGRI, K.; VAN DER PIJL, L. **The Principles of Pollination Ecology**. 2 ed. rev. ed. Oxford, 1971.
- FAUTH, J. E.; BERNARDO, J.; CAMARA, M.; RESETARITS, W. J.; VAN BRUSKIRK, J.; MCCOLLUM, S. A. Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. **The American Naturalist**, 147(2), 1996. 282-286.

- FENSTER, C. B.; ARMBRUSTER, W. S.; WILSON, P.; DUDASH, M.R.; THOMSON, J. D. Pollination syndromes and floral specialization. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 35, 2004. 375-403.
- FORNI-MARTINS, E. R.; MARQUES, M. C. M.; LEMES, M. R. Biologia floral e reprodução de *Solanum paniculatum* L. (Solanaceae) no estado de São Paulo, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, 21(2), 1998. 117-124.
- GOTTSBERGER, G.; SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. **Life in the cerrado: a South American tropical seasonal ecosystem** (Vol II: Pollination and Seed Dispersal). Ulm: Reta Verlag, 2006.
- GUIMARÃES, S. C. **Visitantes Florais de lobeira (*Solanum lycocarpum* St. Hil., Solanaceae), em São Sebastião do Rio Verde, Minas Gerais**. São Lourenço: Fundação Educacional de Machado, 2009. Trabalho de Conclusão de Curso. (Graduação em Ciências Biológicas).
- HEYWOOD, V. H. **Flowering Plants of the World**. Londres: B. T. Batsford Ltd., 1993.
- HOWE, H. F.; WESTLEY, L. C. **Ecological relationships of plants and animals**. New York: Oxford University Press, 1988.
- JANZEN, D. H. When is it coevolution? **Evolution**, 1980. 34(3): 611-612.
- JUDD, W. S.; CAMPBELL, C. S.; KELLOGG, E. A.; STEVENS, P. F.; DONOGHI, M. J. **Sistemática Vegetal: um enfoque filogenético**. 3. ed. Porto Alegre: Artmed, 2009. 632 p. p.
- KEARNS, C. A.; INOUE, D. W. **Techniques for Pollination Biologists**. Niwot, Colorado, EUA: University Press of Colorado, 1993. 583 p.
- LAMIM-GUEDES, V. **Biologia da Polinização de *Solanum granuloso-leprosum* Dunal (Solanaceae) no Parque Estadual Mariana, Minas Gerais Brasil**. Ouro Preto: Instituto de Ciências Exatas e Biológicas, Universidade Federal de Ouro Preto, 2008.
- LAROCA, S. Contribuição para o conhecimento das relações entre abelhas e flores: coleta de pólen das anteras tubulares de certas Melastomataceae. **Revista Floresta**, 2, 1970. 69-74.
- LEWINSOHN, T. Em busca do Mons Venneris: é possível unificar as ecologias de comunidades? In: COELHO, A. S.; LOYOLA, R. D.; SOUZA, M. B. **Ecologia Teórica: desafios para o aperfeiçoamento da ecologia no Brasil**. Belo Horizonte: O Lutador, 2004. p. 105-122.
- MAGALLÓN, S.; CASTILLO, A. Angiosperm diversification through time. **American Journal of Botany**, 2009. 96(1): 349-365.

- MARTINS, K.; CHAVES, L. J.; BUSO, G. S. C.; KAGEYAMA, P. Y. Mating system and fine-scale spatial genetic structure of *Solanum lycocarpum* St.Hil. (Solanaceae) in the Brazilian Cerrado. **Conservation Genetics**, 7, 2006. 957-969.
- MICHENER, C. D. An interesting method of pollen collecting by bees from flowers with tubular anthers. **Revista de Biologia Tropical**, 10(2), 1962. 167-175.
- MICHENER, C. D. **The bees of the world**. Baltimore & Londres: Johns Hopkins Univ. Press., 2000.
- MOURE, J. S.; URBAN, D.; MELO, G. A. R. Catalogue of Bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region - online version. Disponível em: <<http://www.moure.cria.org.br/catalogue>>. Acesso em: abril 2011.
- NUNES-SILVA, P.; HRNCIR, M.; IMPERATRIZ -FONSECA, V. L. A polinização por vibração. **Oecologia Australis**, 14(1), 2010. 140-151.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T.; OLIVEIRA, L. C. A. Biologia Floral de uma população de *Solanum lycocarpum* St. Hil. (Solanaceae) em Lavras, MG. **Revista Brasileira de Botânica**, 11, 1988. 23-32.
- PERCIVAL, M. S. **Floral Biology**. [S.l.]: Pergamon, 1965.
- PETANIDOU, T.; VOKOU, D. Pollination and pollen energetics in Mediterranean ecosystems. **American Journal of Botany**, 77, 1990. 986-992.
- POTTS, S. G. Recording pollinator behaviour on flowers. In: DAFNI, A.; KEVAN, P. G.; HUSBAND, B. C. **Practical Pollination Biology**. Cambridge, Ontario, Canadá: Enviroquest, 2005. p. 330-339.
- RENNER, S. The widespread occurrence of anther destruction by *Trigona* bees in Melasmataceae. **Biotropica**, 15(4), 1983. 251-256.
- RIDLEY, M. **Evolução**. Porto Alegre: Artmed, 2006.
- ROUBIK, D. W. **Ecology and natural history of tropical bees**. New York: Cambridge University Press, 1989.
- ROULSTON, T. Rewards in flowers: Pollen as a reward. In: DAFNI, A.; KEVAN, P. G.; HUSBAND, B. C. **Practical Pollination Biology**. Cambridge, Ontario, Canadá: Enviroquest, 2005.
- ROULSTON, T. H.; BUCHMANN, S. L. A phylogenetic reconsideration of the pollen starch - pollination correlation. **Evolutionary Ecology Research**, 2, 2000. 627-643.

- ROULSTON, T. H.; CANE, J. H.; BUCHMANN, S. L. What governs the protein content of pollen: pollinator preferences, pollen-pistil interactions, or phylogeny? **Ecological Monographs**, 70, 2002. 617-643.
- SILVA, A. C.; KINUPP, V. F.; ABSY, M. L.; KERR, W. E. . Pollen morphology and study of the visitors (Hymenoptera, Apidae) of *Solanum stramonifolium* Jacq. (Solanaceae) in Central Amazonia. **Acta Botânica Brasilica**, 18(3), 2004. 653-657.
- SILVEIRA, F. A.; MELO, G. A. R.; ALMEIDA, E. A. B. **Abelhas brasileiras: Sistemática e identificação**. 2002.
- SIMPSON, B. B.; NEFF, J. L. Evolution and diversity of floral rewards. In: JONES, C. E.; LITTLE, R. J. **Handbook of experimental pollination biology**. New York: Scientific and Academic Editions, 1983. p. 142-159.
- SOLOMON, B. P. Sexual allocation and andromonoecy: resource investment in male and hermaphrodite flowers of *Solanum carolinense* (Solanaceae). **American Journal of Botany**, 73, 1986. 1215-1221.
- SOUZA, V. C.; LORENZI, H. **Botânica sistemática**. Nova Odessa (SP): Instituto Platarum, 2005.
- SPALIK, K. On the evolution of andromonoecy and 'overproduction' of flowers: a resource allocation model. **Biological Journal of the Linnean Society**, 42, 1991. 325-336.
- SPRENGEL, C. K. Discovery of the secret of nature in the structure and fertilization of flowers. In: LLOYD, D. G.; BARRETT, S. C. H. **Floral Biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants**. Berlin: Frederick Vieweg, [1793] 1996.
- STEHMANN, J. R.; ; MENTZ, L. A.; AGRA, M. F.; VIGNOLI-SILVA, M.; GIACOMIN, L. Solanaceae. **Lista de Espécies da Flora do Brasil**, 2010. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2010/FB014716>>.
- STORTI, E. F. Biologia floral de *Solanum sessiliflorum* Dun. Var. sessiliflorum, na região de Manaus, AM. **Acta Amazonica**, 18(3-4), 1988. 55-65.
- THOMPSON, J. N. Concepts of coevolution. **Trends in Ecology and Evolution**, 1989. 4(6): 179-183.
- THOMPSON, J. N. **The coevolutionary process**. Chicago: The University of Chicago Press, 1994.
- TRAVESET, A.; JAKOBSSON, A. Ecology of plant reproduction: mating systems and pollination. In: PUGNAIRE, F.; VALLADARES, F. **Funcional plant ecology**. Boca Raton, Flórida, EUA: CRC Press, 2007. p. 515-548.

WASER, N. M.; CHITTKA, L.; PRICE, M. R.; WILLIAMS, N. M.; OLLERTON, J. Generalization in pollination systems, and why it matters, 77(4), 1996. 1043-1060.

WHALEN, M. D.; ANDERSON, G. J. Distribution of gametophytic self-incompatibility and infrageneric classification in *Solanum*. **Taxon**, 30(4), 1981. 761-767.

WILLE, A. Behavioural adaptations of bees for pollen collecting from Cassia flowers. **Revista de Biologia Tropical**, 11, 1963. 205-210.

YAMPOLSKY, E.; YAMPOLSKY, H. Distribution of the sex forms in the phanerogamic flora. **Bibliographia of Genetics** , 3, 1922. 1-62.

# Anexo 1: Listagem das espécies registradas<sup>a</sup>

| Espécies <sup>b</sup>                                       | Referências <sup>c</sup> |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |
|-------------------------------------------------------------|--------------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----|
|                                                             | 1                        | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 |
|                                                             |                          |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |
| <i>Apis mellifera</i> Linnaeus, 1758                        | 0                        | 0 | 1 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  |
| <i>Augochlarella ephyra</i> (Schrottky, 1910)               | 0                        | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  |
| <i>Augochloropsis aphrodite</i> (Cockerell, 1900)           | 0                        | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  |
| <i>Augochloropsis cupreola</i> (Cockerell, 1900)            | 1                        | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1  | 0  | 0  | 1  | 0  |
| <i>Augochloropsis illustris</i> (Vachal, 1903)              | 1                        | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1  | 0  | 0  | 1  | 0  |
| <i>Bombus (FervidoBombus) pauloensis</i> Friese, 1913       | 0                        | 1 | 0 | 3 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 2  | 0  | 0  | 1  | 0  |
| <i>Bombus (FervidoBombus) brasiliensis</i> Lepeletier, 1836 | 1                        | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  |
| <i>Bombus (FervidoBombus) brevivillus</i> Franklin, 1913    | 0                        | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  |
| <i>Bombus (FervidoBombus) morio</i> (Swederus, 1787)        | 0                        | 1 | 0 | 2 | 3 | 0 | 3 | 0 | 0 | 3  | 0  | 0  | 0  | 0  |
| <i>Centris (Centris) aenea</i> Lepeletier, 1841             | 1                        | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  |
| <i>Centris (Trachina) fuscata</i> Lepeletier, 1841          | 1                        | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  |
| <i>Centris (Centris) varia</i> (Erichson, 1848)             | 0                        | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  |
| <i>Centris (Centris) nitens</i> Lepeletier, 1841            | 1                        | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  |
| <i>Centris Centris (Hemisiella) tarsata</i> Smith, 1874     | 0                        | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1  | 0  | 0  | 1  | 0  |
| <i>Epicharis (Epicharana) flava</i> Friese, 1900            | 3                        | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0  | 2  | 0  | 1  | 0  |
| <i>Eufriesea surinamensis</i> (Linnaeus, 1758)              | 1                        | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  |
| <i>Euglossa (Euglossa) townsendi</i> Cockerell, 1904        | 0                        | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  |
| <i>Eulaema (Apeulaema) cingulata</i> (Fabricius, 1804)      | 0                        | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  |
| <i>Eulaema Apeulaema) nigrita</i> Lepeletier, 1841          | 0                        | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 3 | 1 | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  |
| <i>Exomalopsis (Exomalopsis) analis</i> Spinola, 1853       | 0                        | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  |



|                                                              |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |
|--------------------------------------------------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| <i>Xylocopa (Neoxylocopa) ordinaria</i> Smith, 1874          | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Xylocopa (Neoxylocopa) suspecta</i> Moure & Camargo, 1988 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

A. Foram atribuídos os valores 3, 2 e 1 para muito frequentes (>15% das visitas registradas), frequente (entre 5 e 15%) e pouco frequente (<5%). B. Organização das espécies foi realizada somando os valores de cada linha e ranqueando de forma decrescente. C. Referências: 1. S. *aculeatissimum* (Avanzi & Campos, 1997); 2. S. *granuloso-leprosum* (Lamim-Guedes, 2008); 3. S. *Inodorum* (Albuquerque, 2001); 4. S. *lycocarpum* (Carvalho *et al.*, (2001); 5. S. *lycocarpum* (Guimarães, 2009); 6. S. *lycocarpum* (Lamim-guedes, dados não publicados, veja tabela 1); 7. S. *paniculatum* (Forni-Martins *et al.*, 1998); 8. S. *Sessiliflorum* (Storti, 1988); 9. S. *stramonifolium* (Bezerra & Machado, 2003); 10. S. *variabile* (Avanzi & Campos, 1997); 11. S. *lycocarpum* (Barreto *et al.*, 2006).

**Anexo 2: Número de espécies registradas por gênero**

| Familia/Gênero                      | Referências |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |
|-------------------------------------|-------------|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----|
|                                     | 1           | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 |
| <b>Andrenidae</b>                   |             |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |
| <i>Acamptopoeum</i> Cockerell, 1905 | 1           | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  |
| <i>Anthrenoides</i> Ducke, 1907     | 0           | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  |
| <i>Oxaea</i> Klug, 1807             | 1           | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1  | 0  | 1  | 0  | 1  |
| <b>Apidae</b>                       |             |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |
| <i>Aparatrigona</i> Moure, 1951     | 0           | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  |
| <i>Apis</i> Linnaeus, 1758          | 0           | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1  | 0  | 1  | 0  | 0  |
| <i>Bombus</i> Latreille, 1802       | 2           | 3 | 0 | 2 | 1 | 1 | 2 | 0 | 1 | 2  | 0  | 1  | 0  | 0  |
| <i>Centris</i> Fabricius, 1804      | 2           | 1 | 0 | 3 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 3  | 0  | 2  | 0  | 3  |
| <i>Ceratina</i> Latreille, 1802     | 0           | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  |
| <i>Epicharis</i> Klug, 1807         | 1           | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  |
| <i>Eufriesa</i> Cockerell, 1908     | 0           | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  |
| <i>Euglossa</i> Latreille, 1802     | 1           | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  |
| <i>Eulaema</i> Lepeletier, 1841     | 1           | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 0  | 0  | 0  | 1  | 1  |
| <i>Exomalopsis</i> Spinola, 1853    | 1           | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 3 | 1 | 0 | 1  | 0  | 1  | 0  | 1  |
| <i>Melipona</i> Illiger, 1806       | 0           | 3 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0  | 0  | 0  | 3  | 0  |
| <i>Mesoplia</i> Lepeletier, 1841    | 0           | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  |
| <i>Nannotrigona</i> Cockerell, 1922 | 1           | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  |
| <i>Paratetrapedia</i> Moure, 1941   | 0           | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  |
| <i>Paratrigona</i> Schwarz, 1938    | 0           | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  |



## Conclusão Geral

Existem padrões variáveis de adaptação das flores aos visitantes florais, quando se consideram os tipos florais. No entanto, outras forças seletivas, além dos visitantes florais, influenciam as características do néctar.

Existem fortes evidências de que a polinização por vibração é um processo coevolutivo. Entre as principais evidências está a existência de anteras poricidas em todo o gênero, a semelhança das características florais entre as plantas consideradas no capítulo 2 e a predominância de espécies que realizam a vibração das anteras poricidas.

Considerar ou não a especialização do sistema pelo número de espécies envolvidas ou pela divisão em grupos funcionais apresenta-se como um aspecto chave para se obter compreensões bem diferentes do sistema de polinização.

A utilização de tipos florais que levam em conta os animais visitantes florais é uma forma de distinguir diferentes tipos funcionais.

Os tipos de comportamentos dos visitantes florais de *Solanum* em abelhas vibradoras e não vibradoras é também uma divisão que leva em conta a funcionalidade de cada tipo de comportamento e o seu papel na reprodução das espécies vegetais.

Desta forma, analisando a partir de grupos funcionais, os dois sistemas são especializados, sobretudo a polinização por vibração, apesar de envolverem um número considerável de espécies animais e vegetais.

Apesar de tudo, a afirmação de que o sistema é resultado de um processo coevolutivo é mais complexa e as evidências levantadas aqui dependem de informações complementares.