

# Floração, produção de néctar e abelhas visitantes de *Eriope blanchetii* (Lamiaceae) em dunas costeiras, Nordeste do Brasil

Fabiana Oliveira da Silva<sup>1,3</sup>, Blandina Felipe Viana<sup>2</sup> & Camila Magalhães Pigozzo<sup>3</sup>

1. Faculdade de Tecnologia e Ciências (FTC), Av. Luís Viana Filho, 8812, Paralela, 41820-785 Salvador, BA, Brasil. (fabia714@gmail.com)
2. Laboratório de Biologia e Ecologia de Abelhas (LABEA), Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia, Universidade Federal da Bahia, Rua Barão de Geremoabo s/n, Campus Universitário de Ondina, 40170-110 Salvador, BA. (blandefv@ufba.br)
3. Faculdades Jorge Amado (FJA). Av. Luís Viana Filho, 6775, Paralela, 41745-130 Salvador, BA. (camilapigozzo@yahoo.com.br)

**ABSTRACT.** Flowering, nectar production and visiting bees of *Eriope blanchetii* (Lamiaceae), in sand dunes, northeastern Brazil. Observations on nectar production, flowering and visiting bees were conducted from October 1999 to October 2000 in a wild population of *Eriope blanchetii* (Benth) Harley (Lamiaceae) located at Abaeté sand dunes (12° 56'S, 38° 21'W), in Salvador, Bahia. Fifteen bee species were collected with those varying from medium to large-sized being predominant. The effective pollinators were *Xylocopa cearensis* Ducke, 1910 and *Colletes petropolitanus* Dalla Torre, 1896, considering their body size, behaviour and frequency on flowers. Flowering is continuous in *E. blanchetii* and the degree of synchrony, duration and intensity of flowering in individual plants enforces the interplant movement and gene flow provided by pollinators with different energetic demands and generalist behavior. The pollen deposition is ventral at the same site where anthers and stigma touch bee body, but only *C. petropolitanus* carried pure *E. blanchetii* pollen loads. Pollen grain removal generally occurs during male phase and pollen deposition on receptive stigmas during female phase. Nectar was sampled from May to October 2000. Its concentration was 22% (n=10 flowers) and total amount produced ranged from 0.01 to 0.98 µl. The highest amount of nectar was found during male phase (U=2972.5; P<0.05), but there was no significant difference in nectar volume between bagged and unbagged flowers (U=3632; P>0.05) nor in relation to flower position on the inflorescence (ANOVA=4.478; P>0.05). Daily pattern of flowering, nectar production and accessibility are important attractants for potential pollinators.

**KEYWORDS.** Apoidea, *Eriope blanchetii*, floral resources, pollination, “restinga” vegetation.

**RESUMO.** As observações sobre a floração, produção de néctar e abelhas visitantes foram realizadas entre outubro de 1999 e outubro de 2000, em uma população natural de *Eriope blanchetii* (Benth) Harley (Lamiaceae) distribuída em dunas litorâneas, Salvador (12° 56'S, 38° 21'W), Bahia. Entre as 15 espécies de abelhas registradas, predominaram aquelas de porte corporal médio e grande. Os polinizadores efetivos são *Xylocopa cearensis* Ducke, 1910 e *Colletes petropolitanus* Dalla Torre, 1896, considerando seu tamanho, comportamento e frequência nas flores. A floração contínua da população de *E. blanchetii* e o grau de sincronia, duração e intensidade da floração entre os indivíduos estimula o movimento interplanta e o transporte de pólen pelos polinizadores com diferentes demandas energéticas e comportamento generalista. A deposição de pólen ocorre na região ventral do corpo do polinizador na região que contata as anteras e o estigma durante o forrageio, mas apenas *C. petropolitanus* transportou exclusivamente pólen de *E. blanchetii*. O pólen, removido principalmente durante a fase masculina é, posteriormente, depositado em flores com estigmas receptivos durante a fase feminina. Entre maio e outubro de 2000, o volume de néctar variou de 0,01 a 0,98 µl sendo maior na fase masculina (U=2972,5; P<0,05); a concentração registrada foi de 22% (n=10 flores). A diferença entre o volume de néctar em flores em relação à sua posição na inflorescência (ANOVA=4,478; P>0,05) e entre aquelas ensacadas e não ensacadas (U=3632; P>0,05) não foi significativa. O padrão de floração, a produção e acessibilidade do néctar tornam as flores de *E. blanchetii* atrativas aos seus polinizadores potenciais.

**PALAVRAS-CHAVE.** Apoidea, *Eriope blanchetii*, recursos florais, polinização, restinga.

A relação planta-polinizador é classicamente considerada como uma relação mutualista, na qual a combinação apropriada entre as abelhas visitantes e a morfologia floral constitui um aspecto fundamental da interação (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1979; BARTH, 1985; PROCTOR *et al.*, 1996). Outros autores consideram a polinização como o resultado de uma interação evolutiva conflitante estabelecida entre as plantas e os animais forrageadores (WESTERKAMP, 1996; KEARNS *et al.*, 1998). Segundo STOUT (2000), as plantas tendem a desenvolver estratégias para atrair grande quantidade e alta qualidade de serviços dos polinizadores, enquanto estes tendem a maximizar o ganho energético em seu forrageamento.

A dinâmica populacional dos visitantes florais relaciona-se diretamente com a quantidade e qualidade dos recursos disponíveis em um dado ecossistema, que dependem da dinâmica temporal da floração, grau de sincronia entre os indivíduos floridos e o número de

flores (AUGSPURGER, 1983; NEWSTROM *et al.*, 1993, 1994) e demais visitantes na comunidade (WILLIAMS *et al.*, 1999). Além de fatores climáticos (ALENCAR, 1988) e fisiológicos (ALENCAR *et al.*, 1979), a floração pode estar relacionada ao comportamento dos polinizadores (JANZEN, 1971; HEINRICH, 1975; ZIMMERMAN *et al.*, 1989) e ao sistema reprodutivo das plantas (SCHEMSKE, 1980).

Nos ambientes tropicais, espécies vegetais com flores morfologicamente complexas e com características favoráveis à polinização por um grupo específico são visitadas por um amplo espectro de visitantes, com apenas algumas espécies atuando como polinizadores eficientes (ROUBIK, 1989; ENDRESS, 1994), enquanto as demais não têm função na polinização (ENDRESS, 1994; VAUGHTON, 1996; KEARNS *et al.*, 1998; MALOOF & INOUE, 2000). Em muitos casos, apenas a morfologia floral não é suficiente para determinar os polinizadores de uma dada espécie vegetal (REGAL, 1982), pois diferenças nas

dimensões do corpo e comportamento de visita são fatores determinantes para a eficiência das diferentes espécies de polinizadores (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1979; NEFF & SIMPSON, 1993; ENDRESS, 1994).

A biologia da polinização das espécies de Lamiaceae que ocorrem em regiões tropicais e subtropicais da América do Sul, especialmente as do gênero *Eriope*, é ainda pouco conhecida (HARLEY, 1976; HUCK, 1992). *Eriope blanchetii* (Benth.) Harley (Lamiaceae) exhibe características florais e estratégias reprodutivas consistentes com a síndrome de melitofilia proposta por FAEGRI & VAN DER PIJL (1979). As espécies desse gênero são, geralmente, associadas à polinização por abelhas solitárias (HARLEY, 1971; MARTINS, 1995). Os testes de polinização têm indicado baixa produção de frutos por polinização espontânea e a morfologia e a fisiologia das flores de *E. blanchetii* favorecem a polinização cruzada, sugerindo que a formação de frutos na natureza depende de vetores de pólen (SILVA *et al.*, 2005).

O padrão floral de *E. blanchetii* assemelha-se ao de outras espécies congêneras descritas (HARLEY, 1976), em forma de “garganta”, com os estames e estigma posicionados na porção inferior da corola (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1979). O lábio inferior atua como plataforma de pouso e sustentação dos visitantes. Os estames, inicialmente retidos no lábio inferior, são expostos explosivamente, liberando quase todo o pólen que adere na superfície ventral do corpo do animal.

A importância de *E. blanchetii* como fonte de recurso para a fauna de insetos nectarívoros nas dunas de Abaeté é evidenciada pela diversidade e abundância de visitantes florais (SILVA & VIANA, 2002). No estudo de VIANA *et al.* (2006), foi a quinta espécie mais visitada da flora apícola local, atraindo abelhas de todas as categorias morfofuncionais, em proporções equitativas, correspondendo a 7,91 % do total de espécies de abelhas conhecidas no local. No presente estudo, foram investigados os seguintes aspectos relacionados à interação entre *E. blanchetii* e a fauna de abelhas: (1) o padrão de floração em nível populacional, relacionando o comportamento dos indivíduos com relação à duração, amplitude e sincronia da floração; (2) a produção de néctar, principal recurso para os visitantes, foi avaliada pelos seguintes parâmetros: concentração de açúcares; volume total de néctar produzido; quantidade oferecida aos visitantes (*standing-crop*); possíveis variações de volume decorrentes do estágio fenológico (fase masculina ou feminina) e da posição das flores na inflorescência; (3) e o comportamento das abelhas nas flores, visando inferir os seus polinizadores potenciais nas dunas de Abaeté, com base nas características morfológicas e comportamentais dos visitantes das diversas categorias morfofuncionais.

## MATERIAL E MÉTODOS

A população estudada de *E. blanchetii* se distribui em uma área de aproximadamente 2,5 ha nas dunas costeiras, na Área de Proteção Ambiental das Lagoas e Dunas de Abaeté (12°56'S, 38°21'W), Salvador, Bahia, Brasil. O clima do local é tropical quente e úmido, sem estação seca (Af segundo a classificação de Köppen).

De acordo com o Departamento Nacional de Meteorologia, o clima nas dunas caracteriza-se por ventos fortes, temperatura média anual de 25°C, precipitação anual de 2.100 mm e umidade relativa alta durante todo o ano, variando entre 80 e 82% (Normal 1961-1990). A vegetação local, do tipo restinga, forma manchas compostas por espécies arbóreas e arbustivas, cuja altura geralmente não ultrapassa 3 m, podendo ocorrer algumas emergentes.

*Eriope blanchetii* é um arbusto que ocorre exclusivamente em restingas costeiras (HARLEY, 1988). Em Abaeté, *E. blanchetii* tem a sexta maior densidade dentre as espécies arbóreas e arbustivas (cerca de 3 ind./ha) (VIANA *et al.*, 2006). Distribui-se em áreas abertas, expostas à insolação durante quase todo o dia, nas bordas das manchas de vegetação, e arbustos emergentes ocorrem em áreas centrais das manchas de vegetação. As plantas mais próximas distam entre si 0,5 a 3,0 m e aquelas mais isoladas estão distantes de 10 a 20 m das plantas mais próximas. A altura varia entre 0,5 m e 4,3 m, sendo que a maioria das plantas em idade reprodutiva tem de 0,7 a 2,7 m. A biologia floral da espécie, descrita em SILVA *et al.* (2005), registrou protandria pronunciada e a duração da fase feminina variando conforme a longevidade das flores. O néctar é produzido no disco nectarífero localizado na base do estilópódio, haste que sustenta o estilete, em posição central ao tubo da corola gamopétala. As panículas terminais florescem durante dois meses e produzem, em média, 6 ( $\pm 5$ ) flores novas a cada dia. A antese é diurna; a corola gamopétala é lilás, com simetria zigomorfa e pequena (profundidade =  $9,9 \pm 1,3$  mm; largura da corola exposta =  $8,4 \pm 1,3$  mm e diâmetro da garganta =  $3,4 \pm 0,6$  mm). A exsicata 050775 está depositada no Herbário Alexandre Leal Costa (HALCB), Universidade Federal da Bahia.

O florescimento foi monitorado quinzenalmente, entre outubro de 1999 e abril de 2000, em dias consecutivos, sendo cinco dias no período de baixa floração (de 3 a 7 de maio de 2000) e floração intensa (de 9 a 13 de outubro de 2000), em plantas selecionadas aleatoriamente. Foram consideradas as categorias de amplitude, com modificações, e duração da floração propostas por NEWSTROM *et al.* (1993, 1994) e o índice de sincronia (IS) da floração em nível populacional e individual segundo AUGSPURGER (1983). A duração da floração variou entre curta (< 1 mês), intermediária (entre 1 e 5 meses) e longa (> 5 meses consecutivos). A produção individual de flores foi medida contando-se o total presente em uma inflorescência e multiplicando-se esse valor pelo número de inflorescências presentes na planta. A amplitude de floração foi classificada como fraca, intermediária e intensa. As categorias foram determinadas considerando o número máximo e mínimo de flores em uma amostra de 25 indivíduos, ao longo do período amostral.

A determinação do volume e concentração do néctar nas flores de *E. blanchetii* foi feita *in situ*, entre maio e outubro de 2000. A presença de guias de néctar foi verificada expondo-se algumas flores à luz UV. Não foi possível realizar coletas repetidas de néctar em uma mesma flor para verificar a produção diária, pois as flores são pequenas e frágeis, danificando-se durante a extração de

néctar. O néctar foi extraído com microcapilares (1 µl), a cada hora, entre 07 h 20 min e 15 h 30 min. O volume foi estimado segundo Baker & Baker (1982) *apud* DAFNI (1992), a partir de amostras de flores livres à visitação (n = 492) e ensacadas desde a pré-antese, excluindo os visitantes (n = 57). A medida da concentração do néctar foi obtida com um refratômetro de 0 a 90%, sendo o resultado da coleta de néctar de 15 flores, pois o volume de uma única flor não permitia a leitura da concentração de açúcares pelo equipamento.

Mediu-se o volume de néctar em flores livres (n = 492) à visitação e em flores ensacadas (n = 51), em diferentes horários ao longo do dia, em média seis horas após a antese, observando a fase sexual em que a flor se encontrava (masculina ou feminina). O néctar extraído de flores livres (“*standing-crop*”) foi considerado como a recompensa real oferecida aos visitantes (SOUTHWICK *et al.*, 1981) e o volume amostrado em flores ensacadas foi utilizado para avaliar a produção total desse recurso. A inflorescência foi subdividida em três regiões arbitrárias (terminal, mediana e basal), objetivando verificar a existência de um possível padrão espacial de produção de néctar ao longo da inflorescência. Diferenças no volume de néctar de flores em fase masculina (n=65) e feminina (n=127) foram testadas estatisticamente (Teste de Mann-Whitey, grau de confiança 95% e ANOVA) através do programa INSTAT 3.0 for Windows.

A coleta das abelhas nas flores foi realizada no mesmo período descrito para o monitoramento da floração, pelo método de varredura com rede entomológica (SAKAGAMI *et al.*, 1967). Dois coletores percorreram o transecto formado pela distribuição das 72 plantas selecionadas para a amostragem, a cada hora, entre as 6 h e 17 h. A distância total percorrida pelo transecto formado foi de 500 m, ocupando uma área total de aproximadamente 2,5 ha. A cada volta alternava-se o sentido de coleta, iniciando o percurso a partir da extremidade oposta do transecto. O tempo máximo de coleta em cada planta foi limitado em um minuto. A abundância relativa (%) das espécies de abelhas baseou-se no número total de indivíduos coletados pelos dois coletores. As espécies de abelhas predominantes foram determinadas pelo método de probabilidade de Kato *et al.* (1952) *apud* LAROCA (1995).

Observações sobre o comportamento das abelhas nas flores foram feitas em dias alternados, no período compreendido entre 6h e 16h, totalizando aproximadamente 30 horas de observação. O número máximo de indivíduos monitorados por espécie foi variável (1 a 25). Os registros incluíram: local de pouso; capacidade de contatar as estruturas reprodutivas e habilidade de disparar o mecanismo de polinização ao visitar flores com anteras contidas no lábio inferior; e duração das visitas, quando possível. A determinação do tipo de recurso coletado (pólen ou néctar) e o local de adesão dos grãos de pólen no corpo foi feita em campo, pelo exame das abelhas coletadas nas flores, com o auxílio de uma lupa de bolso (20X) e em laboratório.

As abelhas foram agrupadas em cinco classes de tamanho, de acordo com o comprimento total do corpo e largura do tórax (MICHENER *et al.*, 1994; VIANA & KLEINERT, 2005). As categorias utilizadas foram: grande (comp. > 14

mm x larg. tórax > 6 mm), médio-robusto (comp. entre 10 e 14 mm x larg. tórax entre 4 e 6 mm), médio-delgado (comp. entre 10 e 14 mm x larg. tórax máxima de 3,7 mm), pequeno a médio (comp. entre 7 e 10 mm x larg. tórax máxima de 3 mm) e pequeno (comp. máximo de 7 mm x larg. tórax < 2 mm). Quanto ao comprimento da probóscide, utilizaram-se as classes definidas por VIANA & KLEINERT (2005), considerando a medida da ponta da glossa até a base da paraglossa. As categorias de comprimento da probóscide (CP) utilizadas foram: intermediária (entre 3 e 6,9 mm), longa (entre 8 e 12 mm), curta (<3 mm). A classificação de cada espécie baseou-se nas medidas realizadas em amostras de 15 a 25 indivíduos.

As abelhas coletadas estão depositadas na coleção de referência do Laboratório de Biologia e Ecologia de Abelhas (LABEA) do Instituto de Biologia da Universidade Federal da Bahia (IB-UFBA). A identificação das espécies foi realizada por comparação com os espécimes da referida coleção, os quais foram previamente determinados pelo Pe. Jesus Santiago Moure, da Universidade Federal do Paraná. Neste trabalho usa-se o nome *Ceratinula* (MOURE, 1941), *Ceratinini*, o qual é considerado por MICHENER (2000) como pertencente ao subgênero *Ceratinula* Moure, do gênero *Ceratina*.

Com um pincel fino, grãos de pólen foram removidos de diversas partes do corpo das abelhas (n = 53 indivíduos), sendo que o número de indivíduos por espécie variou conforme a presença de grãos de pólen. Para cada espécime foram montadas cinco lâminas com gelatina glicerizada pura para a contagem dos grãos de pólen de *E. blanchetii*. As lâminas estão depositadas no Laboratório de Biologia e Ecologia de Abelhas (LABEA), do IB-UFBA.

Os indivíduos foram agrupados em classes modificadas de CLINEBELL & BERNHARDT (1998), de acordo com o percentual de grãos de *E. blanchetii* encontrado: > 75%; entre 75% e 50%, entre 50% e 25% e sem grãos de pólen (indivíduos portadores de menos de 50 grãos). Esse critério objetivou amenizar o erro causado por eventuais contaminações dos grãos de pólen pelo contato entre os corpos dos espécimes e a superfície da câmara mortífera.

## RESULTADOS

Floração da população. A floração foi contínua na população estudada, havendo produção simultânea de flores, botões e frutos. Os maiores percentuais de indivíduos floridos e flores produzidas na população coincidiram com os meses de maior índice pluviométrico (Figs. 1, 2). O menor percentual de plantas floridas ocorreu nos meses de março e abril, com tendência ascendente a partir de junho, com pico em outubro. A produção total estimada de flores foi de 22.637 flores, com vários picos ao longo do período, sendo que o mais intenso ocorreu entre novembro e dezembro de 1999 e o menor entre junho e julho de 2000.

Em nível individual, predominaram plantas com floração leve (percentual acima de 50%) e intermediária ao longo de todo o período (Fig. 3). Indivíduos com floração intensa foram pouco freqüentes, estando ausentes nos meses de fevereiro e março. Nos indivíduos

que floresceram continuamente (35%), ocorreram curtos períodos sem flores; nos demais a duração da floração variou entre intermediária (29%) e curta (35%) (Fig. 3). A

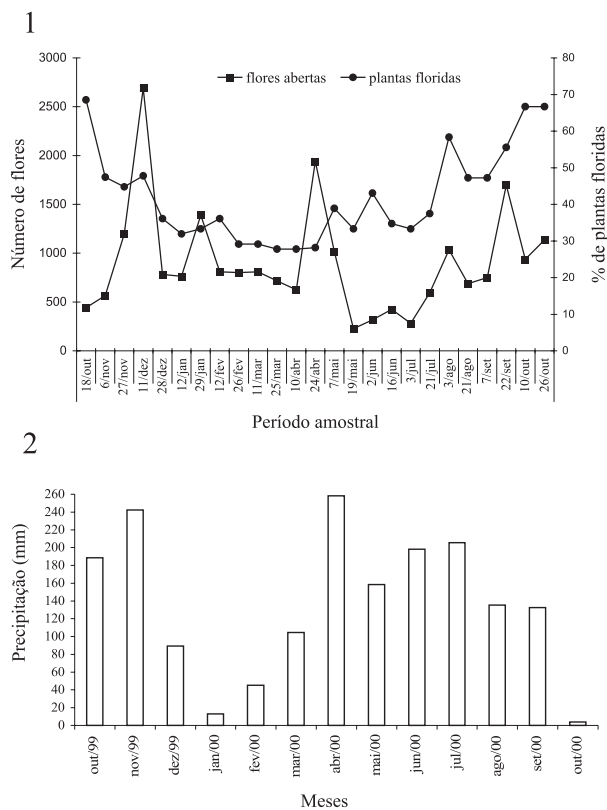
sobreposição no período de florescimento dos indivíduos indica um grau de sincronia populacional intermediário ( $IS = 0,45$ ). Os índices de sincronia dos indivíduos oscilaram entre 0,45 a 0,55.

Produção de néctar. A concentração de açúcares no néctar produzido nas flores amostradas foi de 22% ( $n = 15$ ) e a quantidade de néctar presente nas flores oscilou conforme a fase de desenvolvimento floral. Nas flores amostradas em pré-antese produziram volume de néctar oscilando entre 0,07 e 0,2  $\mu\text{l}$  ( $0,08 \mu\text{l} \pm 0,05$ ;  $n = 7$ ).

Das 492 flores livres e 57 flores ensacadas amostradas, nem todas as flores apresentaram néctar. Das amostras livres, 61% ( $n = 300$ ) apresentaram volume nulo e 10% ( $n = 6$ ) das amostras de flores ensacadas. Em média, as flores mantidas livres tinham  $0,12 \mu\text{l} \pm 0,123$  ( $n = 192$ ) enquanto as ensacadas tinham  $0,27 \mu\text{l} \pm 0,26$  ( $n = 51$ ). Não houve, porém, diferença estatística ( $U = 3632$ ;  $P > 0,05$ ) entre os tratamentos. Observou-se que algumas raras flores de *E. blanchetii* apresentaram produção de até três vezes o volume médio ( $n = 17$ ).

O volume de néctar amostrado em flores mantidas ensacadas em fase masculina ( $0,26 \mu\text{l} \pm 0,20$ ;  $n=8$ ) foi significativamente maior ( $U=2963,5$ ;  $P=0,002$ ) que na fase feminina ( $0,16 \mu\text{l} \pm 0,24$ ;  $n=29$ ). Não houve covariação entre o volume de néctar e a posição das flores na inflorescência ( $ANOVA = 4,478$ ;  $P > 0,05$ ).

Comportamento das abelhas predominantes. Quinze espécies de abelhas visitaram as flores de *E. blanchetii*, com predominância, em número de indivíduos, das espécies *Xylocopa* (*Neoxylocopa*) *cearensis* Ducke, 1910 (porte grande), *Pseudaugochlora pandora* Smith, 1853 (porte pequeno a médio) e *Colletes petropolitanus* Dalla Torre, 1896 (porte médio-delgado). Nove espécies foram representadas por machos e fêmeas em proporções variadas, enquanto *Dicranthidium arenarium* Ducke, 1907 foi representada apenas por machos (Tab. I).



Figs.1, 2. 1, produção de flores ( $n = 35$  plantas) e percentual de plantas floridas ( $n = 70$  plantas) na população de *E. blanchetii*; 2, precipitação pluviométrica nos meses correspondentes, nas dunas de Abaeté, Salvador, Bahia.

Tabela I. Abelhas visitantes das flores de *E. blanchetii* no período entre outubro de 1999 e abril de 2000, nas dunas de Abaeté, Salvador, Bahia. As espécies predominantes são indicadas com asterisco (\*).

Família	Espécie	machos	fêmeas	total	Fr (%)
Apidae					
	<i>Centris</i> ( <i>Centris</i> ) <i>caxiensis</i> Ducke, 1907	2	7	9	2,99
	<i>Centris</i> ( <i>Centris</i> ) <i>leprieuri</i> (Spinola, 1841)	3	1	4	1,33
	<i>Centris</i> ( <i>Hemisiella</i> ) <i>trigonooides</i> Lapeletier, 1841	0	4	4	1,33
	<i>Ceratinula</i> sp. 1	1	3	4	1,33
	<i>Ceratinula</i> sp. 2	0	3	3	1,00
	<i>Euglossa</i> sp.	0	1	1	0,33
	<i>Xylocopa</i> ( <i>Neoxylocopa</i> ) <i>cearensis</i> Ducke, 1910	3	111	114	37,37*
	<i>Xylocopa</i> ( <i>Schoenherria</i> ) <i>subcyanea</i> Pérez, 1901	0	2	2	0,66
Colletidae					
	<i>Colletes petropolitanus</i> Dalla Torre, 1896	7	35	42	13,95*
	<i>Augochlora</i> sp.	4	9	13	4,32
Halictidae					
	<i>Dialictus</i> ( <i>Chloralictus</i> ) <i>opacus</i> (Moure, 1940)	5	6	11	3,66
	<i>Pseudaugochlora pandora</i> (Smith, 1853)	17	48	65	21,60*
	<i>Pseudaugochlora</i> sp.	0	1	1	0,33
Megachilidae					
	<i>Dicranthidium arenarium</i> Ducke, 1907	10	0	10	3,32
	<i>Dicranthidium luciae</i> Urban, 1992	0	18	18	5,98

As abelhas de tamanho grande, entre pequeno e médio, e médio-delgado foram as mais abundantes, representando 40%, 36% e 12% do total de indivíduos coletados, respectivamente. As categorias de tamanho grande e médio-robusto, além de algumas abelhas pequenas (*Ceratinula* sp. 1 e *Ceratinula* sp. 2), foram representadas por espécies pertencentes a Apidae (*Euglossa* Latreille, 1802; *Centris* Fabricius, 1804; *Xylocopa* Latreille, 1802; e *Ceratinula* Moure, 1941). *Colletes petropolitanus*, de porte médio-delgado, foi o único representante de Colletidae. As espécies de porte pequeno a médio estão incluídas em Megachilidae (*Dicranthidium luciae* Urban, 1992 e *D. arenarium*) e Halictidae (*P. pandora*, *Pseudaugochlora* sp. 1 e *Augochlora* sp. 1), sendo esta última família também representada por uma espécie pequena (*Dialictus* (*Choralictus*) *opacus* Moure, 1940).

As abelhas de probóscide curta predominaram em relação ao número de indivíduos e diversidade específica (nove espécies), em comparação àquelas com probóscide de comprimento intermediário e longo (Tab. II). Indivíduos

de *X. cearensis* representaram 98% dos indivíduos coletados entre as espécies com probóscide de comprimento intermediário. Aquelas de probóscide longa foram pouco numerosas e representadas por espécies de *Centris* e *Euglossa*, sendo *Centris* (*Centris*) *leprieuri* Spinola, 1841 (50% dos indivíduos), a mais abundante dessa categoria.

A estratégia de pouso nas flores de *E. blanchetii* variou entre as abelhas com diferentes tamanhos. Aquelas de porte médio robusto a grande (com língua de comprimento intermediário a longo), pousavam sobre o lábio inferior, que oferece uma superfície resistente e apropriada para o pouso e alcance posterior do néctar. Com as pernas, fixavam-se à base da corola gamopétala e inseriam a glossa no centro do tubo da corola para coletar néctar.

A maioria das espécies visitantes coletou exclusivamente néctar em *E. blanchetii*, apenas *C. petropolitanus* e as espécies de *Ceratinula* e *Dicranthidium* coletaram pólen e néctar ativamente. A primeira visitou flores mais jovens em busca de pólen,

1999		2000																Produção de flores										
17-Out	6-Nov	27-Nov	11-Dez	28-Dez	12-Jan	29-Jan	12-Fev	26-Fev	11-Mar	25-Mar	10-Abr	24-Abr	7-Mai	19-Mai	2-Jun	16-Jun	3-Jul	21-Jul	3-Ago	21-Ago	7-Set	22-Set	10-Out	28-Out	mín.	máx.	média	
○	○	○	●	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	4	1596	258
○	○	○	○	○	○	●	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	5	112	31
○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	6	806	241
○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	1	247	48
○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	1	170	47
○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	2	144	39
○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	4	168	39
○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	1	266	63
○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	1	594	69
○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	6	130	32
○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	12	480	100
○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	2	110	26
○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	2	32	13
○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	1	180	25
○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	1	24	13
○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	1	10	6
○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	1	14	6
○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	2	12	7
○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	5	42	17
○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	4	4	4
○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	4	20	9
○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	4	22	13
○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○		16	16

Fig. 3. Intensidade e duração da floração dos indivíduos da população de *E. blanchetii* (Benth) Harley, durante o período de estudo, nas dunas de Abaeté, Salvador, Bahia. As colunas da direita mostram a variação no número mínimo, máximo e médio de flores produzidas, nos indivíduos floridos monitorados (○leve ●intermediária ●intensa).

que era armazenado no papo e transportado juntamente com o néctar, tendo sido observado alguns indivíduos forçando a abertura de botões, com auxílio das mandíbulas e movimentos das pernas. *Colletes petropolitanus* e *X. cearensis* liberavam o pólen de modo explosivo, contaminando-se com o pólen que adere na região do esterno, abdome e pernas. Seu comportamento resulta em polinização esternotribica, com a região ventral do corpo (esterno) tocando invariavelmente as anteras e o estigma. Grãos de pólen depositados na superfície ventral do corpo, incluindo tórax, abdome e pernas, foram encontrados em 52,4 % (103 indivíduos) das abelhas coletadas. As espécies diferiram quanto à quantidade de grãos de pólen, composição polínica e na proporção de pólen de *E. blanchetii* transportado (Tab. III).

Em uma mesma espécie, a quantidade de grãos diferiu conforme o local de transporte. *Colletes petropolitanus* transportou exclusivamente grãos de *E. blanchetii*, enquanto as demais espécies transportaram principalmente cargas mistas. As fêmeas de *D. luciae* transportaram grande quantidade de pólen de *E. blanchetii* na escopa ventral. *Xylocopa cearensis* e espécies de *Centris* transportaram preferencialmente

grãos de outras espécies vegetais na escopa tibial e uma proporção menor, porém ainda elevada, de grãos de *E. blanchetii*. Na região ventral (esterno e abdome), grãos de *E. blanchetii* ocorreram em proporções mais elevadas ou predominaram em relação à carga total.

Fêmeas de *X. cearensis* visitaram todas as flores de uma mesma inflorescência, podendo, em seguida, visitar inflorescências adjacentes antes de voar para a planta mais próxima. As abelhas desta espécie forrageiam na inflorescência da base para o ápice, podendo, então, fazer o percurso em sentido contrário e retornar às flores já visitadas. Elas movimentavam-se entre flores próximas por meio de vôos curtos ou por sobre as flores adjacentes da inflorescência. O tempo de permanência em cada flor variou bastante (5 a 60 s). Quando permaneceram menos tempo, de 1 a 3 s, visitaram um maior número de flores (13 a 15 flores por planta). Ao ampliarem o tempo de visita a flores individuais o número total de flores visitadas tendeu a reduzir-se, oscilando de 1 a 3 s.

As demais abelhas de porte grande (*Xylocopa* (*Schoenherria*) *subcyanea* Pérez, 1910 e *C. leprieuri*) e médio-robusto (*Centris* (*Centris*) *caxiensis* Ducke, 1907; *C. (Hemisella)* *trigonoides* Lepeletier, 1841 e *Euglossa*

Tabela II. Abelhas potencialmente polinizadoras das flores de *E. blanchetii* nas dunas de Abaeté, Salvador, Bahia: porte corporal, comprimento da probóscide (C, curta; I, intermediária; L, longa), contato com as estruturas reprodutivas (+, contata; +/-, contata ocasional; -, não contata) e presença de pólen no corpo.

Espécie de abelha	Porte corporal	CP	Contata estigma e antera	Pólen no corpo	Categoria
<i>Xylocopa cearensis</i>	Grande	I	+	sim	Polinizador efetivo
<i>X. subcyanea</i>	Grande	I	+	não	Polinizador ocasional
<i>Centris leprieuri</i>	Grande	L	+	não	Polinizador ocasional
<i>Euglossa</i> sp.	Médio-robusto	L	+	não	Pilhador
<i>C. caxiensis</i>	Médio-robusto	L	+	sim	Polinizador ocasional
<i>C. trigonoides</i>	Médio-robusto	L	+	sim	Polinizador ocasional
<i>Colletes petropolitanus</i>	Médio-delgado	C	+	sim	Polinizador efetivo
<i>Dicranthidium arenarium</i>	Pequeno a médio	C	-	não	Pilhador
<i>D. luciae</i>	Pequeno a médio	C	+/-	sim	Polinizador ocasional
<i>Pseudaugochlora pandora</i>	Pequeno a médio	C	-	sim	Pilhador
<i>Pseudaugochlora</i> sp. 1	Pequeno a médio	C	-	sim	Pilhador
<i>Augochlora</i> sp.	Pequeno a médio	C	-	não	Pilhador
<i>Ceratinula</i> sp. 1	Pequeno	C	-	não	Pilhador
<i>Ceratinula</i> sp. 2	Pequeno	C	-	não	Pilhador
<i>Dialictus opacus</i>	Pequeno	C	-	não	Pilhador

Tabela III. Grãos de pólen removidos do corpo dos indivíduos (n = 103) de abelhas visitantes das flores de *E. blanchetii*, nas dunas de Abaeté, Salvador, BA, agrupados em classes modificadas de CLINEBELL & BERNHARDT (1998) (A, com predominância de *E. blanchetii*; B, *E. blanchetii* + outras espécies; C, predominância de outras espécies e D, sem grãos de pólen).

Espécie de abelha	Região do corpo com grãos de pólen	A	B	C	D	Total
<i>Colletes petropolitanus</i>	Abdome e pernas	12	0	0	1	13
<i>Xylocopa cearensis</i>	Esterno	6	5	1	0	12
<i>X. cearensis</i>	Escopa	1	4	5	0	10
<i>Dicranthidium luciae</i>	Abdome (escopa ventral)	2	3	1	2	8
<i>Centris trigonoides</i>	Pernas posteriores (escopa)	1	1	1	0	3
<i>Pseudaugochlora pandora</i>	Pernas posteriores	1	0	2	0	3
<i>Centris caxiensis</i>	Pernas posteriores (escopa)	0	0	4	0	4
<i>Pseudaugochlora</i> sp. 1	Pernas posteriores	0	0	0	1	1
Total		23	13	14	4	54

sp.) apresentaram padrão comportamental semelhante ao descrito para *X. cearensis*. Embora capazes de disparar o mecanismo de polinização (liberação “explosiva” do pólen contido nas anteras retidas no lábio inferior da corola), são pouco efetivas dada à sua baixa frequência nas flores. O tempo de visita de *C. caxienseis* a cada flor variou entre 1 e 2 s, coletando néctar em até 15 flores por planta. Poucas vezes estas abelhas provocaram a liberação das anteras contidas no lábio inferior da corola, e conseqüentemente do pólen, em função da rapidez de sua visita. Ao deixarem a planta visitada, geralmente dirigiam-se à planta mais próxima, na qual visitavam várias flores. Os indivíduos de *Ceratinula* tenderam a concentrar-se em uma única planta, permanecendo em uma mesma inflorescência durante longos períodos, forrageando com outros indivíduos do mesmo gênero até esgotar o recurso.

Entre as abelhas de porte corporal entre pequeno e médio, observou-se maior diversidade de estratégias de pouso. As espécies de Halictidae e Megachilidae coletaram néctar de maneira semelhante. Em geral, pousavam sobre os lobos superiores ou laterais da corola, sobre o lábio inferior ou estames. Estas se movimentavam em direção ao centro do tubo da corola, inserindo a cabeça para coletar o néctar nela contido. Raras vezes houve liberação das anteras do lábio durante a visita de *P. pandora*, embora esta última fosse freqüente nas flores. *Pseudaugochlora pandora* forrageou, no máximo, em 15 flores de uma mesma inflorescência, algumas vezes retornando àquelas flores já visitadas e permanecendo nas flores individuais de 2 a 10 s. Na maioria das vezes, não pousou sobre o lábio e, quando o fazia, movimentava-se em direção ao centro da corola em busca de néctar. Apenas as fêmeas de *D. luciae*, que geralmente pousavam sobre o lábio inferior, conseguiam provocar a liberação do pólen. Ao pousarem sobre o lábio, flexionavam o abdome armazenando, posteriormente, os grãos de pólen na escopa localizada na superfície ventral do abdome, compensando a dificuldade imposta pela menor dimensão corpórea. Os machos de *D. arenarium* geralmente não pousavam em outras regiões da corola e não foram vistos ativando o mecanismo de polinização da espécie estudada.

Espécies pequenas, como as do gênero *Ceratinula*, apresentaram comportamento diferenciado em função do recurso coletado, pólen ou néctar, podendo pousar entre os lobos laterais ou sobre os estames e filetes. As espécies pequenas são incapazes de liberar as anteras contidas no lábio inferior e dificilmente alcançam a superfície estigmática. Para obter o pólen, as representantes de *Ceratinula* caminhavam em direção ao lábio, movimentavam-se para frente e para trás e, com as mandíbulas, começavam a cortar a sua porção central. Depois, com as pernas anteriores, coletavam o pólen, transportando-o para as pernas posteriores. Entretanto, podiam também coletar o pólen remanescente nas anteras de flores já visitadas por abelhas maiores.

## DISCUSSÃO

O florescimento contínuo, com a produção de pequeno número de flores, caracteriza grande parte das

plantas melitófilas das dunas de Abaeté (VIANA *et al.*, 2006). Contudo, a inexistência de informações disponíveis sobre o padrão de florescimento do gênero *Eriope* dificulta comparações e a identificação de tendências para o gênero. O pico de produção de flores de *E. blanchetii* não coincidiu com o período com maior percentual de plantas floridas na população. A variação na capacidade individual de produção de flores e na duração do período de florescimento deve-se mais ao porte da planta e, conseqüentemente, ao número de inflorescências presentes na mesma. De acordo com NEWSTROM *et al.* (1993), a existência de padrão de florescimento heterogêneo entre os indivíduos é comum em espécies tropicais.

O mecanismo de polinização explosiva de *E. blanchetii* é acionado com mais freqüência por abelhas de porte médio-delgado (*C. petropolitanus*) a grande (*X. cearensis*), as quais são polinizadores efetivos de *E. blanchetii* por sua abundância, contato freqüente com as anteras e estigma e transporte de grande quantidade de grãos de pólen, na mesma região que contata o estigma e habilidade de disparar o mecanismo de liberação explosiva do pólen de *E. blanchetii*. A polinização ocorre principalmente durante a coleta de néctar, pois ao pousarem sobre o lábio inferior, que retém as anteras sob pressão, o pólen deposita-se de forma passiva na região ventral do corpo dos potenciais polinizadores. O pólen depositado nessa região é mais eficiente na polinização do que aquele depositado na escopa tibial, devido ao contato com as estruturas reprodutivas e difícil remoção durante a limpeza.

A floração prolongada propicia a substituição temporal dos vetores de pólen, compatível com as oscilações na disponibilidade dos polinizadores potenciais, os quais diferem em termos de abundância relativa e período de atividade no local de estudo (VIANA & KLEINERT, 2005). A dependência exclusiva de um único vetor afetaria a reprodução da espécie, pois um dos principais polinizadores potenciais (*C. petropolitanus*) tem população pouco abundante e ocorrência restrita ao período de floração intensa da espécie (outubro). Apesar da ocorrência prolongada, espécies poliléticas, como *X. cearensis*, têm sua atividade de forrageio reduzida ou podem não visitar *E. blanchetii*, durante a floração intensa de outras espécies vegetais utilizadas como fonte de pólen e néctar (SILVA & VIANA, 2002; VIANA & KLEINERT, 2005).

A importância do néctar na atratividade é evidenciada pela diversidade de espécies que buscam exclusivamente esse recurso em suas flores. A pouca restrição imposta pela morfologia das flores de *E. blanchetii* ao acesso ao néctar e a sua disponibilidade ao longo do ano tornam suas flores atrativas às abelhas nesse ambiente, sobretudo nos períodos de escassez de flores de outras espécies. As poucas flores de *E. blanchetii* com produção de néctar superior à média são suficientes para ampliar o valor energético desse recurso ao visitante (SOUTHWICK *et al.*, 1981; DAFNI, 1992). As flores não produtoras de néctar beneficiam-se pelas visitas dos polinizadores potenciais, ao passo que reduzem o investimento energético da planta, porém poucos casos deste tipo têm sido relatados (p. ex., GOLUBOV *et al.*, 1999). O maior volume de néctar na fase masculina contribui

para maximizar a remoção dos grãos de pólen das anteras. Já a secreção contínua de néctar na fase feminina assegura a subsequente transferência para o estigma receptivo de outras flores, resultando em uma dispersão eficiente do grão de pólen.

Os testes de polinização indicaram que embora *E. blanchetii* seja, em certo grau, auto-compatível, a dicogamia (protandria) associada a barreiras físicas (tais como a distância entre estigma e anteras e a retenção das anteras no lábio inferior) provavelmente impedem a formação de frutos por autopolinização espontânea - o que amplia a relevância dos vetores de pólen no sucesso reprodutivo da espécie, seja promovendo a geitonogamia ou a xenogamia (SILVA *et al.*, 2005).

A assincronia, a variação na duração relativa da floração entre os indivíduos, além das altas demandas energéticas de *X. cearensis* e *C. petropolitanus*, estimulam a alternância temporal e o forrageio interplanta e, conseqüentemente, contribuem para a redução dos cruzamentos entre plantas próximas. Além disso, indivíduos com floração intensa podem contribuir para a atração e constância das visitas dos polinizadores potenciais e, conseqüentemente, o fluxo gênico na população. Assim, o padrão de florescimento de *E. blanchetii*, apresentando indivíduos com alta capacidade de produção de flores, não é comum em espécies com período de floração prolongado (AUGSPURGER, 1983). Recomenda-se o monitoramento da floração por um período mais amplo, visando o melhor entendimento das tendências observadas e estabelecimento da classificação adequada.

O forrageio de *X. cearensis* nas inflorescências de *E. blanchetii*, em sentido ascendente, assemelha-se ao padrão observado por ORTH & WADDINGTON (1997) para *Xylocopa micans* Lepeletier, 1841 e *Bombus pennsylvanicus* Hurd, 1979 em inflorescências de *Pontederia cordata* L. A inexistência de um gradiente vertical na produção de néctar por *E. blanchetii* é reforçada pelo padrão assincrônico e irregular de abertura das flores ao longo da inflorescência, e pela ausência de alterações morfológicas marcantes na flor conforme a idade (SILVA *et al.*, 2005). Isso sugere que o comportamento de forrageio de *Xylocopa* em inflorescências verticais independe da espécie de planta e da existência de um padrão definido na produção de néctar.

O grande número de visitas de abelhas de porte grande às pequenas flores de *E. blanchetii* contraria a relação positiva esperada entre tamanho de flor e tamanho dos visitantes para as plantas em geral (FRANKIE *et al.*, 1983; HERRERA, 1987; DUKAS & SHMIDA, 1990; DAFNI & KEVAN, 1997) e para plantas congenéricas (HARLEY, 1988; MARTINS, 1995). A falta desta relação parece ser característica das espécies vegetais no ambiente estudado, onde a imagem das pequenas flores está incorporada às inflorescências, permitindo a sua detecção pelos visitantes (VIANA *et al.*, 2006). De acordo com HARLEY (1988), a corola campanulada das flores de *Eriope* representa uma adaptação a polinizadores de probóscide curta, embora visitantes de probóscide longa tenham sido relatados por aquele autor. A visita às flores de *E. blanchetii* por espécies com probóscide de comprimento longo e intermediário sugere que esse aspecto não impõe

seletividade. O néctar diluído pode constituir uma importante fonte de água para os visitantes, principalmente em locais de estresse hídrico (WESTERKAMP, 1996), como nas dunas de Abaeté.

As fêmeas de *D. luciae* (porte pequeno a médio) transportam quantidades significativas de pólen na escopa ventral, o qual pode ser transferido para flores de plantas diferentes na população, durante as visitas sucessivas. Porém, as demais abelhas de porte pequeno a médio, assim como Diptera e Lepidoptera registrados nas flores de *E. blanchetii*, atuam como pilhadores (SILVA *et al.*, 2005). Desse modo, a restrição do acesso ao pólen reduz as perdas provocadas pelos visitantes não-polinizadores e os gastos energéticos com a sua produção. O pólen depositado na escopa encontra-se misturado a uma proporção elevada de grãos de pólen coletados em outras espécies vegetais.

A localização do nectário, a morfologia floral de *Eriope blanchetii* e o tamanho dos visitantes determinam o local de pouso, modo de coleta de pólen e local de adesão de pólen no corpo, reduzindo o espectro de polinizadores potenciais, como freqüentemente ocorre em plantas congenéricas (HARLEY, 1971) e outras Lamiaceae de regiões tropicais (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1979; ROUBIK, 1992; ENDRESS, 1994; WESTERKAMP, 1996).

**Agradecimentos.** À equipe do Laboratório de Biologia e Ecologia de Abelhas (LABEA) – UFBA pelo auxílio nos trabalhos de campo; à Profa. Dra. Marina Siqueira de Castro (UEFS/EBDA) pelos equipamentos cedidos e ao MSc. Edinaldo Luz das Neves pela identificação das abelhas. Camila M. Pigozzo agradece ao PIBIC/UFBA-CNPq, pela concessão da bolsa de iniciação científica. Os comentários dos dois revisores anônimos contribuíram para a versão final do manuscrito.

#### REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALENCAR, J. C. 1988. Estudos silviculturais de uma população natural de *Copaifera multijuga* Hayne – Leguminosae, na Amazonia Central. IV. Interpretação de dados fenológicos em relação a elementos climáticos. *Acta Amazonica* **18**(3-4):199-209.
- ALENCAR, J. C.; ALMEIDA, R. A. & FERNANDES, N. P. 1979. Fenologia das espécies florestais em floresta tropical de terra firme na Amazônia Central. *Acta Amazonica* **9**(1):163-198.
- AUGSPURGER, C. K. 1983. Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica* **15**:257-267.
- BARTH, F. G. 1985. *Insects and flowers: the biology of a partnership*. New Jersey, Princeton University. 297p.
- CLINEBELL, R. R. & BERNHARDT, P. 1998. The pollination ecology of five species of *Penstemon* (Scrophulariaceae) in the tallgrass prairie. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **85**:126-136.
- DAFNI, A. 1992. *Pollination ecology: a practical approach*. Oxford, Oxford University. 250p.
- DAFNI, A. & KEVAN, P. G. 1997. Flower size and shape: Implications in pollination. *Israel Journal of Plant Science* **45**:201-211.
- DUKAS, R. & SHMIDA, A. 1990. Progressive reduction in mean body sizes of solitary bees active during the flowering season and its correlation with the sizes of the bee flowers of the mint family (Lamiaceae). *Israel Journal of Botany* **39**:133-141.
- ENDRESS, P. K. 1994. *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. Cambridge, Cambridge University. 511p.
- FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L. 1979. *The principles of pollination ecology*. Oxford, Pergamon. 244p.
- FRANKIE, G. W.; HABER, W. A.; OPLER, P. A. & BAWA, K. S. 1983. Characteristics and organization of the large bee pollination system in the Costa Rican dry forest. In: JONES, C. E. & LITTLE, R. J. eds. *Handbook of experimental pollination biology*. New York, Scientific and Academic. p. 441-448.



- GOLUBOV, J.; EGUIARTE, L. E.; MANDAJUNO, M. C.; LÓPEZ-PORTILLO, J. & MONTAÑA, C. 1999. Why be a honeyless honey mesquite? Reproduction and mating system of nectarfull and nectarless individuals. **American Journal of Botany** **86**:955-963.
- HARLEY, R. M. 1971. An explosive pollination mechanism in *Eriope crassipes*, a Brazilian labiate. **Botanical Journal of the Linnean Society** **3**:159-164.
- \_\_\_\_\_. 1976. **Hooker's Icones Plantarum - A review of Eriope and Eriopidion (Labiatae)**. Kew, Royal Botanic Gardens. v. 38, part. 3. 107p.
- \_\_\_\_\_. 1988. Evolution and distribution of *Eriope* (Labiatae) and its relatives, in Brazil. In: VANZOLINI, P. E. & HEYER, W. R. eds. **Proceedings of a workshop on Neotropical distribution patterns**. Rio de Janeiro, Academia Brasileira de Ciências. p.71-120.
- HEINRICH, B. 1975. Bee flowers: a hypothesis on flower variety and blooming times. **Evolution** **29**(1):325-334.
- HERRERA, C. M. 1987. Componentes del flujo génico en *Lavandula latifolia* Medicus: polinización y dispersión de semillas. **Anales del Jardín Botánico de Madrid** **44**:49-61.
- HUCK, R. 1992. Overview of the pollination biology in the Lamiaceae. In: HARLEY, R. M. & REYNOLDS, T. eds. **Advances in Labiate Science**. London, Royal Botanic Gardens. p.7-16.
- JANZEN, D. H. 1971. Euglossini bees as long-distance pollinators of tropical plants. **Science** **171**:203-205.
- KEARNS, C. A.; INOUE, D. W. & WASER, N. M. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. **Annual Review of Ecology and Systematics** **29**:83-112.
- LAROCA, S. 1995. **Ecologia: princípios e métodos**. Petrópolis, Vozes. 197p.
- MALOOFF, J. E. & INOUE, D. W. 2000. Are nectar robbers cheaters or mutualists? **Ecology** **10**:2651-2661.
- MARTINS, C. F. 1995. Flora apícola e nichos tróficos de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) na Chapada Diamantina (Lençóis - BA, Brasil). **Revista Nordestina de Biologia** **10**:119-140.
- MICHENER, C. D. 2000. **The bees of the world**. Baltimore, Johns Hopkins University. 952p.
- MICHENER, C. D.; MCGINLEY, R. J. & DANFORTH, B. N. 1994. **The bee genera of North and Central America** (Hymenoptera: Apoidea). Washington, Smithsonian. 209p.
- MOURE, J. S. 1941. Apoidea Neotropicalica, III. **Arquivos do Museu Paranaense** **1**:41-99.
- NEFF, J. L. & SIMPSON, B. B. 1993. Bees, pollination systems and plant diversity. In: LASALLE, J. & GAULD, I. D. eds. **Hymenoptera and Biodiversity**. Wallingford, Cab International. p.143-167.
- NEWSTROM, L. E.; FRANKIE, G.W. & BAKER, H. G. 1994. A New classification for plant phenology based on flowering pattern in low land tropical trees at La Selva, Costa Rica. **Biotropica** **26**(2):141-159.
- NEWSTROM, L. E.; FRANKIE, G. W.; BAKER, H. G. & COLWELL, R. K. 1993. Diversity of long-term flowering patterns. In: McDADE, L. A.; BAWA, K. S.; HESPENHEIDE, H. A. & HARTSHORN, G. S. eds. **La Selva: ecology and natural history of a lowland tropical rainforest**. Chicago, University of Chicago. p.142-160.
- ORTH, A. I. & WADDINGTON, K. D. 1997. Hierarchical use of information by nectar foraging carpenter bees on vertical inflorescences: floral color and spatial position. **Israel Journal of Plant Sciences** **45**:213-221.
- PROCTOR, M.; YEO, P. & LACK, A. L. 1996. **The Natural History of Pollination**. London, Harper Collins. 479p.
- REGAL, P. J. 1982. Pollination by wind and animals: ecology of geographic patterns. **Annual Review of Ecology and Systematics** **13**:497-524.
- ROUBIK, D. W. 1989. **Ecology and natural history of tropical bees**. Cambridge, Cambridge University. 514p.
- \_\_\_\_\_. 1992. Loose niches in tropical communities: Why are there so few bees and so many trees? In: HUNTER, M. D.; OHGUSHI, T. & PRICE, P. W. eds. **Effects of resources distribution on animal-plant interactions**. San Diego, Academic. p. 327-354.
- SAKAGAMI, S. F.; LAROCA, S. & MOURE, J. S. 1967. Wild bee biocenotics in São José dos Pinhais (Pr), South Brazil. Preliminary report. **Journal of Faculty of Sciences, Hokkaido University, Zoology**, **19**:190-250.
- SILVA, F. O. & VIANA, B. F. 2002. Os visitantes florais de *Eriope blanchetii* (Benth) Harley (Lamiaceae) nas dunas costeiras de Abaeté, Salvador, Bahia. **Sitientibus** **2**:3-10.
- SILVA, F. O.; VIANA, B. F. & JACOBI, C. M. 2005. Floral biology of *Eriope blanchetii* (Benth) Harley (Lamiaceae) in coastal sand dunes NE Brazil. **Austral Ecology** **30**:243-249.
- SCHEMSKE, D. W. 1980. Evolution of floral display in the Orchid *Brassavola nodosa*. **Evolution** **34**(3):489-493.
- SOUTHWICK, E. E.; LOPER, G. M. & SADWICK, S. E. 1981. Nectar production, composition, energetics and pollinator attractiveness in spring flowers of Western New York. **American Journal of Botany** **68**:994-1002.
- STOUT, J. C. 2000. Does size matter? Bumblebee behaviour and the pollination of *Cytisus scoparius* L. (Fabaceae). **Apidologie** **31**:129-139.
- VAUGHTON, G. 1996. Pollination disruption by European honeybees in the Australian bird-pollinated shrub *Grevillea barklyam* (Proteaceae). **Plant Systematics and Evolution** **200**:89-100.
- VIANA, B. F. & KLEINERT, A. M. P. 2005. A community of flower-visiting bees (Hymenoptera: Apoidea) in the coastal Sand dunes of Northeastern Brazil. **Biota Neotropica** **5**(2):1-13.
- VIANA, B. F.; SILVA, F. O. & KLEINERT, A. M. P. 2006. Flora apícola de uma área restrita de dunas litorâneas, Abaeté, Salvador, Bahia. **Revista Brasileira de Botânica** **1**(29):13-25.
- WESTERKAMP, C. 1996. Pollen in bee-flower relations: some considerations on melittophily. **Botanica Acta** **109**:325-332.
- WILLIAMS, R. J.; MYERS, B. A.; EAMUS, D. & DUFF, G. A. 1999. Reproductive phenology of wood species in a North Australian Tropical Savanna. **Biotropica** **31**(4):626-636.
- ZIMMERMAN, J. D.; ROUBIK, D. W. & ACKERMAN, J. D. 1989. Asynchronous phenologies of a neotropical orchid and its Euglossini bee pollinator. **Ecology** **70**(4):1192-1195.