

## Biologia reprodutiva de espécies simpátricas de Malpighiaceae em dunas costeiras da Bahia, Brasil<sup>1</sup>

CRISTIANA B. NASCIMENTO COSTA<sup>2,4</sup>, JORGE ANTONIO S. COSTA<sup>2</sup> e MAURO RAMALHO<sup>3</sup>

(recebido: 25 de novembro de 2004; aceito: 12 de janeiro de 2006)

**ABSTRACT** – (Reproductive biology of sympatric species of Malpighiaceae in the coastal dunes of Bahia, Brazil). The reproductive biology of five sympatric species of Malpighiaceae was studied in the coastal dunes of the Abaeté Environmental Protection area, Salvador, Bahia, Brazil (12°56' S and 38°20' W) from Jul./2000 to Jan./2002, and from Jan. to Mar./2003. Flowering phenology, morphology and floral biology were studied and floral visitors were observed. The breeding system was verified through experimental pollinations in the field. The Malpighiaceae are hermaphrodite, have diurnal anthesis and high pollen viability. The flowering presented a continuous pattern in the community. The controlled hand pollinations showed that *Heteropterys alternifolia* and *Byrsonima* spp. are self-incompatible, while *Stigmaphyllon paralias* is self-compatible. The main pollinators observed were bees of the tribe Centridini and the main resource collected was oil. Bees using jaws to hold themselves to the guide petal were rarely observed during oil collecting.

Key words - breeding system, Centridini, coastal dunes, Malpighiaceae, oil flower

**RESUMO** – (Biologia reprodutiva de espécies simpátricas de Malpighiaceae em dunas costeiras da Bahia, Brasil). A biologia reprodutiva de cinco espécies simpátricas de Malpighiaceae foi estudada nas dunas costeiras da Área de Proteção Ambiental do Abaeté, Salvador, Bahia, Brasil (12°56' S e 38°20' W), durante o período de jul./2000 a jan./2002, e jan. a mar./2003. Foram realizadas observações sobre fenologia, morfologia, biologia floral e visitantes florais. O sistema reprodutivo foi determinado através de polinizações experimentais em campo. As Malpighiaceae são hermafroditas, possuem antese diurna e alta viabilidade polínica. A floração apresenta padrão contínuo na comunidade. Os resultados das polinizações manuais indicam que *Heteropterys alternifolia* e *Byrsonima* spp. são auto-incompatíveis e *Stigmaphyllon paralias* é autocompatível. Os principais polinizadores são abelhas da tribo Centridini e o principal recurso coletado foi o óleo. Não foi observado, na maioria das visitas, o uso da mandíbula na pétala guia para sustentação durante a coleta de óleo.

Palavras-chave - Centridini, dunas costeiras, Malpighiaceae, óleo floral, sistema reprodutivo

### Introdução

Malpighiaceae é uma família predominantemente tropical com 65 gêneros e cerca de 1.250 espécies (Cameron *et al.* 2001), das quais aproximadamente 85% são neotropicais (Anderson 1979, Davis *et al.* 2001). No Brasil ocorrem 32 gêneros com cerca de 300 espécies, distribuídas em diversas formações vegetais (Barroso *et al.* 1991).

As Malpighiaceae neotropicais apresentam grande diversidade morfológica para hábito, frutos, pólen e número de cromossomos, porém mostram acentuada

uniformidade na estrutura floral (Anderson 1979). Esse conservadorismo floral se dá pela arquitetura da flor na família, que apresenta sempre cinco pétalas unguiculadas, sendo uma delas diferenciada pela espessura da unha e às vezes pela coloração. A maioria dos gêneros também apresenta elaióforos no cálice que funcionam como um excelente caráter diagnóstico para a família nos neotrópicos. Algumas flores parecem ser actinomorfas à primeira vista, no entanto a diferenciação de uma das pétalas e a ausência de um ou mais elaióforos no cálice, em algumas espécies, lhes dão um caráter zigomórfico. Óleo e pólen são os recursos florais disponíveis para os visitantes e/ou polinizadores das Malpighiaceae neotropicais, e suas flores atraem visitantes especializados na coleta de óleo, principalmente fêmeas de abelhas da tribo Centridini (Anderson 1979), embora representantes das tribos Exomalopsini e Tetrapediini também possuam a capacidade de coletar este recurso (Neff & Simpson 1981).

As abelhas Centridini são endêmicas do Novo Mundo (Michener 1979) e apresentam uma estreita relação com as Malpighiaceae neotropicais (Vogel 1990). Essas abelhas são especialistas na coleta de lipídios

1. Parte da dissertação de mestrado do primeiro autor, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Biomonitoramento da Universidade Federal da Bahia.
2. Universidade Estadual de Feira de Santana, Departamento de Ciências Biológicas, BR 116, Km 03, Campus Universitário. 44031-460 Feira de Santana, Bahia, Brasil.
3. Universidade Federal da Bahia, Departamento de Botânica, Rua Barão de Geremoabo, s/n, Ondina. 40170-290 Salvador, Bahia, Brasil.
4. Autor para correspondência: crisbotanica@yahoo.com.br

florais utilizando estruturas coletoras em forma de pente presentes nas pernas dianteiras e medianas (Neff & Simpsons 1981, Roubik 1989). O óleo coletado pelas Centridini é utilizado na alimentação das larvas e na impermeabilização das paredes das células dos ninhos (Anderson 1979, Buchmann 1987, Roubik 1989, Vogel 1990, Vinson *et al.* 1997).

Trabalhos sobre ecologia da polinização em Malpighiaceae têm sido realizados desde a descoberta do óleo como recompensa floral para os polinizadores (Buchmann 1987, Albuquerque & Rêgo 1989, Sazima & Sazima 1989, Coccuci *et al.* 1996, Vinson *et al.* 1997). Entretanto, poucos trabalhos enfocam outros aspectos da biologia reprodutiva das Malpighiaceae, como fenologia da floração, sistema reprodutivo, morfologia e biologia floral em espécies simpátricas. Exceções foram Barros (1992), que investigou a fenologia da floração, biologia reprodutiva e polinização de sete espécies de *Byrsonima* no cerrado do Centro-Oeste brasileiro, e Sigrist & Sazima (2004), que realizaram o estudo da biologia reprodutiva de 12 espécies simpátricas de Malpighiaceae em área de mata semidecídua no Sudeste do Brasil.

Das oito famílias de angiospermas que apresentam óleo como recompensa floral (Malpighiaceae, Scrophulariaceae, Primulaceae, Orchidaceae, Iridaceae, Krameriaceae, Solanaceae e Cucurbitaceae) (Endress 1994), a família Malpighiaceae é a principal representante deste grupo na restinga da Área de Proteção Ambiental (APA) do Abaeté, com oito espécies (Britto *et al.* 1993), ainda não estudadas quanto à biologia floral. Em ambiente de dunas, trabalhos sobre ecologia da polinização, fenologia da floração e sistema reprodutivo de Malpighiaceae não foram encontrados até o momento. Das espécies analisadas neste trabalho, apenas *Byrsonima sericea* DC. apresenta dados publicados sobre biologia reprodutiva, fenologia e polinizadores, os quais foram coletados em área de Floresta Atlântica no Estado de Pernambuco (Teixeira & Machado 2000).

O objetivo do presente trabalho foi determinar o sistema reprodutivo e a relação existente entre as Malpighiaceae e seus visitantes florais, através de estudos da biologia floral e da fenologia da floração de espécies simpátricas da comunidade de Restinga em dunas costeiras na APA do Abaeté, Município de Salvador, Estado da Bahia, Brasil.

### Material e métodos

Os experimentos foram realizados na APA das Lagoas e Dunas do Abaeté, situada na porção extrema Nordeste do Município

de Salvador, Bahia e abrange os bairros de Itapuã, Stella Maris e Praia do Flamengo numa extensão total de 1.800 ha (Azevedo 1997). A área de estudo localiza-se no bairro de Stella Maris (12°56'59" S e 38°20'25" W) e caracteriza-se pela presença de dunas de areia branca, semimóveis e fixas, entremeadas por várias lagoas perenes e temporárias, com vegetação herbáceo-arbustivo-arbórea.

A APA do Abaeté apresenta uma vegetação de restinga em dunas e uma flora característica, mais relacionada com a flora da Mata Atlântica, porém com elementos de cerrado e caatinga. Algumas espécies apresentam disjunções com o campo rupestre (Giulietti & Pirani 1988). As associações florísticas das dunas costeiras estudadas formam um mosaico de habitats, que ora se apresenta em pequenas moitas com poucas espécies (restinga herbáceo-arbustiva), ora apresenta uma fisionomia de mata com árvores que atingem 10 metros de altura ou mais (restinga arbórea). As espécies vegetais deste ambiente também possuem adaptações especiais, como folhas com consistência coriácea, cutículas suberificadas, raízes profundas, que são mecanismos adaptativos às condições de alta salinidade, alta insolação e escassez hídrica superficial das areias quartzosas das dunas (Pinto *et al.* 1984). No local, o clima é úmido com pequena ou nenhuma deficiência hídrica, e a precipitação média anual é de 2.100 mm com temperatura média anual de 25,3 °C (SEI 1999).

Embora oito espécies de Malpighiaceae tenham sido registradas para toda a APA do Abaeté (Britto *et al.* 1993), apenas cinco ocorrem simpatricamente nas dunas de Stella Maris: *Byrsonima gardnerana* A. Juss., *B. microphylla* A. Juss., *B. sericea* DC., *Heteropterys alternifolia* W.R. Anderson e *Stigmaphyllon paralias* A. Juss. As espécies de Malpighiaceae estudadas apresentam diferentes hábitos e padrões de ocupação na área. *Heteropterys alternifolia* é a única espécie liana e ocupa preferencialmente o topo das dunas. *B. microphylla* é uma espécie arbustiva bastante comum no ambiente. *B. sericea* e *B. gardnerana* apresentam hábito arbóreo e são espécies mais raras no local, só ocorrendo nas bordas, em ambientes mais antropizados e no interior das dunas, respectivamente. *S. paralias* é um subarbusto e apresenta-se em populações agrupadas em áreas mais fechadas.

O estudo foi realizado durante o período de julho de 2000 a janeiro de 2002, com observações complementares no período de janeiro a março de 2003. Observações da floração e frutificação foram realizadas quinzenalmente. Foram acompanhados 20 indivíduos de *B. microphylla* e *S. paralias*, 10 indivíduos de *H. alternifolia* e quatro indivíduos de *B. sericea* e *B. gardnerana*. Os indivíduos que apresentavam aproximadamente 50% ou mais ramos floridos foram categorizados como em pico de floração e os indivíduos com menos de 50% dos ramos floridos foram categorizados como em baixa floração. A classificação para padrões de fenologia seguiu Newstron *et al.* (1994).

Foram realizadas observações sobre a morfologia floral, tipos de inflorescência, número de flores por inflorescência,

duração da flor, coloração e acompanhamento do horário de antese que se iniciou às 5h00. A receptividade estigmática foi verificada com emprego de peróxido de hidrogênio (Dafni 1992), e a disponibilidade polínica foi analisada mediante toque nas anteras e conseqüente liberação do pólen. A disponibilidade do óleo foi observada através de leve pressão nos elaióforos e visualização do extravasamento de óleo pelos poros. A viabilidade do pólen foi verificada através da técnica de coloração do citoplasma com carmim acético e observação ao microscópio (Dafni 1992). As flores utilizadas para contagem de pólen e morfologia foram conservadas em etanol a 70%.

O sistema reprodutivo das espécies foi verificado através de polinizações experimentais, sendo realizados cinco tratamentos: autopolinização manual, polinização geitonogâmica, polinização cruzada, emasculação para verificar a ocorrência de agamospermia e autopolinização espontânea. Foi estabelecido um grupo controle para verificar a formação de frutos por polinização natural. O tratamento de polinização cruzada foi realizado utilizando-se pólen de diferentes indivíduos (mínimo três) com distância superior a 100 metros. Para realizar os experimentos, os botões em pré-antese foram ensacados com sacos de “voile” para evitar contato com os visitantes florais e os tratamentos foram realizados no dia posterior, no momento da receptividade estigmática.

Os visitantes florais foram acompanhados entre 6h00 e 17h00, totalizando 135 horas de observação para todas as espécies, com cerca de 27 horas para cada espécie. Foram realizadas observações prévias a partir das 5h00 para verificar o horário inicial de visitação. Foram analisados o comportamento na flor, recurso coletado, horário e frequência das visitas. Visitantes florais foram coletados com auxílio de rede entomológica e encontram-se depositados no laboratório de Ecologia da Polinização da UFBA. Os espécimes vegetais foram coletados (C.B.N. Costa n. 93; 94; 95; 96; 97) e encontram-se depositados nos herbários ALCB da Universidade Federal da Bahia e HRB do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE - NE).

## Resultados

**Morfologia** – As flores de Malpighiaceae estudadas são hermafroditas, zigomorfas, pentâmeras, com pétalas amarelas ou alvo-róseas, unguiculadas, sendo que a pétala superior, estandarte ou guia, distingue-se das demais pelo tamanho menor e pela maior espessura da unha (figuras 1, 2). Em *Byrsonima gardnerana* A. Juss. e *B. microphylla* A. Juss. a diferenciação desta pétala ocorre também na coloração, por se apresentar amarela em contraste com as demais pétalas alvo-róseas. As flores para as espécies dos gêneros *Byrsonima* e *Heteropterys*, variaram de 12 a 16 mm de diâmetro, enquanto *Stigmaphyllon paralias* A. Juss. apresentou

maior diâmetro floral entre as espécies estudadas (figura 3; tabela 1). Todas as espécies apresentam elaióforos epiteliais no cálice com poro apical, sendo que as espécies do gênero *Byrsonima* apresentam invariavelmente 10 glândulas, um par por sépala (figuras 4, 5), enquanto que *Heteropterys alternifolia* W.R. Anderson e *S. paralias* possuem variações no número de elaióforos presentes nas flores de um mesmo indivíduo (figuras 3, 6; tabela 1). Essa variação sempre ocorreu na sépala em posição oposta à pétala diferenciada. O androceu é formado por dez estames férteis com anteras rimosas, amarelas e pólen pulverulento com viabilidade superior a 80% para todas as espécies estudadas (tabela 1). O gineceu apresenta ovário súpero tricarpelar com um óvulo por lóculo e três estiletos longos, livres entre si, que ultrapassam a altura das anteras, exceto em *S. paralias*, onde apresentam a mesma altura (figuras 2, 3).

As inflorescências são terminais do tipo racemo para as espécies de *Byrsonima*, panícula em *H. alternifolia* e corimbo em *S. paralias*. O número de flores emitidas por inflorescência apresenta grande variação entre as espécies, bem como o número de flores em antese por dia (tabela 1).

**Biologia floral** – As cinco espécies estudadas apresentaram antese diurna. As espécies do gênero *Byrsonima* iniciaram processo de antese por volta das 6h00 com exceção de *B. microphylla* que iniciou seu processo de abertura floral por volta das 7h00 até às 13h00. *H. alternifolia* teve sua antese entre 6h00 e 11h00 e *S. paralias* a partir das 6h30 até às 12h30 com maioria das flores em antese às 9h00. O processo de antese inicia-se com a abertura das pétalas e posterior alongamento dos estiletos, que logo no início da antese encontram-se curvados para o centro. Ao final do processo, os estigmas já estão receptivos e o pólen disponível. A disponibilidade do óleo ocorre já nos botões em pré-antese para todas as espécies estudadas. O tempo para o processo de antese é de cerca de 10 a 15 minutos, com exceção de *S. paralias* que apresenta uma antese mais demorada, com cerca de 30 minutos para a completa abertura da flor. Em algumas espécies como *B. microphylla* e *B. sericea* DC., o processo de antese pode ser acelerado quando botões em pré-antese são visitados por abelhas para coleta de óleo. Desse modo, quando a parte ventral da abelha entra em contato com as pétalas, desencadeia o processo de distensão destas, reduzindo o tempo do processo de antese. As flores não apresentam odor e permanecem receptivas por um dia. A partir de então ocorre o processo de senescência no qual *B. gardnerana*, *B. microphylla* e

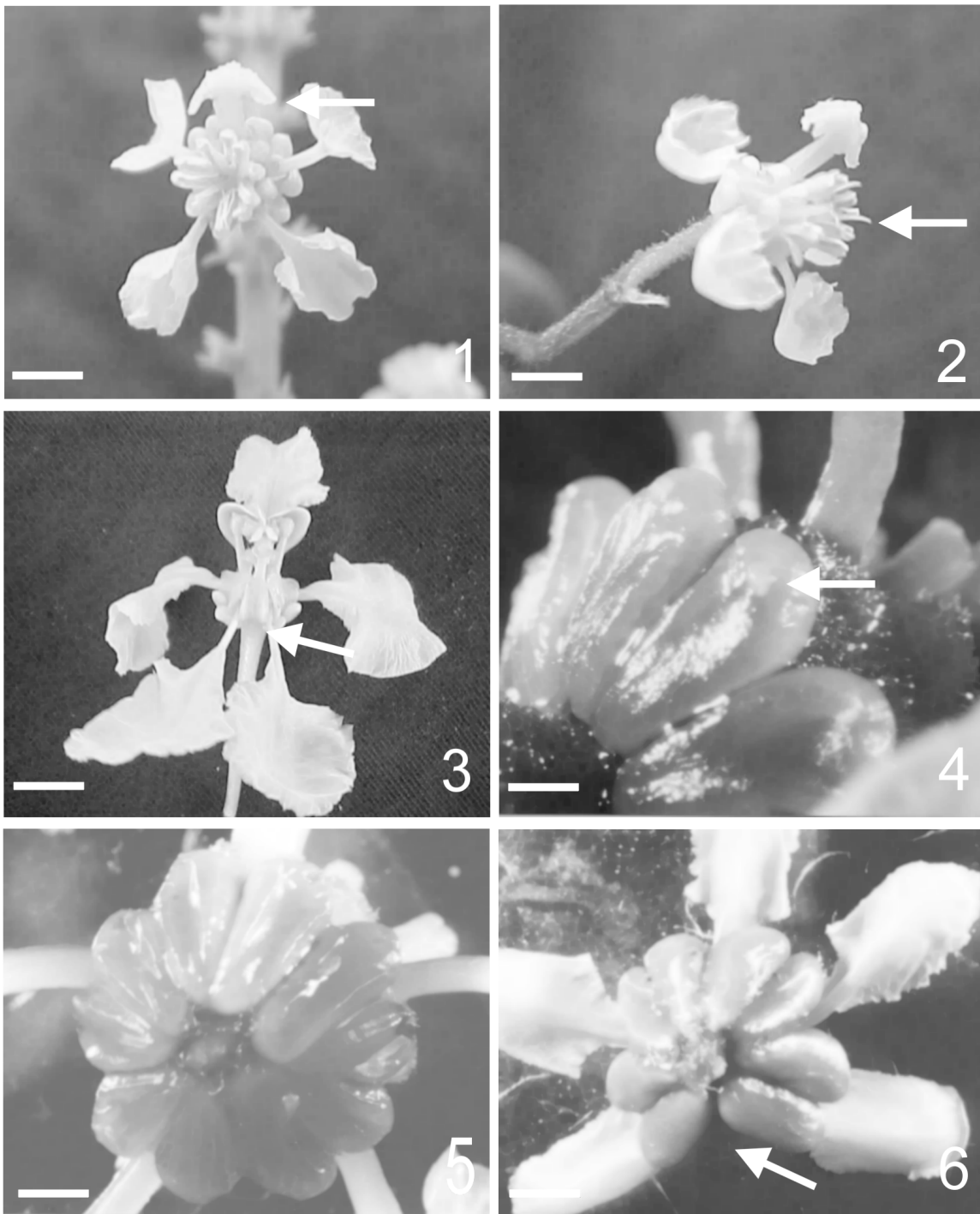


Figura 1-6. Flores de Malpighiaceae. 1. Pétala guia em *Byrsonima sericea* DC. (seta). 2. Estigmas em *B. microphylla* A. Juss. (seta). 3. Flor de *Stigmaphyllon paralias* A. Juss.; seta indica cálice sem glândulas. 4-6. Detalhe das glândulas. 4. Seta indica poro de saída do óleo em *B. microphylla* (seta). 5. Presença de 10 glândulas em *B. gardnerana* A. Juss. 6. Presença de oito glândulas em *Heteropterys alternifolia* W.R. Anderson. Seta indica local de ausência de glândulas. Barras = 3,5 mm (1-2), 4,6 mm (3), 0,5 mm (4), 0,8 mm (5), 2,0 mm (6).

Figure 1-6. Flowers of Malpighiaceae. 1. Guide petal in *Byrsonima sericea* DC. (arrow). 2. Stigma in *B. microphylla* A. Juss. (arrow). 3. Flower of *Stigmaphyllon paralias* A. Juss.; arrow indicates calyx with no glands. 4-6. Detail of the glands. 4. Arrow indicates pore of exit of the oil in *B. microphylla* (arrow). 5. Presence of 10 glands in *B. gardnerana* A. Juss. 6. Presence of eight glands in *Heteropterys alternifolia* W.R. Anderson. Arrow indicates place of absence glands. Bars = 3,5 mm (1-2), 4,6 mm (3), 0,5 mm (4), 0,8 mm (5), 2,0 mm (6).

Tabela 1. Coloração, variações morfológicas, oferta de flores por inflorescência e viabilidade polínica das espécies de Malpighiaceae das dunas de Stella Maris, Salvador, BA. ( $n$  = número de flores analisadas;  $s$  = desvio padrão).Table 1. Color, morphological variations, flower offer per inflorescence and pollen viability of Malpighiaceae species from the sand dunes of Stella Maris, Salvador, BA. ( $n$  = number of analyzed flowers;  $s$  = standard deviation).

Espécie	Coloração das pétalas	Diametro floral (mm) ( $\bar{x} \pm s$ ) ( $n = 10$ )	N. médio de elaióforos por flor ( $n = 30$ )	N. de flores por infloresc. ( $\bar{x} \pm s$ ) ( $n = 10$ )	N. de flores abertas por infloresc. por dia ( $\bar{x} \pm s$ ) ( $n = 10$ )	Viabilidade polínica ( $n = 3$ )
<i>B. gardnerana</i>	Alvo-rósea	16,13 $\pm$ 1,58	10	15,8 $\pm$ 4,13	1,70 $\pm$ 0,80	94,45%
<i>B. microphylla</i>	Alvo-rósea	13,70 $\pm$ 1,20	10	7,8 $\pm$ 2,26	1,83 $\pm$ 0,70	97,59%
<i>B. sericea</i>	Amarela	12,13 $\pm$ 1,54	10	43,9 $\pm$ 8,17	10,60 $\pm$ 5,91	97,94%
<i>H. alternifolia</i>	Amarela	14,50 $\pm$ 0,64	8 (7-10)	110,3 $\pm$ 77,26	12,50 $\pm$ 7,01	96,88%
<i>S. paralias</i>	Amarela	24,09 $\pm$ 1,73	9 (8-10)	11,8 $\pm$ 1,81	2,10 $\pm$ 0,99	88,63%

*H. alternifolia* apresentam mudança de coloração das pétalas para vermelho e permanecem na inflorescência por cerca de cinco dias até caírem. Nas flores com pétalas amarelas de *S. paralias* e *B. sericea* o processo de mudança na coloração das pétalas não ocorre, murchando até caírem em dois ou três dias.

Os estiletos permanecem até a formação do fruto em todas as espécies estudadas. A partir do segundo dia as glândulas de óleo secam em todas as espécies, e em *B. gardnerana* e *B. microphylla* essas estruturas aumentam de tamanho e ganham coloração avermelhada.

Fenologia – No nível de comunidade, as Malpighiaceae das dunas apresentaram-se com flores durante todo o ano, sendo o maior período de florescimento de outubro a janeiro, com marcante sobreposição de floração

interespecífica para todas as espécies estudadas neste período (figura 7).

Todos os indivíduos co-específicos marcados para acompanhamento fenológico floresceram simultaneamente, com exceção de *B. gardnerana* que apresentou alternância de floração entre seus indivíduos, florescendo dois a cada ano, com floração sempre em janeiro. *B. microphylla* apresentou floração durante quase todo o ano com maior oferta de flores nos meses de abril e maio e de agosto a outubro (figura 7). *B. sericea* apresentou pequena produção de flores durante quase todo o ano, e o principal pico de floração ocorreu nos meses de novembro e dezembro. Além deste pico de floração, apresentou outro menos intenso entre junho e julho, coincidindo com um período de baixa oferta de recursos florais lipídicos na comunidade de

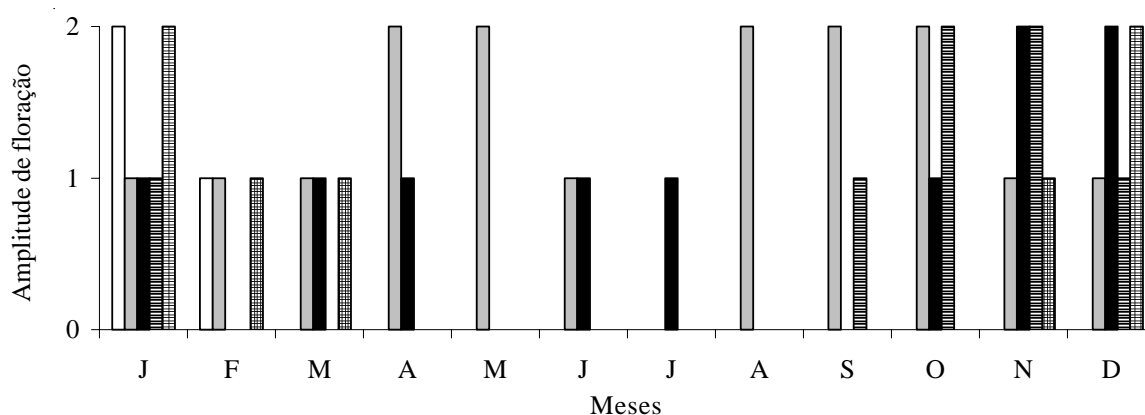


Figura 7. Período e amplitude de floração das espécies de Malpighiaceae, nas dunas de Stella Maris, Salvador, BA

Figure 7. Flowering period and amplitude of the Malpighiaceae species from the sand dunes of Stella Maris, Salvador, BA.

(□ = *Byrsonima gardnerana*; ■ = *B. microphylla*; ■ = *B. sericea*; ▨ = *Heteropterys alternifolia*; ▩ = *Stigmaphyllon paralias*).

Malpighiaceae das dunas (figura 7). *H. alternifolia* iniciou sua floração em setembro com pico de floração em outubro e novembro (figura 7) e *S. paralias* iniciou sua floração em novembro com maior produção de flores em dezembro e janeiro (figura 7).

A frutificação também apresenta padrão contínuo, uma vez que é possível encontrar espécies com fruto ao longo do ano. *H. alternifolia* diferencia-se por apresentar um período maior de formação e amadurecimento dos frutos, que dura aproximadamente quatro meses, enquanto as demais espécies apresentam um amadurecimento dos frutos em cerca de dois meses. Visitantes florais – Os visitantes florais observados nas espécies de Malpighiaceae foram exclusivamente abelhas pertencentes às famílias Apidae e Halictidae, sendo registrado um total de 13 espécies, com 10 representantes da tribo Centridini (tabela 2). O horário de visitação das abelhas iniciou por volta das 6h00 até às 16h00, com maior pico de visitas no período da manhã para todas as espécies (figura 8).

O principal recurso coletado pelas Centridini foi o óleo. A coleta de óleo floral foi realizada por abelhas fêmeas, tanto em flores quanto em botões em pré-antese de todas as espécies, com exceção de *H. alternifolia*, apesar dos botões em pré-antese desta espécie já produzirem óleo. Ocorreu exclusivamente coleta de óleo na maior parte das visitas das abelhas Centridini, e algumas espécies apenas coletaram este recurso (tabela 2). A coleta do óleo floral pelas abelhas tem curta duração com cerca de três segundos, havendo pequenas variações do tempo de coleta entre espécies de Centridini.

Para realizar a coleta do óleo, as abelhas pousam sobre os órgãos sexuais da flor, com a cabeça sempre voltada para a pétala diferenciada. Nesta posição, abraçam a flor com as pernas dianteiras e medianas posicionadas entre pétalas e raspam os elaióforos de baixo para cima com os pentes basitarsais dos dois primeiros pares de pernas para extração do óleo. Embora a pétala diferenciada funcione como orientação para o

Tabela 2. Relação das abelhas visitantes, recurso coletado durante as visitas às flores (R) e frequência de visitas (%) (f) nas espécies vegetais de Malpighiaceae nas dunas de Stella Maris, Salvador, BA. (P = pólen; P-O = pólen e óleo; - = ausência de visitas).

Table 2. List of visiting bees, resource collected during visits (R) and frequency of visits (%) (f) to flowers of the Malpighiaceae species from the sand dunes of Stella Maris, Salvador, BA. (P = pollen; P-O = pollen and oil; - = visit absence).

Visitantes	<i>B. gardnerana</i>		<i>B. microphylla</i>		<i>B. sericea</i>		<i>H. alternifolia</i>		<i>S. paralias</i>	
	R	f	R	f	R	f	R	f	R	f
APIDAE										
<i>Apis mellifera</i> Linnaeus, 1758	-	-	-	-	-	-	P	1,7	-	-
<i>Trigona spinipes</i> Fabricius, 1793	-	-	-	-	-	-	P	0,4	-	-
Tribo Centridini										
<i>Centris (Centris) caxienseis</i> Ducke, 1907	P-O	28,6	P-O	4,7	P-O	7,1	O	0,4	-	-
<i>Centris (Centris) flavifrons</i> Fabricius, 1775	-	-	P-O	4,7	P-O	32,9	O	71,3	O	55,9
<i>Centris (Centris) leprieuri</i> Spinola, 1841	P-O	22,8	P-O	76,5	P-O	27,4	O	19,4	O	41,2
<i>Centris (Centris) nitens</i> Lepeletier, 1841	-	-	-	-	O	0,4	-	-	-	-
<i>Centris (Hemisiella) trigonoides</i> Lepeletier, 1841	O	4,3	O	2,3	O	5,6	O	1,3	-	-
<i>Centris (Paremsia) fuscata</i> Lepeletier, 1841	O	12,8	-	-	O	1,6	O	3,4	-	-
<i>Centris (Ptilotopus) sponsa</i> Smith, 1854	-	-	-	-	O	0,4	O	0,4	O	2,9
<i>Centris (Xanthemisia) lutea</i> Friese, 1899	O	10	-	-	O	0,4	O	1,7	-	-
<i>Epicharis (Xanthepicharis) nigrita</i> Friese, 1900	P-O	17,1	P-O	1,2	P-O	1,2	-	-	-	-
<i>Epicharis</i> sp.	-	-	P-O	1,2	P-O	14,3	-	-	-	-
HALICTIDAE										
<i>Augochloropsis callichroa</i> Cockerell, 1900	P	4,3	P	9,4	P	8,3	-	-	-	-

pouso, não foi observado o uso da mandíbula para fixação pelas abelhas na maioria das visitas. À medida que coletam o óleo, as abelhas tocam a parte ventral do tórax nos estigmas e nas anteras, simultaneamente. Após a coleta, deixam a flor e, em vôo estacionário nas proximidades da flor visitada, transferem o óleo das pernas anteriores e medianas para as escopas, nas pernas posteriores. Em seguida, visitam outras flores e botões da mesma inflorescência ou de outras inflorescências do mesmo indivíduo, exibindo comportamento similar. Posteriormente voam para indivíduos próximos ou abandonam a área. As espécies de *Centris* e *Epicharis* que coletaram pólen nas visitas às flores de Malpighiaceae realizaram-na imediatamente após a coleta de óleo, por processo de vibração com distensão e elevação das pernas posteriores. Após a coleta, as abelhas saem da flor e recolhem o pólen do ventre e das pernas, armazenando-o juntamente com o óleo, na escopa. A coleta do pólen pelas Centridini é mais rápida que a coleta de óleo, demorando cerca de um a dois segundos. Não foi observada coleta de pólen por qualquer Centridini em *Heteropterys alternifolia* e *Stigmaphyllon paralias*, embora haja contato do pólen com a parte ventral das abelhas.

*Centris lepriouri* Spinola foi a única abelha que visitou as cinco espécies de Malpighiaceae, e *C. flavifrons* Fabricius foi a mais freqüente, com

destaque entre os visitantes florais de *B. sericea* (32,9%) e *H. alternifolia* (71,3%). *S. paralias* foi visitada apenas por três espécies de abelhas, todas da tribo Centridini (tabela 2). Entre certas espécies de Malpighiaceae houve compartilhamento de visitantes florais podendo ser encontrado até seis espécies de abelhas visitando *H. alternifolia* e *B. sericea* em seus picos de floração sobrepostos.

As abelhas eusociais generalistas, *Apis mellifera* Linnaeus e *Trigona spinipes* Fabricius, só foram observadas nas flores de *H. alternifolia*, com baixa freqüência, realizando a coleta de pólen. Indivíduos de *Augochloropsis callichroa* Cockerell (Halictidae) foram observados coletando pólen sem vibrar nas três espécies do gênero *Byrsonima*. Estas três espécies de abelhas coletoras de pólen pousam nos estames da flor e coletam pólen com as pernas dianteiras sem vibrar. Sistema reprodutivo – Os resultados dos experimentos de polinização manual das cinco espécies de Malpighiaceae das dunas de Stella Maris encontram-se na tabela 3. Não foi possível realizar todos os testes de polinizações manuais em *B. gardnerana* devido a danos causados aos experimentos por pessoas na área.

Nenhuma das espécies apresentou formação de frutos através de agamospermia nem de autopolinização espontânea. *B. microphylla* e *B. sericea* apresentaram maior frutificação através dos experimentos de

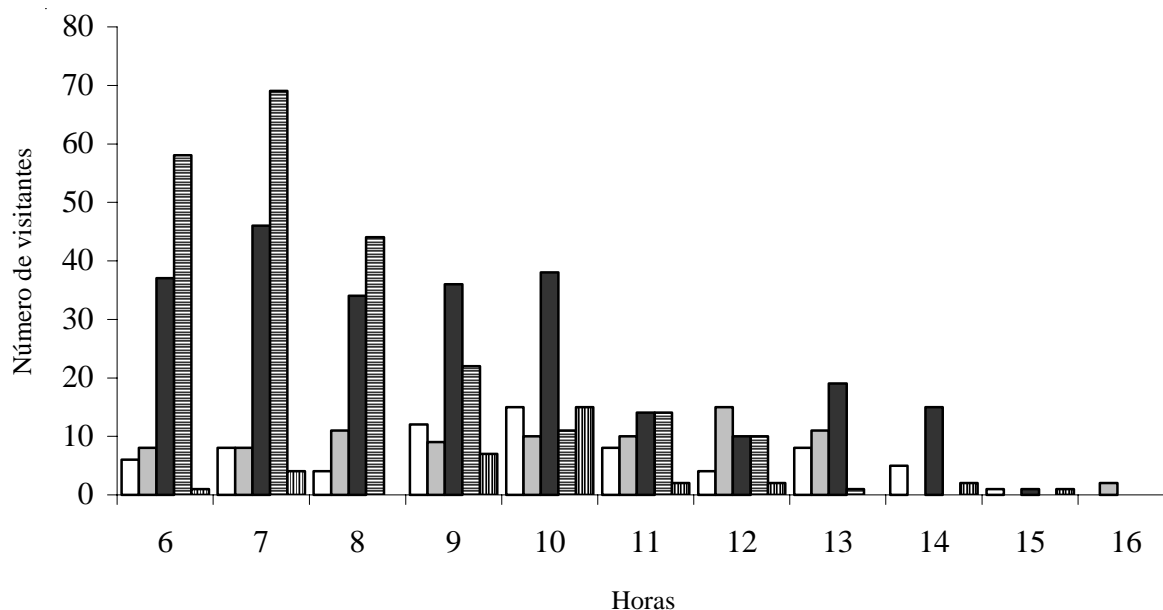


Figura 8. Freqüência de visitantes florais por horário nas espécies de Malpighiaceae, nas dunas de Stella Maris, Salvador, BA.

Figure 8. Frequency of flower visitors per hour of the day in Malpighiaceae species from the sand dunes of Stella Maris, Salvador, BA.

(□ = *Byrsonima gardnerana*; ■ = *B. microphylla*; ■ = *B. sericea*; ■ = *Heteropterys alternifolia*; ■ = *Stigmaphyllon paralias*).

Tabela 3. Percentual de frutos resultantes dos experimentos de polinização manual com espécies de Malpighiaceae nas dunas de Stella Maris, Salvador, BA. (G = geitonogamia; APM = autopolinização manual; APE = autopolinização espontânea; PC = polinização cruzada; A = agamospermia; C = controle; % (Fr/FI) = % de frutos formados (número de frutos formados/número de flores utilizadas)).

Table 3. Percentage of developed fruits in the manual pollination experiments with the Malpighiaceae species from the sand dunes of Stella Maris, Salvador, BA. (G = geitonogamy; APM = manual auto-pollination; APE = spontaneous auto-pollination; PC = cross-pollination; A = agamospermy; C = control; % (Fr/FI) = % of fruit set (number fruit set/ number used flower)).

Espécies	G % (Fr/FI)	APM % (Fr/FI)	APE % (Fr/FI)	PC % (Fr/FI)	A % (Fr/FI)	C % (Fr/FI)
<i>B. gardnerana</i>	-	-	0 (0/41)	-	0 (0/15)	12 (3/25)
<i>B. microphylla</i>	20 (4/20)	12,5 (2/16)	0 (0/31)	74 (20/27)	0 (0/16)	56,3 (18/32)
<i>B. sericea</i>	4,7 (1/24)	0 (0/17)	0 (0/28)	43 (13/30)	0 (0/28)	25,6 (20/78)
<i>H. alternifolia</i>	0 (0/25)	0 (0/16)	0 (0/33)	80 (28/35)	0 (0/17)	13,3 (4/30)
<i>S. paralias</i>	66,6 (12/18)	47,6 (10/21)	0 (0/20)	22,2 (4/18)	0 (0/15)	29,7 (11/37)

polinização cruzada e baixa formação na geitonogamia e autopolinização. *S. paralias* teve alto índice de frutificação nos experimentos de autopolinização. *H. alternifolia* só formou fruto nos experimentos de polinização cruzada. Todas as espécies apresentaram uma taxa de frutificação menor em condições naturais (controle) do que experimentalmente (polinizações manuais).

De acordo com o índice de incompatibilidade (ISI) *sensu* Bullock (1985), as espécies *B. sericea* (0,07) e *H. alternifolia* (0,0) são auto-incompatíveis. O índice de incompatibilidade de 3,0 indica que *S. paralias* é autocompatível. O valor do ISI encontrado para *B. microphylla* (0,27) indica esta espécie como parcialmente auto-incompatível.

### Discussão

Morfologia e atração dos polinizadores – Todas as espécies estudadas são melitófilas (*sensu* Faegri & van der Pijl 1979), apresentam antese diurna, coloração amarela e/ou alvo-rósea e zigomorfia devido à diferenciação de uma das pétalas. Essa pétala diferenciada é interpretada por diversos autores como um guia de orientação para o pouso e posicionamento da abelha na flor e ainda, por possuir a função de suporte para a abelha que se prende a pétala com a mandíbula a fim de poder realizar a coleta do óleo (Anderson 1979, Sazima & Sazima 1989, Vogel 1990, Vinson *et al.* 1996, Teixeira & Machado 2000). No entanto, observações realizadas neste estudo constataram que na maioria das vezes as abelhas não usam a mandíbula para se prenderem à flor e coletar o óleo. Nas observações feitas, as abelhas também coletam óleo em botões em pré-

antese e, conseqüentemente, não se agarram à pétala ou a qualquer outra parte da flor pelas mandíbulas. Ao raspar os elaióforos com as pernas dianteiras, a abelha prende-se às flores e/ou botões com as pernas medianas e vice-versa. Estudos mais detalhados estão sendo conduzidos a fim de verificar melhor a função da pétala guia em Malpighiaceae para as abelhas coletoras de óleo (C.B.N. Costa *et al.*, dados não publicados).

A variação no número de elaióforos nas sépalas é outro fator que confere zigomorfia às flores de algumas espécies de Malpighiaceae. Para Anderson (1979) e Vogel (1990), a perda dos elaióforos na sépala que está oposta à pétala estandarte seria resultado da pressão seletiva do comportamento de forrageio das abelhas especializadas na coleta de óleo, uma vez que, devido ao seu comportamento de coleta, não alcançam o par de elaióforos opostos à pétala diferenciada. Segundo Vogel (1990) as flores mais plesiomórficas da família são quase actinomorfas e carregam elaióforos gêmeos em todas as cinco sépalas como no gênero *Byrsonima*. Essa hipótese vem sendo corroborada por estudos filogenéticos que apontam para a subfamília Byrsonimoidae como o grupo mais basal da família (Cameron *et al.* 2001, Davis *et al.* 2001). Entretanto, a redução no número de elaióforos parece não diminuir a quantidade de óleo oferecida como recompensa (Carvalho *et al.* 2005).

A mudança de coloração apresentada pelas flores de Malpighiaceae pode ser importante na atração dos polinizadores e parece influenciar no processo de polinização. Segundo Weiss (1995), a mudança na coloração floral tem, mais provavelmente, evoluído em resposta a seleção por polinizadores e reflete uma convergência funcional dentro das angiospermas. Assim,



a mudança na coloração das pétalas de *H. alternifolia* W.R. Anderson, *B. gardnerana* A. Juss. e *B. microphylla* A. Juss. e a permanência dessas pétalas nas flores por cerca de cinco dias, mesmo depois de ocorrida a polinização, podem funcionar como força atrativa para as abelhas Centridini a longa distância. À curta distância, a mudança de cor seria um indicativo visual imediato de quais flores apresentariam recompensa, otimizando as visitas e minimizando danos às flores já polinizadas.

Fenologia da floração e os visitantes florais – As Malpighiaceae das dunas apresentam um padrão de floração variável. Baseado na classificação de Newstrom *et al.* (1994), *B. microphylla* possui floração contínua. *B. sericea* DC. é classificada como sub-anual, pois apresenta múltiplos ciclos irregulares ao longo do ano. *H. alternifolia* e *S. paralias* A. Juss. possuem floração anual com duração intermediária (um a cinco meses). *B. gardnerana* apresenta floração anual, embora os mesmos indivíduos não floresçam todos os anos. A comunidade de Malpighiaceae nas dunas apresenta um padrão contínuo de floração, semelhante ao encontrado em mata semidecídua na região Sudeste do Brasil (Sigrist & Sazima 2004).

A constante oferta de flores de Malpighiaceae nas dunas funciona como um importante fator para a manutenção e sobrevivência das larvas das abelhas coletoras de óleo que dependem fundamentalmente deste recurso para completar seu ciclo de vida (Buchmann 1987, Vinson *et al.* 1997). Essas espécies representam quase que exclusivamente a única fonte de recurso desse tipo no ambiente estudado, exceto por *Krameria bahiana* B.B. Simpson, uma espécie com baixa frequência local.

Em comunidades de Malpighiaceae, a fenologia de floração parece estar estreitamente relacionada com a fenologia das abelhas coletoras de óleo (Gottsberger 1986), uma vez que a sincronia de floração entre as espécies pode aumentar a oferta de recurso para os polinizadores, favorecendo a sua sobrevivência, além de manter estáveis os serviços de polinizadores das espécies envolvidas (Sigrist & Sazima 2004). Em Abaeté o ciclo anual de atividade das abelhas ocorre principalmente entre outubro e dezembro (Viana 1999) e a sobreposição de floração das Malpighiaceae ocorre nos meses de outubro a janeiro (figura 7).

O período seco (novembro a março nas dunas de Stella Maris) parece ser o preferencial para a floração de comunidades de Malpighiaceae, pois o mesmo padrão foi encontrado em outros ambientes (Giulietti 1971, Albuquerque & Rego 1989, Barros 1992, Teixeira

& Machado 2000). Contudo, em mata semidecídua do Sudeste Sigrist & Sazima (2004) verificaram que os períodos de floração concentram-se fora do período seco, em estações transicionais.

Entre os sistemas de polinização especializados em plantas tropicais conhecidos encontra-se o sistema de flores com abelhas coletoras de óleo (Johnson & Steiner 2000). Muitos trabalhos chamam atenção para a relação existente entre as Malpighiaceae e as Centridini (Anderson 1979, Sazima & Sazima 1989, Vogel 1990, Vinson *et al.* 1997), tratando-os como uma relação de co-evolução, baseados em suas evidências morfológicas e geográficas (Vogel 1990). Porém, o sistema especializado de coleta de óleo pelas Centridini em Malpighiaceae não significa interdependência total, mas sim preferencial, pois as *Centris* mostram-se generalistas em relação ao espectro de plantas visitadas e recursos coletados, podendo ser a principal polinizadora de várias outras espécies nas dunas (Costa & Ramalho 2001). Além disso, as Malpighiaceae apresentam outras abelhas visitantes que possuem potencial de polinização como *Augochloropsis callichroa* Cockerell, *Trigona spinipes* Fabricius e *Apis mellifera* Linnaeus, que podem ser consideradas como polinizadoras eventuais. Teixeira & Machado (2000) encontraram uma alta frequência de visitas de *Augochloropsis* sp., categorizando-a como polinizadora efetiva de *Byrsonima sericea*, Sigrist & Sazima (2004) apontaram *Trigona spinipes*, *Apis mellifera* e *Plebeia droryana* Friese como polinizadores eventuais de espécies de Malpighiaceae.

A maior frequência de visitas das abelhas às flores de Malpighiaceae ocorreu no período matutino, quando ocorre a antese, a receptividade estigmática e há maior disponibilidade de recursos, padrão também encontrado em outras comunidades de Malpighiaceae (Albuquerque & Rego 1989, Teixeira & Machado 2000, Sigrist & Sazima 2004). A combinação desses fatores certamente favorece a polinização das Malpighiaceae nas dunas.

Sistema reprodutivo – Os resultados de polinizações manuais e o índice de incompatibilidade sugerem que *B. sericea* e *Heteropterys alternifolia* são auto-incompatíveis e *Stigmaphyllon paralias* autocompatível. Para *Byrsonima microphylla* o ISI indicou se tratar de espécie parcialmente auto-incompatível aproximando-se do valor limite utilizado para separar espécies autocompatíveis de auto-incompatíveis. Diferentes graus de compatibilidade podem ser encontrados entre as angiospermas e a distinção entre auto-incompatibilidade e autocompatibilidade é muitas vezes arbitrária (Borba

*et al.* 2001), pois esses são dois extremos na variação do sistema reprodutivo e muitas espécies se situam entre eles (Bawa 1974). Uma mesma espécie pode apresentar uma ou outra condição em diferentes regiões geográficas se, por exemplo, faltam os serviços dos polinizadores (Medrano *et al.* 1999).

A maioria das angiospermas possui habilidades mistas de reprodução (auto e cruzada) e, segundo Ollerton (1996), a autofertilização tende a retardar a evolução de novidades florais através de restrições no número de novas combinações genéticas em uma população. Assim, alguns grupos de plantas podem ser mais conservativos em suas tendências para alterar a forma floral. O conservadorismo floral das Malpighiaceae tem sido relacionado à seleção exercida pelo grupo especializado na coleta de óleo floral que são as abelhas Centridini (Anderson 1979, Vogel 1990), e a autocompatibilidade parece ser comum na família (Bawa 1974, Barros 1992, Sigrist & Sazima 2004).

Jaimes e Ramirez (1999) colocam que espécies autocompatíveis estão associadas a estágios de sucessão inicial ou áreas com distúrbio, onde autogamia é seletiva como estratégia de colonização. A autocompatibilidade também tem sido associada à ineficiência de polinizadores e às visitas infrequentes. Esse pode ser o caso de *S. paralias* que é autocompatível com grande potencial de colonização de áreas através de reprodução vegetativa e autofertilização, apresentando também baixa frequência de visitantes florais.

As Malpighiaceae apresentam estratégias de reprodução diferenciadas nos diversos ambientes. No cerrado do Brasil Central, Barros (1992) encontrou autocompatibilidade para todas as sete espécies de *Byrsonima* estudadas. Em mata semidecídua do Sudeste brasileiro Sigrist & Sazima (2004) encontraram seis autocompatíveis (*Banisteriopsis* spp., *Mascagnia* spp. e *Tetrapteryx* spp.), quatro espécies auto-incompatíveis [*Dicela bracteosa* (A. Juss.) Griseb., *Mascagnia cordifolia* (A. Juss.) Griseb., *M. sepium* (A. Juss.) Griseb. e *Stigmaphyllon lalandianum* (A. Juss.) Griseb.] e uma agamospérmica [*Banisteriopsis pubipetala* (A. Juss.) Cuatrec.].

Trabalhos com Malpighiaceae são ainda necessários para se entender melhor o sistema de reprodução dessa família nos neotrópicos, uma vez que neste estudo a maioria das espécies se mostrou auto-incompatível, diferente dos demais estudos já realizados. Segundo Proctor *et al.* (1996), em comunidades tropicais, a maioria das espécies é incapaz de se autofertilizar, seja através de mecanismo reprodutivo que impede a autopolinização, seja por auto incompatibilidade

genética (Bawa 1974). Costa & Ramalho (2001) afirmam que a autopolinização espontânea e agamospermia não são comuns entre espécies vegetais entomófilas de dunas tropicais.

A morfologia floral similar e o compartilhamento de seis polinizadores no pico de floração de *H. alternifolia* e *B. sericea* são indicadores fortes de que pode haver transferência de pólen entre estas espécies uma vez que o comportamento dos visitantes é muito semelhante em todas as visitas. Outra forte sobreposição de polinizadores ocorre entre as espécies de *Byrsonima*, embora não haja sobreposição dos picos de floração. Assim, a sobreposição de floração, compartilhamento de polinizadores, comportamento de visita e similar morfologia floral evidenciam que barreiras de pré-polinização contra hibridação são inexistentes ou fracas, não evitando a polinização interespecífica.

Os resultados encontrados neste estudo demonstraram a existência de uma estreita relação entre as Malpighiaceae e as Centridini nas dunas de Stella Maris. Essa relação se dá através da alta frequência de visitas das abelhas nas flores principalmente no período de receptividade estigmática e grande oferta de recurso, bem como no período de maior sobreposição de floração das espécies vegetais.

Agradecimentos – Ao Dr. Eduardo Leite Borba (UFMG), pela leitura do manuscrito e valiosas contribuições ao texto final. Ao Dr. André M. Amorim (UESC), pelas identificações botânicas e informações a respeito das Malpighiaceae. Aos revisores, pela contribuição na melhoria da qualidade do texto. Ao Msc. Ednaldo da Luz Neves (UFBA), pela identificação das espécies de abelhas. À CAPES/UFBA, pela concessão de bolsa ao primeiro autor, através do programa de Capacitação ao Ensino Superior (PROCES).

### Referências bibliográficas

- ALBUQUERQUE, P.M.C. & RÊGO, M.M.C. 1989. Fenologia das abelhas visitantes de Murici (*Byrsonima crassifolia*, Malpighiaceae). Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi série Zoológica 5:163-177.
- ANDERSON, W.R. 1979. Floral conservatism in neotropical Malpighiaceae. Biotropica, 11:219-223.
- AZEVEDO, L.M.G. (coord.). 1997. Zoneamento Ecológico-Econômico da Área de Proteção Ambiental das Lagoas e Dunas de Abaeté. Salvador. Seplantec/Conder, Salvador.
- BARROS, M.A.G. 1992. Fenologia da floração, estratégias reprodutivas e polinização de espécies simpátricas do gênero *Byrsonima* Rich (Malpighiaceae). Revista Brasileira de Biologia 52:343-353.

- BARROSO, G.M., PEIXOTO, A.L., ICHASO, C.L.F., GUIMARÃES, E.F., COSTA, C.G. & LIMA, H.C. 1991. Sistemática de Angiospermas do Brasil v.2. Livros Técnicos e Científicos, Rio de Janeiro.
- BAWA, K.S. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland community. *Evolution* 28:85-92.
- BORBA, E.L., FELIX, J.M., SOLFERINI, V.N. & SEMIR, J. 2001. Fly-pollinated *Pleurothallis* (Orchidaceae) species have high genetic variability: evidence from isozyme markers. *American Journal of Botany* 88:419-428.
- BRITTO, I.C., QUEIROZ, L.P., GUEDES, M.L.S., OLIVEIRA, N.C. & SILVA, L.B. 1993. Flora fanerogâmica das dunas e lagoas de Abaeté, Salvador, Bahia. *Sitientibus* 11:31-46.
- BUCHMANN, S.L. 1987. The ecology of oil flowers and their bees. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:343-369.
- BULLOCK, S.H. 1985. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 17:287-301.
- CAMERON, K.M., CHASE, M.W., ANDERSON, W.R. & HILLS, H.G. 2001. Molecular systematics of Malpighiaceae: evidence from plastid *rbcL* and *matK* sequences. *American Journal of Botany* 88:1847-1862.
- CARVALHO, P.D., BORBA, E.L. & LUCHESE, A.M. 2005. Variação no número de glândulas e produção de óleo em flores de *Stigmaphyllon paralias* A. Juss. (Malpighiaceae). *Acta Botanica Brasilica* 19:209-214.
- COCUCCI, A.A., HOLGADO, A.M. & ANTON, A.M. 1996. Estudio morfológico y anatómico de los eleóforos pedicelados de *Dinemandra ericoides*, malpigiácea endémica del desierto de Atacama, Chile. *Darwiniana* 34:183-192.
- COSTA, J.A.S. & RAMALHO, M. 2001. Ecologia da polinização em ambiente de duna tropical (APA do Abaeté, Salvador, Bahia, Brasil). *Sitientibus série Ciências Biológicas* 1:141-153.
- DAFNI, A. 1992. *Pollination Ecology - A practical approach*. Oxford University Press, New York.
- DAVIS, C.C., ANDERSON, W.R. & DONOGHUE, M.J. 2001. Phylogeny of Malpighiaceae: evidence from chloroplast *ndhF* and *trnL-F* nucleotide sequences. *American Journal of Botany* 88:1830-1846.
- ENDRESS, P.K. 1994. *Cambridge tropical biology series: Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. Cambridge University Press, Cambridge.
- FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L. 1979. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, Oxford.
- GIULIETTI, A.M. 1971. *Byrsonima* do Distrito Federal. In III Simpósio sobre o Cerrado. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo, p.133-149.
- GIULIETTI, A.M. & PIRANI, J.R. 1988. Patterns of geographic distribution of some plant species from the Espinhaço Range, Minas Gerais and Bahia, Brazil. In *Proceedings of a Workshop on neotropical distributions patterns* (P.E. Vanzolini & W.R. Heyer, eds.). Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, p.39-69.
- GOTTSBERGER, G. 1986. Some pollination strategies in neotropical savannas and forests. *Plant Systematics and Evolution* 152:29-45.
- JAIMES, I. & RAMIREZ, N. 1999. Breeding systems in a secondary deciduous forest in Venezuela: The importance of life form, habitat, and pollination specificity. *Plant Systematics and Evolution* 215:23-36.
- JOHNSON, S.D. & STEINER, K.E. 2000. Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Tree* 15:140-143.
- MEDRANO, M., GUITIÁN, P. & GUITIÁN, J. 1999. Breeding system and temporal variation in fecundity of *Pancratium maritimum* L. (Amaryllidaceae). *Flora* 194:13-19.
- MICHENER, C.D. 1979. Biogeography of the bees. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 66:277-347.
- NEFF, J.L. & SIMPSON, B.B. 1981. Oil-collecting structures in the Anthophoridae (Hymenoptera): morphology, function, and use in systematics. *Journal of the Kansas Entomological Society* 54:95-123.
- NEWSTROM, L.E., FRANKIE, G.W. & BAKER, H.G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering plants in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26:141-159.
- OLLERTON, J. 1996. Reconciling ecological processes with phylogenetic patterns: the apparent paradox of plant-pollinator systems. *Journal of Ecology* 84:767-769.
- PINTO, G.C.P., BAUTISTA, H.P. & FERREIRA, J.D.C.A. 1984. A restinga do litoral nordeste do estado da Bahia. In *Restingas: origens, estrutura e processos* (L.D. Lacerda, D.S.D. Araujo, R. Cerqueira & B. Turcq, orgs.). Centro de Estudos da Universidade Fluminense. Niterói p.195-216.
- PROCTOR, M., YEO, P. & LACK, A. 1996. *The natural history of pollination*. Harper Collins Publishers, London.
- ROUBICK, D.W. 1989. *Ecology and natural history of tropical bees*. Cambridge University Press, Cambridge.
- SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 1989. Oil-gathering bees visit flowers of eglandular morphs of the oil-producing Malpighiaceae. *Botanica Acta* 102:106-111.
- SEI. 1999. Anuário Estatístico da Bahia. Superintendência de Estudos Estatísticos Econômicos e Sociais da Bahia, v.13. Secretaria do Planejamento, Ciência e Tecnologia, Salvador.
- SIGRIST, M.R. & SAZIMA, M. 2004. Pollination and reproductive biology of twelve species of neotropical Malpighiaceae: Stigma morphology and its implications for the breeding system. *Annals of Botany* 94:33-41.
- TEIXEIRA, L.A.G. & MACHADO, I.C.S. 2000. Sistema de polinização e reprodução de *Byrsonima sericea* DC. (Malpighiaceae). *Acta Botanica Brasilica* 14:347-357.

- VIANA, B.F. 1999. Biodiversidade da apifauna e flora apícola das dunas da APA das Lagoas e Dunas de Abaeté, Salvador, Bahia - Composição, fenologia e suas interações. Tese de doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- VINSON, S.B., FRANKIE, G.W. & WILLIAMS, H.J. 1996. Chemical ecology of bees of the genus *Centris* (Hymenoptera: Apidae). *Florida Entomologist* 79:109-129.
- VINSON, S.B., WILLIAMS, H.J., FRANKIE, G.W. & SHRUM, G. 1997. Floral lipid chemistry of *Byrsonima crassifolia* (Malpighiaceae) and a use of floral lipids by *Centris* bees (Hymenoptera: Apidae). *Biotropica* 29:76-83.
- VOGEL, S. 1990. History of the Malpighiaceae in the light of pollination ecology. *Memoirs of the New York Botanic Garden* 55:130-142.
- WEISS, M.R. 1995. Floral color change: a widespread functional convergence. *American Journal of Botany* 82:167-185.