

Polinização por vibração e sistema reprodutivo de duas espécies de *Sauvagesia* L. (Ochnaceae)

TARCILA DE LIMA NADIA¹ e ISABEL CRISTINA MACHADO^{1,2}

(recebido: 29 de janeiro de 2004; aceito: 9 de dezembro de 2004)

ABSTRACT – (Buzz pollination and breeding system of two species of *Sauvagesia* L. (Ochnaceae)). Reproductive phenology, floral biology, pollination, and breeding system of *Sauvagesia erecta* L. and *S. sprengelii* A. St.-Hil. were studied, respectively, in a remnant of Atlantic forest, located at the “Parque Estadual Dois Irmãos”, Recife, and in open areas, Goiana, both in Pernambuco state, northeastern Brazil. The species have pollen flowers with poricidal anthers and a staminodial envelope, which surrounds the stamens and the gynoecium, creating an apical pore to pollen release. The pattern of flowering of both species is continual. The species are self-compatible, autogamic and do not set apomictic fruits. Exclusively bees, mainly of the families Apidae and Halictidae, visited the flowers of both species. Bees of the genus *Paratetrapedia* visited only *S. erecta* flowers. *Bombus brevivillus* Franklin, *Florilegus similis* Urban, *Xylocopa muscaria* Fabricius were observed visiting only *S. sprengelii* flowers. Nevertheless, *Augochloropsis* species visited flowers of both species. Buzz pollination mechanism takes place with all these bee species acting as effective pollinators, excepting for one species of *Paratetrapedia*, which is a pollen thief. According to the pollinators’ behaviour, the staminodial envelope has a function on the buzz pollination process, which characterizes a mechanism of transference of function, already mentioned to the family.

Key words - Atlantic Forest, buzz pollination, melitthophily, Ochnaceae, *Sauvagesia*

RESUMO – (Polinização por vibração e sistema reprodutivo de duas espécies de *Sauvagesia* L. (Ochnaceae)). Foram estudados a fenologia, a morfologia floral, o sistema de polinização e de reprodução de *Sauvagesia erecta* L. e *S. sprengelii* A. St.-Hil., respectivamente, em um remanescente de Mata Atlântica, localizado no Parque Estadual Dois Irmãos, Recife, e em áreas abertas, em Goiana, litoral norte de Pernambuco. As espécies apresentam flores de pólen com anteras poricidas envolvidas por um cone, formado por estaminódios petalóides, deixando apenas um poro apical, através do qual o pólen é liberado. As espécies possuem um padrão de floração contínuo. Ambas são auto-compatíveis, autógamas e não formam frutos apomíticos. Foram observadas visitas de abelhas das famílias Apidae e Halictidae, as quais polinizam as flores através da vibração das anteras. Duas espécies de *Paratetrapedia* visitaram apenas flores de *S. erecta*. *Bombus brevivillus* Franklin, *Florilegus similis* Urban e *Xylocopa muscaria* Fabricius foram observadas somente em flores de *S. sprengelii*. Por sua vez, as espécies de *Augochloropsis* visitaram flores de ambas as espécies. Todas essas abelhas vibram o cone de estaminódios e as anteras e podem polinizar a flor, com exceção de uma espécie de *Paratetrapedia*. De acordo com o comportamento dos visitantes, observa-se que o cone de estaminódios tem uma função na polinização por vibração, equivalente a uma antera poricida, tratando-se, portanto, de uma transferência de função, já mencionada anteriormente para a família.

Palavras-chave - Mata Atlântica, melitofilia, Ochnaceae, polinização por vibração, *Sauvagesia*

Introdução

A polinização por vibração (“buzz-pollination”, *sensu* Buchmann 1983) ocorre geralmente em flores com anteras poricidas e que apresentam pólen como único recurso floral, as chamadas flores de pólen (Vogel 1978). Para o pólen ser expelido das anteras poricidas é necessário que o animal visitante, exclusivamente determinadas abelhas fêmeas, efetue vibrações que são originadas da contração e relaxamento dos músculos de vôo (Buchmann 1983).

Há três tipos de abelhas que visitam flores com esse tipo de mecanismo de polinização. As vibradoras, representadas pelas abelhas que realmente transmitem vibrações para as anteras, para poder coletar pólen; as coletoras, representadas por aquelas abelhas que recolhem o pólen que se encontra na superfície da flor após esta ter sido vibrada; as mordedoras, representadas por abelhas que danificam as anteras, mastigando-as, para coletar o pólen (Wille 1963). Os dois últimos tipos geralmente não efetuam a polinização, apenas pilham pólen; por sua vez, as abelhas mordedoras, além de não polinizarem, também danificam os estames das flores. Isso ocorre frequentemente em espécies de Melastomataceae, que apresentam o mecanismo de polinização por vibração (Renner 1983, 1989).

Polinização por vibração tem ampla distribuição nas Angiospermas, ocorrendo em diferentes famílias

1. Universidade Federal de Pernambuco, Departamento de Botânica, 50372-970 Recife, PE, Brasil.
2. Autor para correspondência: imachado@ufpe.br

(Buchmann 1983). A família Ochnaceae possui cerca de 28 gêneros e 400 espécies tropicais e subtropicais (Barroso 1978) e pode ser dividida em duas subfamílias, Ochnoideae e Sauvagesioideae (Amaral & Bittrich 1998). Espécies do gênero *Sauvagesia* L., incluído na subfamília Sauvagesioideae, apresentam mecanismo de polinização por vibração. Os estames dessas espécies podem ou não apresentar anteras poricidas, e estão envolvidos por estaminódios petalóides dispostos de forma a deixar apenas um orifício apical para a liberação do pólen (Kubitzki & Amaral 1991). Devido a essa organização, além da função de proteção, Kubitzki & Amaral (1991) atribuíram aos estaminódios petalóides função no processo de polinização vibrátil, devido ao poro apical formado por eles ao invés de propriamente a presença de anteras com deiscência poricida. Esse fenômeno, em que a função de um determinado órgão é transferida para um outro, foi denominado por Corner (1958) de transferência de função.

Estudos sobre polinização na família Ochnaceae foram realizados por Kubitzki & Amaral (1991), que enfatizaram a ocorrência de transferência de função no sistema de polinização da família, por Pinheiro *et al.* (1999), que estudaram a ecologia da polinização, o sistema reprodutivo e a seqüência de antese de *Ouratea cuspidata* (A. St.-Hil.) Engler e por Henriques (1999), que abordou aspectos sobre a ecologia da polinização de *Ouratea hexasperma* (A. St.-Hil.) Baill. Além desses, Amaral & Bittrich (1998) desenvolveram um trabalho sobre a origem dos estaminódios petalóides para a subfamília Sauvagesioideae.

Este trabalho compara os sistemas de reprodução e de polinização de duas espécies de *Sauvagesia* (*S. erecta* L. e *S. sprengelii* A. St.-Hil.), objetivando analisar as interações e adaptações existentes entre as plantas e seus polinizadores e verificar a função do cone de estaminódios petalóides para ambas as espécies.

Material e métodos

O estudo com *Sauvagesia erecta* L. foi realizado no Parque Estadual Dois Irmãos, um remanescente de Mata Atlântica urbana, localizado no município de Recife, Pernambuco, Brasil (8°7'30" S e 34°52'30" W). O clima da região é tropical costeiro, quente (temperatura mínima de 18 °C) e úmido, apresentando estação seca no período de outubro a janeiro e estação úmida de março a agosto, com precipitação média anual total de aproximadamente 2.460 mm e temperaturas médias mensais superiores a 23 °C (Coutinho *et al.* 1998). Duas populações de *Sauvagesia erecta* foram estudadas. Uma localizada às margens do Açude do Meio e outra, próximo ao Açude do Prata, em áreas periodicamente

alagadas, apresentando cerca de 22,5 m² e 60 m², respectivamente. Em ambas as populações, os indivíduos situavam-se muito próximos entre si e apresentavam muitas ramificações.

Sauvagesia sprengelii A. St.-Hil. foi estudada em áreas abertas, próximas a manguezais localizados na Praia de Catuama, Município de Goiana, Pernambuco, Brasil (7°33' S e 35°00' W). A região apresenta precipitação média anual de 2.053 mm, com temperaturas máximas e mínimas mensais médias de 29,9 °C e 21,9 °C, respectivamente (fonte: ITEP). O período seco compreende os meses de setembro a janeiro, com precipitação média mensal menor que 100 mm, e o período úmido, de fevereiro a agosto, com precipitação mensal podendo alcançar 319 mm no mês de julho. Indivíduos de *Sauvagesia sprengelii* distanciavam-se cerca de 30 cm uns dos outros e as duas populações estudadas tinham uma área total aproximada de 100 m² e 360 m².

O estudo da fenologia reprodutiva foi feito no período de setembro de 2001 a agosto de 2002 para *Sauvagesia erecta* e de maio de 2002 a abril de 2003 para *S. sprengelii*. Foi marcado um total de 10 indivíduos nas duas populações para cada espécie, sendo contados, quinzenalmente, o número de botões, flores e frutos, obtendo-se, assim, a intensidade de floração e frutificação para cada indivíduo (Bencke & Morellato 2002). Desse modo, o pico dessas fenofases foi determinado baseado no mês que apresentou o maior número de indivíduos com maior intensidade de floração e frutificação. Em ambas as espécies, outros indivíduos ocorrentes nas populações também foram observados quanto à presença ou ausência de flores. Os padrões fenológicos de *S. erecta* e *S. sprengelii* foram determinados a partir dos modelos de Gentry (1974) e Newstrom *et al.* (1994).

Foram utilizadas 10 flores ainda não visitadas, de cada espécie, para análise e descrição de sua morfologia. Nessas flores, foram contados os números de sépalas, pétalas, estaminódios filiformes e petalóides, estames, carpelos e óvulos; medidos os comprimentos dos estaminódios filiformes e petalóides, estames e estilete, sendo observado o tipo de deiscência das anteras. No campo, foram medidos, com régua milimetrada, os diâmetros do cálice e da corola. Foram feitos desenhos esquemáticos das estruturas florais em câmara clara acoplada a estereomicroscópio. O início, duração e final da antese foram verificados em campo. A receptividade do estigma foi analisada seguindo-se a metodologia de Robinsohn (1924). O número de grãos de pólen/flor foi estimado com auxílio de câmara de Neubauer (Maêda 1985), sendo estimada a razão P/O, segundo a metodologia de Cruden (1977). A viabilidade polínica foi estimada por meio da coloração do citoplasma pelo carmim acético (Radford *et al.* 1974). Para cada experimento foram coletados 10 botões florais de indivíduos diferentes e utilizadas duas anteras de cada botão, totalizando 20 anteras para cada espécie. Espécimes-testemunho foram depositados no Herbário-UFP, Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, sob os números 29.780(1), 31.123(8), 30.334(2) e 31.124(6).

Para o estudo do sistema reprodutivo de ambas as espécies foram ensacados botões de indivíduos diferentes e, à medida em que as flores iam abrindo, eram realizados os testes de autopolinização espontânea (apenas marcando a flor que se encontrava aberta e reensacando para verificar a formação de fruto sem manipulação) e autopolinização manual (colocando o pólen da própria flor em seu estigma). A polinização cruzada foi feita em flores previamente emasculadas e ensacadas. Para verificar a formação natural de frutos, foram marcadas flores de indivíduos diferentes. Para verificar a ocorrência de apomixia foram emasculados 10 botões em pré-antese de indivíduos diferentes de cada espécie, ensacando-os até a formação ou não de frutos. Em *Sauvagesia erecta*, observou-se, ainda, a eficiência do polinizador, sendo emasculados e não ensacados 30 botões de indivíduos diferentes.

O comportamento dos visitantes florais foi analisado através de observações diretas no campo em um total de 284 horas, sendo 140 horas para *S. erecta* e 144 horas para *S. sprengelii*. A frequência de visitas foi calculada em um período de nove horas consecutivas para cada espécie, sendo considerada uma visita o ato da abelha pousar na flor e realizar movimentos vibratórios. Os insetos que visitaram as flores de *S. erecta* e *S. sprengelii* foram coletados com frascos de vidro contendo acetato de etila. Posteriormente, foram montados a seco, enviados para especialistas para identificação e depositados na coleção de insetos polinizadores do Laboratório de Biologia Floral e Reprodutiva da UFPE. A disponibilidade polínica para ambas as espécies foi verificada a partir da contagem da quantidade de grãos de pólen por flor, com auxílio de câmara de Neubauer (Maêda 1985), em diferentes flores a cada duas horas, após o início das visitas (6:00 h) até o seu término (12:00 h).

Foram aplicados o teste t, para verificar diferenças de distribuição normal entre as estruturas florais de *S. erecta* e *S. sprengelii*, o teste de Mann-Whitney, para analisar diferença entre as estruturas florais de distribuição não normal, os testes θ^2 e G, para avaliar diferenças na quantidade de pólen viáveis entre as espécies e no número de frutos formados entre os tratamentos do sistema reprodutivo para ambas as espécies, respectivamente, e ANOVA, para verificar diferença no número de sementes entre os tratamentos de cada espécie. Os testes foram feitos com o auxílio do software BioEstat 2.0 (Ayres *et al.* 2000).

Resultados e Discussão

Sauvagesia erecta L. é uma erva que apresenta padrão de floração e de frutificação do tipo contínuo, segundo a classificação de Newstrom *et al.* (1994). Os picos de floração e de frutificação variaram de indivíduo para indivíduo, sendo que o maior número de indivíduos apresentou um pico de floração em janeiro e de frutificação em março (figura 1A). Esse último pode

ser o resultado do pico de floração observado em janeiro. O número de flores produzidas por indivíduo é baixo (figura 1B), caracterizando o tipo estado constante ("steady state"), segundo classificação de Gentry (1974). *Sauvagesia sprengelii* A. St.-Hil. é um subarbusto anual, com cerca de 20 cm de altura. Em nível individual, a floração é anual, porém, em nível de população, a floração é contínua, uma vez que durante todo ano há indivíduos em floração. Analisando-se exclusivamente os 10 indivíduos marcados, estes apresentaram dois picos de floração e frutificação nos meses de maio e outubro, produzindo poucas flores por indivíduo, e ausência de flores e frutos de dezembro a abril (figura 2A-B), indicando uma floração anual (*sensu* Newstrom *et al.* 1994).

O padrão contínuo de floração também foi observado por outros autores que estudaram espécies

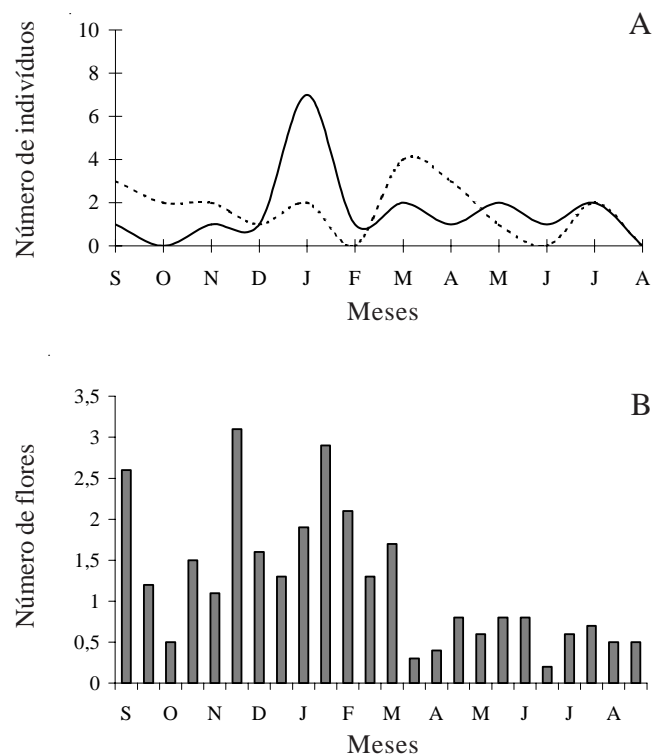


Figura 1. Número de indivíduos em pico de floração e frutificação (A) e número de flores abertas por indivíduo (B) no período de setembro/2001 a agosto/2002 para *Sauvagesia erecta*. — = Floração; = Frutificação; ■ = Número de flores abertas.

Figure 1. Number of individuals in flowering and fruiting peak (A) and number of opened flowers per individual (B) in the period of September/2001 to August/2002 of *Sauvagesia erecta*. — = Flowering; = Fruiting; ■ = Number of opened flowers.

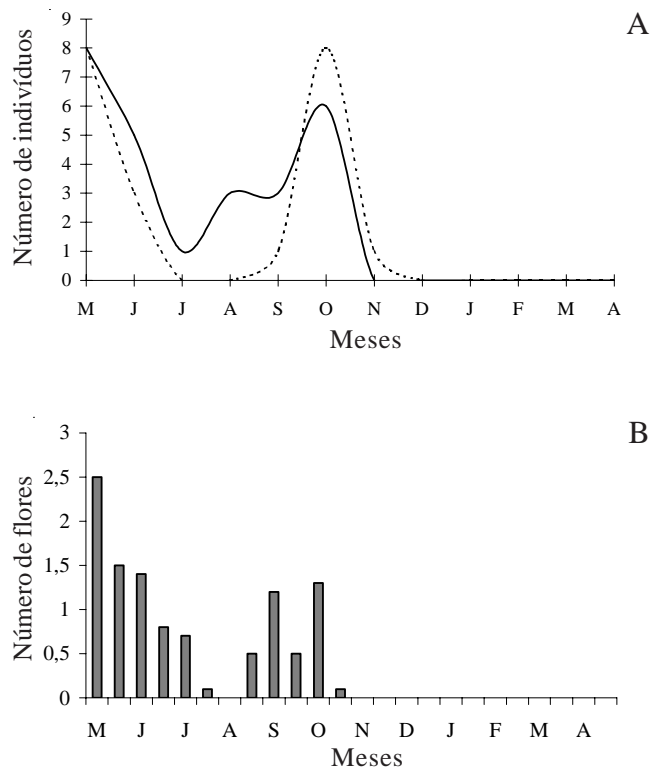


Figura 2. Número de indivíduos em pico de floração e frutificação (A) e número de flores abertas por indivíduo (B) no período de maio/2002 a abril/2003 para *Sauvagesia sprengelii*. — = Floração; = Frutificação; ■ = Número de flores abertas.

Figure 2. Number of individuals in flowering and fruiting peak (A) and number of opened flowers per individual (B) in the period of May/2002 to April/2003 of *Sauvagesia sprengelii*. — = Flowering; = Fruiting; ■ = Number of opened flowers.

com flores de pólen, como Buchmann *et al.* (1978) em *Solanum douglasii* Dunal e *Solanum xanti* Gray; Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger (1988) em *Chamaecrista campestris* Irwin & Barneby, *C. flexuosa* (L.) Greene e *C. cathartica* (Mart.) Irwin & Barneby var. *cathartica*; Oliveira Filho & Oliveira (1988) em *Solanum lycocarpum* A. St.-Hil.; Melo & Machado (1996, 1998) em *Henriettea succosa* DC. e *Miconia ciliata* (L.C. Rich.) DC.; Pinheiro *et al.* (1999) em *Ouratea cuspidata* (A. St.-Hil.) Engler; Bezerra & Machado (2003) em *Solanum stramonifolium* Jacq. Esse padrão permite a disponibilidade de recursos para seus polinizadores durante todo o ano.

As flores de *S. erecta* são pêndulas e estão dispostas três a três na axila foliar, diferindo das outras espécies da família Ochnaceae, que normalmente apresentam flores em panículas terminais (Barroso 1978), como ocorre em *S. sprengelii*. As flores de

ambas as espécies são actinomorfas, possuem cinco sépalas verdes e cinco pétalas brancas, dispostas alternadamente entre si (figuras 3, 4, 5). O androceu nas duas espécies é composto por uma série (tabela 1) de estaminódios filiformes, cinco estaminódios petalóides e cinco estames (figuras 3, 4, 5). Os estames possuem um curto filete e suas anteras amarelo-pálidas apresentam uma fenda (figura 3C, F) que se estende do ápice até um terço (*S. erecta*) ou um quarto (*S. sprengelii*) do seu comprimento, ainda sendo classificadas como anteras poricidas, considerando definição de Buchmann (1983). Os estaminódios petalóides de cor lilás envolvem os estames e o gineceu, deixando apenas um poro apical, e os estaminódios filiformes também lilases circundam os petalóides (figura 3A, B, D, E). Desse modo, observa-se uma visível diferença na coloração entre as pétalas e os estaminódios, como ocorre em flores de Ochnaceae que possuem estaminódios petalóides envolvendo os estames (Kubitzki & Amaral 1991).

As flores de *S. erecta* e *S. sprengelii* oferecem pólen como única recompensa floral e podem ser classificadas como flores de pólen do tipo *Solanum* (*sensu* Vogel 1978) por apresentarem poucos estames com anteras alongadas e poricidas. Segundo Vogel (1978), flores de pólen devem conter anteras vistosas que sinalizem, para as abelhas, fonte de alimento (pólen). Em *S. erecta* e *S. sprengelii*, porém, as anteras, além de apresentarem cores pálidas, não são visíveis externamente, uma vez que estão encobertas pelos estaminódios. Dessa forma, o contraste de cores entre as pétalas e os estaminódios nestas duas espécies de *Sauvagesia* provavelmente desempenha esta função de atração visual que geralmente é exercida pelas anteras em outras espécies cujo recurso é exclusivamente pólen, como mencionado por Vogel (1978). De maneira semelhante, espécies de *Conostephium* (Epacridaceae), polinizadas por vibração, apresentam anteras escondidas dentro do tubo da corola, sendo o contraste de cores observado entre a porção exposta da corola e o conjunto de sépalas e brácteas (Houston & Ladd 2002).

O gineceu de ambas espécies é formado por um ovário tricarpelar, unilocular, que se encontra sobre um curto ginóforo. As flores de *S. sprengelii* são significativamente menores que as de *S. erecta*, possuindo menor número de estaminódios filiformes, óvulos e grãos de pólen/flor (tabela 1). No entanto, a razão P/O de ambas as espécies não difere significativamente. *Sauvagesia erecta* e *S. sprengelii* apresentaram elevada razão P/O (*sensu* Cruden 2000) como ocorre geralmente em espécies que oferecem

pólen como única recompensa floral (Cruden 2000). Cruden (1997, 2000) também relaciona a alta razão pólen/óvulo às espécies xenógamas obrigatórias. No entanto, *S. erecta* e *S. sprengei* são autogâmicas. Desse modo, o fato das espécies apresentarem pólen como único recurso floral pode ser o determinante mais importante da alta razão P/O, já que o pólen é utilizado tanto pela planta (na polinização e fecundação) quanto pelo polinizador (para alimento).

A antese em *S. erecta* e *S. sprengei* inicia em torno das 5:00 h, com a abertura gradativa dos botões, estando as flores completamente abertas às 6:00 h. O estigma se encontra receptivo desde o início da antese em ambas as espécies. As flores de *S. erecta* duram aproximadamente oito horas, com a senescência das

pétalas iniciando às 13:00 h, enquanto as de *S. sprengei* têm uma duração de seis horas, uma vez que as pétalas começam a murchar em torno das 11:00 h. Flores com curta longevidade são comuns em espécies que apresentam flores pequenas (Primack 1985, Stratton 1989), podendo também estar relacionadas ao fato das espécies se autopolinizarem (Primack 1985).

Os resultados dos experimentos envolvendo o sistema reprodutivo estão sumarizados na tabela 2. *Sauvagesia erecta* e *S. sprengei* produzem frutos tanto na autopolinização espontânea quanto na manual, não sendo observados frutos apomíticos. A produção de frutos espontaneamente garante a propagação das espécies em períodos com baixa frequência de polinizadores.

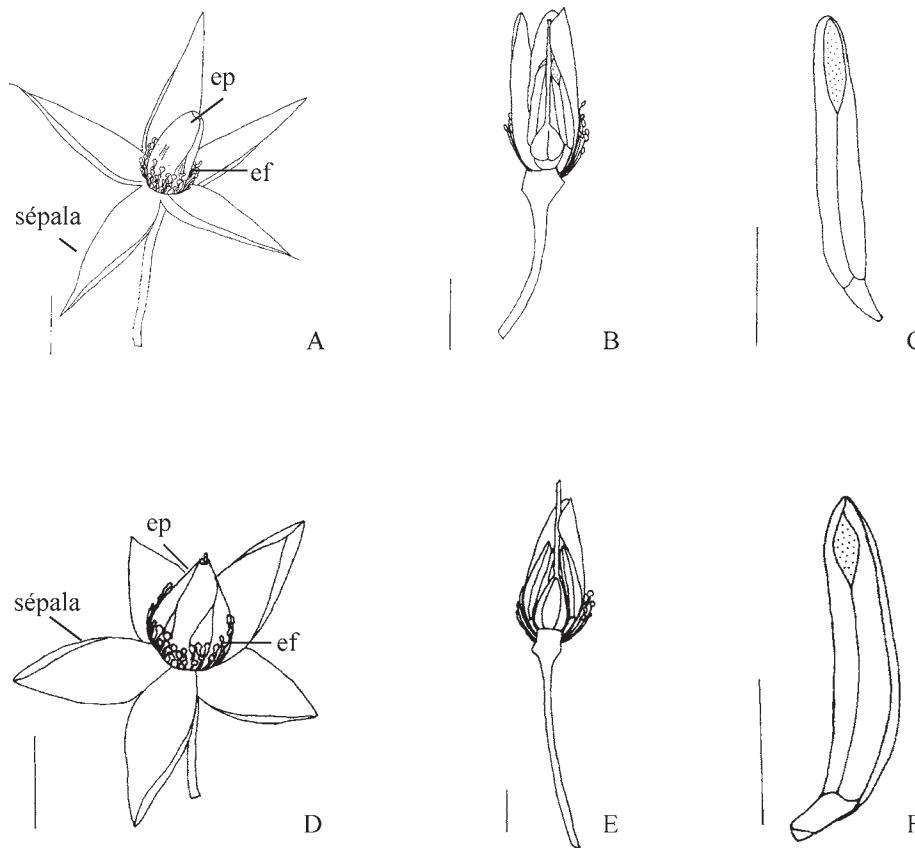


Figura 3. Esquemas das estruturas florais de *Sauvagesia erecta* (A-C) e *Sauvagesia sprengei* (D-F). A, D. Organização dos estaminódios filiformes (ef) e petalóides (ep). B, E. Corte longitudinal do cone de estaminódios, mostrando a disposição do gineceu e das anteras. C, F. Antera evidenciando o poro apical. Para maior clareza alguns elementos florais foram retirados. Barras = 2 mm (A, B, D); 1 mm (C, E, F).

Figure 3. Schemes of floral structure of *Sauvagesia erecta* (A-C) and *Sauvagesia sprengei* (D-F). A, D. Organization of filiform (ef) and petaloid (ep) staminodia. B, E. Longitudinal section of staminodial cone, showing the arrangement of gynoecium and anthers. C, F. Anther evidencing the apical pore. For better understanding some floral parts were removed. Bars = 2 mm (A, B, D); 1 mm (C, E, F).

A formação de frutos em *S. erecta* foi maior na autopolinização manual que nos outros tratamentos (tabela 2), o que comprova a auto-compatibilidade da espécie, podendo também indicar baixa eficiência dos polinizadores e maior investimento na autogamia pela planta. O teste de eficiência do polinizador reforça essa idéia (tabela 2). Wendt *et al.* (2002) também relacionaram o alto índice de autogamia de *Pitcairnia corcovadensis* Wawra (Bromeliaceae) à baixa eficiência do polinizador. Não houve diferença significativa no número de frutos e sementes formados entre os tratamentos.

Sauvagesia sprengelii, embora também sendo autogâmica e auto-compatível, apresentou maior sucesso reprodutivo na formação natural de frutos ($g = 3,97$; graus de liberdade (g.l.) = 1; $p = 0,0464$; $g = 4,29$; g.l. = 1; $p = 0,0384$; $g = 5,24$; g.l. = 1; $p = 0,0220$), enquanto a produção de frutos entre os outros tratamentos foi semelhante. O número de sementes formadas também foi maior na formação natural de frutos, porém não houve diferença estatística entre os tratamentos, exceto entre o controle e a autopolinização manual ($t = 2,54$; g.l. = 3; $p = 0,0173$).

Comparando-se o sucesso reprodutivo entre as duas espécies, não houve diferença significativa na formação de frutos entre os tratamentos, exceto no experimento de autopolinização manual ($g = 6,11$; g.l. = 1; $p = 0,0134$). O número de sementes formadas nos tratamentos para *S. erecta* aparentemente é superior ao número de sementes dos tratamentos para *S. sprengelii*, porém não há diferença na razão óvulo/semente entre as duas espécies, exceto na autopolinização manual ($g = 4,69$; g.l. = 1; $p = 0,0303$). A baixa produção de frutos e sementes de *S. sprengelii* em relação a *S. erecta* no tratamento de autopolinização manual pode ser devido à maior eficiência do polinizador, visto que *S. sprengelii* apresentou maior sucesso reprodutivo na formação natural de frutos (tabela 2). Duas espécies de *Pitcairnia* estudadas por Wendt *et al.* (2002) também apresentaram maior produção de frutos na autopolinização manual em relação à polinização cruzada, como ocorreu com *Sauvagesia erecta*; neste caso, a autogamia das espécies foi interpretada como sendo um mecanismo de isolamento reprodutivo por serem espécies congêneras e simpátricas. No caso de *S. erecta* e *S. sprengelii*, essa interpretação não se aplica uma vez que suas populações estão geograficamente isoladas.

Com relação à viabilidade polínica, não houve diferença significativa entre as duas espécies: *Sauvagesia erecta* apresentou 91,89% de seus grãos de pólen viáveis e *S. sprengelii*, 98,22%. Outras

espécies que fornecem pólen como única recompensa floral também apresentaram alta viabilidade polínica (Buchmann *et al.* 1978, Oliveira Filho & Oliveira 1988, Melo & Machado 1996, 1998, Pinheiro *et al.* 1999, Henriques 1999). Segundo Richards (1986), espécies auto-incompatíveis apresentam alta viabilidade polínica. No entanto, *Sauvagesia erecta* e *S. sprengelii* são auto-compatíveis, fato que pode estar relacionado ao ambiente em que elas ocorrem, visto que plantas que habitam locais bastante perturbados tendem a ser auto-compatíveis e/ou autógamas (Stebbins 1957).

Sauvagesia erecta é visitada por quatro espécies de abelhas, duas pertencentes à família Halictidae, gênero *Augochloropsis*, e duas da família Apidae, gênero *Paratetrapedia* (tabela 3). As espécies de *Augochloropsis* e uma espécie de *Paratetrapedia* possuem comportamento de vibração similar durante a coleta de pólen nas flores. Ao chegar na flor, a abelha pousa envolvendo o cone formado pelos estaminódios petalóides e realiza movimentos vibratórios (figura 6); nesse momento entra em contato com o estigma efetuando a polinização, pois este se localiza no mesmo nível do poro formado pelos estaminódios petalóides. Durante a vibração, o pólen é liberado, aderindo ao esterno do tórax da abelha. Durante a visita, as espécies de *Augochloropsis* apresentaram movimentos rotatórios em torno do androceu. Em alguns momentos, seguraram-se com as pernas dianteiras no androceu, ficando suspensas, e com as pernas medianas transferiram o pólen do seu corpo para as pernas posteriores (figura 7). Tal comportamento, em que a abelha transfere o pólen para a escopa, foi observado por Michener *et al.* (1978) para espécies da família Halictidae.

A outra espécie de *Paratetrapedia* observada não apresenta comportamento de vibração, coletando os grãos de pólen que ficam por volta do poro formado pelos estaminódios petalóides, não efetuando a polinização. Essa abelha enquadra-se no tipo “coletor”, seguindo terminologia de Wille (1963), pois não danifica a estrutura das anteras. A presença de abelhas mordedoras não foi registrada, estas, no entanto, são freqüentes em espécies de Melastomataceae (Renner 1983, 1989). Os estaminódios petalóides em *Sauvagesia*, portanto, provavelmente têm também uma função de proteção às anteras.

Seis espécies de abelhas visitam as flores de *S. sprengelii*: três da família Apidae (*Bombus brevivillus* Franklin, 1913, *Florilegus similis* Urban, 1970 e *Xylocopa muscaria* (Fabricius, 1778)) e três da família Halictidae, gênero *Augochloropsis* (tabela 3). Todas apresentam comportamento de vibração e são

polinizadoras. As espécies de *Augochloropsis* apresentam comportamento similar ao descrito nas visitas a *S. erecta*. As outras espécies de abelhas apresentaram comportamento de vibração similar ao de *Augochloropsis*, não sendo observada transferência de pólen para as escopas.

Sauvagesia erecta e *S. sprengelii* partilham um único polinizador, *Augochloropsis* sp.1 (tabela 3), talvez pelas outras espécies não ocorrerem concomitantemente em ambos os locais. Martins (1995), em um levantamento da flora apícola na Chapada Diamantina,

Bahia, coletou 28 espécies de abelhas em flores de *Sauvagesia sprengelii*, inclusive machos. No entanto, segundo Buchmann (1983), apenas abelhas fêmeas visitam flores de pólen, uma vez que os machos não utilizam esse recurso.

Espécies de *Bombus* e *Xylocopa*, abelhas de médio e grande porte, são conhecidas como polinizadoras de várias espécies que apresentam mecanismo de polinização por vibração, tais como *Cassia fasciculata* Michx. (Thorp & Estes 1975), *Solanum elaeagnifolium* Willd., *S. dulcamara* L., *Dodecatheon meadia* L.,



Figuras 4-7. Aspectos da morfologia floral e comportamento dos visitantes florais de *Sauvagesia erecta* e *Sauvagesia sprengelii*. 4-5. Flor de *Sauvagesia erecta* e *Sauvagesia sprengelii*, respectivamente. Notar cone de estaminódios no centro da flor (setas). 6. *Augochloropsis* sp. envolvendo o cone de estaminódios. 7. *Augochloropsis* sp. removendo o pólen de seu corpo com auxílio das pernas medianas. Barras = 1 cm.

Figures 4-7. Aspects of the floral morphology and behaviour of the floral visitors of *Sauvagesia erecta* and *Sauvagesia sprengelii*. 4-5. Flower of *Sauvagesia erecta* and *Sauvagesia sprengelii*, respectively. Observe the staminodial cone in the center of flower (arrows). 6. *Augochloropsis* sp. involving the staminodial cone. 7. *Augochloropsis* sp. removing the pollen of its body with help of median legs. Bars = 1 cm.

Tabela 1. Quantidade e dimensões das estruturas florais, número de grãos de pólen por flor e razão P/O de *Sauvagesia erecta* e *S. sprengelii* (g.l. = 18; $p < 0,001$). N = 10. *Diâmetro, **Comprimento. (t = resultado do teste t; u = resultado do teste de Mann-Whitney).

Table 1. Quantity and dimensions of floral structure, number of pollen grains per flower and P/O rate of *Sauvagesia erecta* and *S. sprengelii* (g.l. = 18; $p < 0.001$). N = 10. *Diameter, **Length. (t = t test result; u = Mann-Whitney test result).

Caracteres	<i>Sauvagesia erecta</i>		<i>Sauvagesia sprengelii</i>		Análise estatística
	N	Dimensão (mm)	N	Dimensão (mm)	
Cálice (sépalas)	5	11,5 ($\pm 0,85$)*	5	6,1 ($\pm 0,88$)*	u = 0,0
Corola (pétalas)	5	15,8 ($\pm 0,92$)*	5	12,9 ($\pm 1,19$)*	u = 2,5
Estaminódios Filiformes	58 ($\pm 14,12$)	0,5, 1 e 1,5**	26,8 ($\pm 5,09$)	1 e 1,5**	t = 6,63
Óvulos	56 ($\pm 6,40$)	-	27,5 ($\pm 4,90$)	-	t = 11,34
N. de pólen/flor	252.187,50 ($\pm 47.049,44$)	-	106.375 ($\pm 41.959,18$)	-	u = 4,0
Razão P/O	4.564,41 ($\pm 1.152,80$)	-	4.040,28 ($\pm 1.915,34$)	-	-

Lycopersicon esculentum Mill. (Symon 1979), *Cassia biflora* L. (Wille 1963), *Solanum lycocarpum* (Oliveira Filho & Oliveira 1988), *Henriettea succosa* (Melo & Machado 1996) e *Solanum stramonifolium* (Bezerra & Machado 2003), além de várias espécies de Melastomataceae listadas por Renner (1989). Da mesma maneira, espécies de *Augochloropsis*, embora geralmente consideradas como abelhas de pequeno porte, são polinizadores efetivos em várias espécies com flores pequenas, como *Sauvagesia erecta* e *S. sprengelii*. Essas mesmas abelhas, por outro lado, atuam como pilhadoras ou polinizadoras apenas ocasionais em flores maiores como as de *Henriettea succosa*, Melastomataceae (Melo & Machado 1996), e *Solanum stramonifolium*, Solanaceae (Bezerra & Machado

2003), que apresentam o dobro ou mais do tamanho das flores das espécies de *Sauvagesia* aqui estudadas.

A frequência dos visitantes florais está apresentada na figura 8. As visitas em *Sauvagesia erecta* iniciam-se em torno de 6:00 h, com maior frequência entre 7:00 h e 10:00 h da manhã, não sendo mais registradas visitas após as 12:00 h. As espécies de *Augochloropsis* foram as mais frequentes, pois visitaram as flores de *Sauvagesia erecta* durante todo o ano, enquanto as outras espécies só foram observadas em um determinado período do ano. Em *S. sprengelii*, *Florilegus similis* foi a espécie mais frequente, seguida por três espécies de *Augochloropsis*. As outras duas espécies (*Bombus brevillus* e *Xylocopa muscaria*) foram ocasionais. As visitas começaram às 6:00 h e terminaram às 11:00 h

Tabela 2. Resultados da formação natural de frutos, e das polinizações controladas de *Sauvagesia erecta* e *S. sprengelii*.

Table 2. Results of natural fruit set and controlled pollinations of *Sauvagesia erecta* and *S. sprengelii*.

Tratamentos	N	Frutos formados	Sucesso (%)	Sementes (x)
<i>Sauvagesia erecta</i>				
Apomixia	10	0	0	0
Autopolinização espontânea	24	9	37,50	20,2 ($\pm 10,93$)
Autopolinização manual	24	19	79,17	17,6 ($\pm 10,48$)
Polinização cruzada	17	4	23,53	13,0 ($\pm 06,16$)
Formação natural de frutos	26	13	50,00	23,2 ($\pm 12,64$)
Eficiência do polinizador	30	8	26,67	26,1 ($\pm 14,45$)
<i>Sauvagesia sprengelii</i>				
Apomixia	10	0	0	0
Autopolinização espontânea	24	5	20,83	3,6 ($\pm 1,52$)
Autopolinização manual	18	3	16,67	2,0 ($\pm 1,00$)
Polinização cruzada	24	4	16,70	3,8 ($\pm 4,27$)
Formação natural de frutos	29	18	62,07	6,4 ($\pm 2,85$)

Tabela 3. Visitantes florais de *Sauvagesia erecta* e *S. sprengelii*. *Segundo terminologia de Wille (1963).Table 3. Floral visitors of *Sauvagesia erecta* and *S. sprengelii*. *According to the terminology of Wille (1963).

Visitantes	Comprimento (mm)	Comportamento*	Resultado da visita
<i>Sauvagesia erecta</i>			
Apidae			
<i>Paratetrapedia</i> sp.1	07	Vibração	Polinização
<i>Paratetrapedia</i> sp.2	07	Coleta	Pilhagem
Halictidae			
<i>Augochloropsis</i> sp.1	09	Vibração	Polinização
<i>Augochloropsis</i> sp.2	07	Vibração	Polinização
<i>Sauvagesia sprengelii</i>			
Apidae			
<i>Bombus brevivillus</i> Franklin, 1913	14	Vibração	Polinização
<i>Florilegus similis</i> Urban, 1970	11	Vibração	Polinização
<i>Xylocopa muscaria</i> (Fabrícus, 1779)	14	Vibração	Polinização
Halictidae			
<i>Augochloropsis</i> sp.1	09	Vibração	Polinização
<i>Augochloropsis</i> sp.3	07	Vibração	Polinização
<i>Augochloropsis</i> sp.4	06	Vibração	Polinização

da manhã. O período em que se observou o maior número de visitas foi entre 6:00 h e 7:00 h, e entre 7:00 h e 9:00 h houve maior número de espécies visitantes.

A relação da disponibilidade de pólen com a frequência de visitantes de *Sauvagesia erecta* e *S. sprengelii* está representada na figura 9. Logo no início das visitas, há uma queda na quantidade de pólen disponível para os visitantes florais em ambas as espécies, similar àquela que ocorre em *Solanum stramonifolium* (Bezerra & Machado 2003). Desse modo, a frequência de visitas é reduzida em *S. sprengelii* à medida em que o recurso diminui. No entanto, há um aumento no número de visitas em flores de *S. erecta* no período de 8:00 h às 10:00 h, o que pode estar relacionado ao fato de haver um grande número de flores abertas por dia e, na população, muitas ainda não terem sido visitadas. Há uma sensível redução na frequência de visitantes a partir das 10:00 h (ver figura 8).

Devido ao comportamento das abelhas polinizadoras em ambas espécies, conclui-se que *S. erecta* e *S. sprengelii* apresentam o mecanismo de polinização por vibração (“buzz-pollination”), descrito por Buchmann (1983). A formação do poro apical pelos estaminódios petalóides provavelmente otimiza a liberação do pólen, direcionando o “jato” de pólen para o corpo do polinizador e minimizando sua perda. Além disso, o cone formado por esses estaminódios impede que algumas abelhas, principalmente aquelas de menor porte, vibrem antera por antera, tornando o contato com

o estigma apenas ocasional como ocorre em algumas espécies de *Solanum* (Symon 1979, Oliveira Filho & Oliveira 1988, Bezerra & Machado 2003). Por sua vez, as abelhas vibradoras obrigatoriamente envolvem todo o cone, garantindo o contato com o estigma e possibilitando a polinização. Desse modo, há uma maior seleção de seus polinizadores.

No processo de evolução, a diferenciação das anteras para uma forma tubular alongada e com deiscência poricida ocorreu em resposta ao mecanismo de polinização por vibração (Endress 1994). Anteras poricidas conferem maior proteção ao pólen e diminuem a sua perda, pois direcionam os grãos para o corpo do polinizador, além de limitar o espectro de visitantes florais, visto que só alguns grupos de abelhas são capazes de vibrar as anteras (Endress 1994). Como já discutido, o poro apical formado pelos estaminódios petalóides em *S. erecta* e *S. sprengelii* desempenha as funções de uma antera poricida. Isso é particularmente interessante no caso das duas espécies de *Sauvagesia* estudadas, já que ambas apresentam poros com grandes dimensões, quando comparados aos de outras anteras poricidas de famílias distintas, como Solanaceae e Melastomataceae, cujos poros apicais são diminutos. Considera-se, portanto, que em *Sauvagesia erecta* e *S. sprengelii* pode ser aplicado o conceito de transferência de função de Corner (1958), embora Kubitzki & Amaral (1991) só considerem a ocorrência desse fenômeno em representantes de Ochnaceae, quando há a combinação

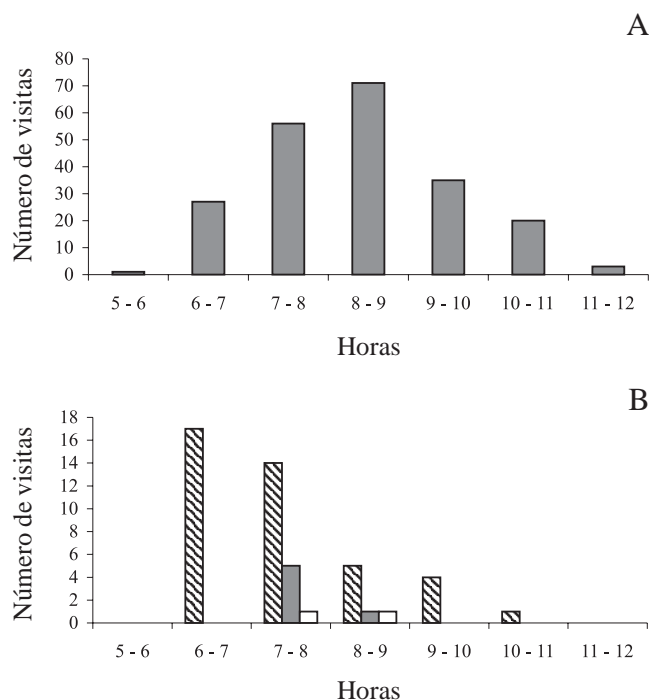


Figura 8. Frequência de visitas das abelhas em flores de *Sauvagesia erecta* (A) e *Sauvagesia sprengelii* (B), durante observações de nove horas consecutivas nos meses de outubro/2001 (para *S. erecta*) e março/2002 (para *S. sprengelii*). ▨ = *Florilegus similis*; ■ = *Augochloropsis* spp.; □ = outras.

Figure 8. Frequency of visits of the bees at the flowers of *Sauvagesia erecta* (A) and *Sauvagesia sprengelii* (B), during observations by nine consecutive hours on the months of October/2001 (to *Sauvagesia erecta*) and March/2002 (to *S. sprengelii*). ▨ = *Florilegus similis*; ■ = *Augochloropsis* spp.; □ = others.

do cone de estaminódios com anteras de deiscência longitudinal.

Agradecimentos – À Ana Paula Miranda (UFPE) e à MSc. Ana Virgínia Leite (UFPE) pela ajuda nas atividades de campo; Drs. Ariadna Lopes (UFPE) pelas sugestões ao manuscrito e correção do Abstract, Roxana Barreto (UFPE) e Rita de Cássia Pereira (IPA/PE) pela identificação das espécies vegetais, Maria do Carmo Amaral (Unicamp) pela confirmação da identificação de *S. erecta*, Isabel Alves dos Santos (Unesc), Gabriel Melo (UFPR) e Danuncia Urban (UFPR) pela gentileza na identificação das espécies de abelhas; à Diretoria do Parque Estadual Dois Irmãos pela autorização da pesquisa no campo; aos dois assessores anônimos, pelas valiosas sugestões ao manuscrito; ao PIBIC/UFPE/CNPq pela bolsa de iniciação científica e ao CNPq pela bolsa de Produtividade em Pesquisa, respectivamente para as primeira e segunda autoras.

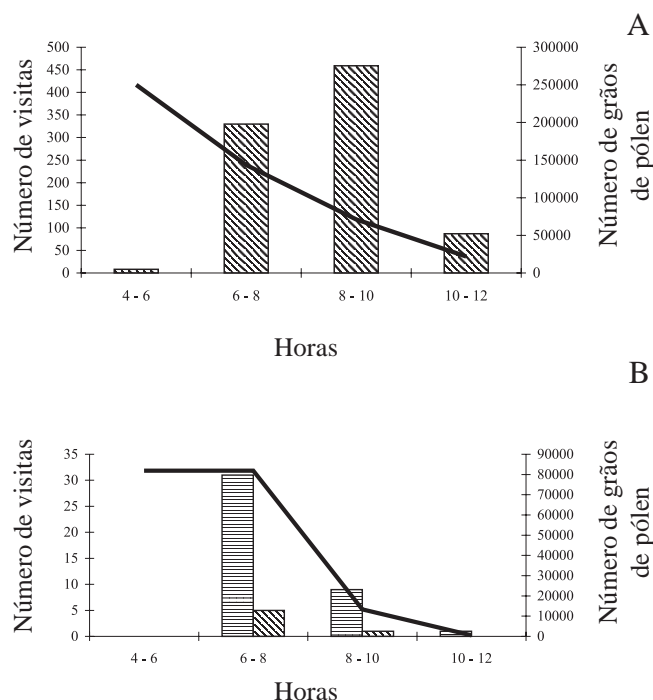


Figura 9. Relação da disponibilidade de pólen com a frequência de visitantes de *Sauvagesia erecta* (A) e *Sauvagesia sprengelii* (B). ▨ = *Florilegus similis*; ▩ = *Augochloropsis* spp.; — = número de grãos de pólen.

Figure 9. Relation between pollen availability and frequency of visitors to *Sauvagesia erecta* (A) and *Sauvagesia sprengelii* (B). ▨ = *Florilegus similis*; ▩ = *Augochloropsis* spp.; — = number of pollen grains.

Referências bibliográficas

- AMARAL, M.C.E. & BITTRICH, V. 1998. Ontogenia inicial do androceu de espécies de Ochnaceae subfam. Sauvagesioideae através da análise em microscopia eletrônica de varredura. *Revista Brasileira de Botânica* 21:269-273.
- AYRES, M., AYRES, J.R.M., AYRES, D.L. & SANTOS, A.S. 2000. BioEstat 2.0: Aplicações estatísticas nas áreas de ciências biológicas e médicas. Sociedade Civil Mamirauá/CNPq, Belém.
- BARROSO, G. 1978. Sistemática de Angiospermas do Brasil. v.1. Livros Técnicos e Científicos. Universidade de São Paulo, Rio de Janeiro/ São Paulo.
- BENCKE, C.S.C. & MORELLATO, L.P.C. 2002. Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. *Revista Brasileira de Botânica* 25:269-275.
- BEZERRA, E.L.S. & MACHADO, I.C. 2003. Biologia floral e sistema de polinização de *Solanum stramonifolium* Jacq. (Solanaceae) em remanescente de Mata Atlântica – Pernambuco. *Acta Botanica Brasilica* 17:247-257.

- BUCHMANN, S.L. 1983. Buzz pollination in angiosperms. *In* Handbook of Experimental Pollination (C.E. Jones & R.J. Little, eds.). Van Nostrand Reinhold, New York, p.73-113.
- BUCHMANN, S.L., JONES, C.E. & COLIN, L.J. 1978. Vibratile pollination of *Solanum douglasii* and *S. xanti* (Solanaceae) in Southern California. *The Wasmann Journal of Biology* 35:1-25.
- CORNER, E.J.H. 1958. Transference of function. *The Journal of the Linnean Society* 56:33-40.
- COUTINHO, R.Q., LIMA FILHO, M.F., SOUZANETO, J.B. & SILVA, E.P. 1998. Características climáticas, geológicas, geomorfológicas e geotécnicas da Reserva Ecológica de Dois Irmãos. *In* Reserva Ecológica de Dois Irmãos: Estudos em um Remanescente de Mata Atlântica em Área Urbana (Recife – Pernambuco – Brasil) (I.C. Machado, A.V. Lopes & K.C. Porto, orgs.). Secretaria de Ciência, Tecnologia e Meio Ambiente / Universidade Federal de Pernambuco, Recife, p.21-49.
- CRUDEN, R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31:32-46.
- CRUDEN, R.W. 2000. Pollen grains: why so many? *Plant Systematics and Evolution* 222:143-165.
- ENDRESS, P.K. 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge University Press, Cambridge.
- GENTRY, A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6:64-68.
- GOTTSBERGER, G. & SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. 1988. Evolution of flower structures and pollination in neotropical *Cassiinae* (Caesalpiniaceae) species. *Phyton* 28:293-320.
- HENRIQUES, R.P.B. 1999. Ecologia da polinização de *Oouratea hexasperma* (St. Hil.) Baill. (Ochnaceae) em cerrado no Brasil Central. *Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer* 4:46-64.
- HOUSTON, T.F. & LADD, P.G. 2002. Buzz pollination in the Epacridaceae. *Australian Journal of Botany* 50:83-91.
- KUBITZKI, K. & AMARAL, M.C.E. 1991. Transference of function in the pollination system of the Ochnaceae. *Plant Systematics and Evolution* 177:77-80.
- MAÊDA, J.M. 1985. Manual para uso da câmara de Neubauer para contagem de pólen em espécies florestais. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Departamento de Silvicultura, Seropédica.
- MARTINS, C.F. 1995. Flora apícola e nichos tróficos de abelhas (Hym., Apoidea) na Chapada Diamantina (Lençóis-BA, Brasil). *Revista Nordestina de Biologia* 10:119-140.
- MELO, G.F.A. & MACHADO, I.C. 1996. Biologia da reprodução de *Henriettea succosa* DC. (Melastomataceae). *Revista Brasileira de Biologia* 56:383-389.
- MELO, G.F.A. & MACHADO, I.C. 1998. Auto-incompatibilidade em *Miconia ciliata* (L.C. Rich.) DC. (Miconieae – Melastomataceae). *Acta Botanica Brasilica* 12:113-120.
- MICHENER, C.D., WINSTON, M.L. & JANDER, R. 1978. Pollen manipulation and related activities and structures in bees of the family Apidae. *The University of Kansas Science Bulletin* 51:575-601.
- NEWSTROM, L.E., FRANKIE, G.W. & BAKER, H.G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland Tropical Rain Forest Trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26:141-159.
- OLIVEIRA FILHO, A.T. & OLIVEIRA, L.C.A. 1988. Biologia floral de uma população de *Solanum lycocarpum* St. Hil. (Solanaceae) em Lavras, MG. *Revista Brasileira de Botânica* 11:23-32.
- PINHEIRO, M.C.B., LIMA, H.A., ORMOND, W.T. & CORREIA, M.C.R. 1999. *Oouratea cuspidata* (St. Hil.) Engler (Ochnaceae): um caso especial de antese. *Boletim do Museu Nacional, nova série, Botânica*. 16:1-11.
- PRIMACK, R.B. 1985. Longevity of individual flowers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16:15-37.
- RADFORD, A.E., DICKINSON, W.C., MASSEY, J.R. & BELL, C.R. 1974. Vascular plant systematics. Harper & Row, New York.
- RENNER S. 1983. The widespread occurrence of anther destruction by *Trigona* bees in Melastomataceae. *Biotropica* 15:251-256.
- RENNER S. 1989. A survey of reproductive biology in neotropical Melastomataceae and Memecylaceae. *Annals of Missouri Botanical Garden* 76:496-518.
- RICHARDS, A.J. 1986. Plant Breeding Systems. Unwin & Allen, London.
- ROBINSON, I. 1924. Die farbungsreaktion der narbe, stigmatochromie, als morpho-biologische Blütenuntersuchungsmethode. *Sitzungsberichten Akademischer Wissenschaft Wien, Mathematics, Abteilung* 133:180-213.
- STEBBINS, G.L. 1957. Self fertilization and population variability in the higher plants. *The American Naturalist* 91:337-354.
- STRATTON, D.A. 1989. Longevity of individual flowers in a Costa Rican cloud forest: ecological correlates and phylogenetic constraints. *Biotropica* 21:308-318.
- SYMON, D.E. 1979. Sex forms in *Solanum* (Solanaceae) and the role of pollen collecting insects. *In* The Biology and Taxonomy of the Solanaceae (J.G. Hawkes, R.N. Lester & A.D. Skelding, eds.). Academic Press, London, p.385-398.
- THORP, R.W. & ESTES, J.R. 1975. Intrafloral behavior of bees on flowers of *Cassia fasciculata*. *Journal of the Kansas Entomological Society* 48:175-184.
- VOGEL, S. 1978. Evolutionary shifts from reward to deception in pollen flowers. *In* The pollination of flowers by insects (A.J. Richards, ed.). Academic Press, London, p.89-96.
- WENDT, T., CANELA, M.B.F., KLEIN, D.E. & RIOS, R.I. 2002. Selfing facilitates reproductive isolation among three sympatric species of *Pitcairnia* (Bromeliaceae). *Plant Systematics and Evolution* 232:201-212.
- WILLE, A. 1963. Behavioral adaptations of bees for pollen collecting from *Cassia* flowers. *Revista de Biología Tropical* 11:205-210.