

CAMILA MIRANDA BARBOSA

ATRIBUTOS FLORAIS E REPRODUTIVOS DE *Syagrus coronata*
(MART) BECC. COMO FERRAMENTAS PARA A
CONSERVAÇÃO DE UMA PALMEIRA ENDÊMICA DO BRASIL

RECIFE

2016

CAMILA MIRANDA BARBOSA

ATRIBUTOS FLORAIS E REPRODUTIVOS DE *Syagrus coronata*
(MART) BECC. COMO FERRAMENTAS PARA A
CONSERVAÇÃO DE UMA PALMEIRA ENDÊMICA DO BRASIL

Dissertação a ser apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Centro de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Pernambuco como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.

Orientadora: Profa. Dra. Isabel Cristina Sobreira Machado

Co-orientador: Dr. Artur Campos Dália Maia

Área de concentração: Ecologia Vegetal

Linha de Pesquisa: Biologia Floral e da Reprodução

RECIFE

2016

Catálogo na fonte
Elaine Barroso
CRB 1728

Barbosa, Camila Miranda

Atributos florais e reprodutivos de *Syagrus coronata* (Mart) Becc. Como ferramentas para a conservação de uma palmeira endêmica do Brasil / Camila Miranda Barbosa– Recife: O Autor, 2016.

66 folhas : il., fig., tab.

Orientadora: Isabel Cristina Sobreira Machado

Coorientador: Artur Campos Dália Maia

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco.

Centro de Biociências. Biologia Vegetal, 2016.

Inclui bibliografia e anexo

- 1. Palmeira 2. Fenologia vegetal 3. Plantas-reprodução I. Machado, Isabel Cristina (orientadora) II. Maia, Artur Campos Dália (coorientador) III. Título**

584.5

CDD (22.ed.)

UFPE/CCB-2016-312

CAMILA MIRANDA BARBOSA

“Atributos florais e reprodutivos de *Syagrus coronata* (Mart) Becc.
como ferramentas para a conservação de uma palmeira endêmica do
Brasil”

APROVADA EM: 24 de fevereiro de 2016

BANCA EXAMINADORA:

Prof. Dra. Isabel Cristina Sobreira Machado – UFPE

Dr. Natan Messias de Almeida - UNEAL

Dra. Ana Virgínia de Lima Leite - UFRPE

AGRADECIMENTOS

Meus agradecimentos vão para todos aqueles que de uma forma simples ou complexa me ajudaram durante esses dois anos do mestrado. Àqueles que estavam perto e àqueles que mesmo longe se fizeram presentes; àqueles que me ajudaram na prática e àqueles que me ajudaram com palavras ou mesmo com um carinho.

À minha orientadora Isabel Cristina que durante esse tempo foi paciente, amiga e que me ensinou a amar ainda mais o que eu faço. Obrigada por cada sorriso, cada conversa e até mesmo pelos puxões de orelha quando necessário. Você é um exemplo para mim!

À minha mãe, Iza, e ao meu irmão, Heitor, minha família, minha vida, meus amores, tudo para mim. Obrigada pelo apoio, amor, dedicação, carinho, abraços, risadas. Amo vocês mais que tudo na minha vida e devo tudo que sou e que consegui hoje a vocês!

Aos meus tios Graça e Jorge que me deram todo o suporte, amor e estrutura para que eu levasse tudo à diante. Obrigada pelo abrigo, pela cumplicidade e por terem me adotado como filha. À Aninha, grande amiga que me permitiu ser tia do seu filho e ao meu lindo Lucas, que nem sabe ainda, mas já me ajudou muito com seu sorriso.

Aos amigos que fiz aqui em Recife, que foram responsáveis pelos melhores momentos que tive nesses anos e principalmente por eu ter seguido em frente. Dani, Lucas, Sil, Caio, Silvia, Márcia, Bruno, Liginha, Rodolfo e Fernando, obrigada por cada risada, saída, alegria e pelo amor com que me acolheram, amo vocês demais e já não me vejo sem vocês na vida.

Aos meus amigos de Fortaleza que me deram suporte à distância e o maior amor e carinho quando estava perto. Juh, Kinzin, Manu, Samuel, Mateus, Gus, Luisma, Soraia, Polinha, Abel, Lupita, Thamires, Tamara, Bel, Lá, Edu, Diego, Kpax, Paulo, Guedes, Lívia, obrigada por todas as palavras, abraços, carinhos, afagos, sorrisos e alegria que me deram. Tudo isso foi essencial para que eu conseguisse continuar firme e forte aqui em Recife.

Aos meus primos com os quais eu consegui aumentar ainda mais a minha proximidade e foram extremamente importantes nessa jornada. Desirée, Laiss, Lívia, Dedel, Rafael, Henrique, Mateus, Dedé, Gabriel e Júlia, amo muito vocês.

Aos meus amigos de laboratório, em especial a Nando, Diego e Arthur pelas ajudas, cumplicidade e por tornarem o ambiente de trabalho mais agradável!

Aos colegas de campo pela ajuda na coleta de dados, especialmente à Tati; à Marcelo Tabarelli por todo apoio dado; ao PELD Catimbau por toda estrutura com a parte de campo.

À Paulo Milet pela ajuda com a análise de odor e dos dados, por toda a ajuda em campo e pela dedicação oferecida.

À professora Luciana Ianuzzi e à João Regueira pelo apoio e ajuda para identificação dos visitantes florais.

Aos laboratórios de Biologia Floral e Reprodutiva (Polinizar), Ecologia Química (LEQ) e Ecologia e Taxonomia de Insetos (LABTEI) por toda estrutura e por propiciar a realização desse trabalho.

Ao PPGBV pelo suporte e ao CNPq pelo apoio financeiro.

A todos, meu muito obrigada!

LISTA DE FIGURAS

Capítulo 1.

Figura 1: Vista de satélite das áreas demarcadas para a coleta dos dados: Breus (a) e Serrinha (b) encontradas no Parque Nacional do Vale do Catimbau, Buíque, Pernambuco, Brasil.

Figura 2: Vista de satélite das áreas demarcadas para a coleta dos dados: Pedra do Camelo (a) e Pedra do Cachorro (b) encontradas no Parque Nacional do Vale do Catimbau, Buíque, Pernambuco, Brasil.

Figura 3: Estruturas reprodutivas de *Syagrus coronata*: Espata (a), Inflorescência na Fase Masculina (b), Botões Femininos (c), Inflorescência na Fase Feminina (d) e Frutos Verdes (e) encontradas no Parque Nacional do Vale do Catimbau, Buíque, Pernambuco, Brasil.

Figura 4: NMDS da composição de odores de inflorescências e brácteas de *Syagrus coronata* durante o ano de 2015 no Parque Nacional do Vale do Catimbau, Buíque, Pernambuco, Brasil.

Figura 5: NMDS da composição de odores de inflorescências e brácteas nas fases masculina e feminina de *Syagrus coronata* durante o ano de 2015 no Parque Nacional do Vale do Catimbau, Buíque, Pernambuco, Brasil.

Figura 6: Quantidade de compostos de odores absolutos extraídos das inflorescências (A) e das brácteas (B) nas fases femininas e masculinas de *Syagrus coronata* durante o ano de 2015 no Parque Nacional do Vale do Catimbau, Buíque, Pernambuco, Brasil.

Figura 7: Dinâmica das temperaturas extraídas das inflorescências femininas (A) e masculinas (B) de *Syagrus coronata* e de seus respectivos ambientes ao longo do dia e noite, durante o ano de 2015 no Parque Nacional do Vale do Catimbau, Buíque, Pernambuco, Brasil.

Figura 8: Fenologia reprodutiva de *Syagrus coronata* realizada durante um ano entre os meses de julho/2014 e dezembro/ 2015 através de coleta de presença e ausência de estruturas reprodutivas nos sítios Pedra do Cachorro (a), Pedra do Camelo (b), Serrinha (c) e Breus (d) localizados no Parque Nacional do Vale do Catimbau, Buíque, Pernambuco, Brasil.

Figura 9: Visitantes florais de *Syagrus coronata*: *Homalinotus coriaceus* (a), *Pachymerus nucleorum* (b), *Heilipus sp.* (c), Larva dentro da flor masculina (d), *Andranthobius sp.* (e) e *Trigona sp.* (f) encontrados no Parque Nacional do Vale do Catimbau, Buíque, Pernambuco, Brasil.

Figura 10: Riqueza de espécies de visitantes florais coletados em inflorescências femininas e masculinas de *Syagrus coronata* durante o ano de 2015 no Parque Nacional do Vale do Catimbau, Buíque, Pernambuco, Brasil.

Figura 11: Abundância de indivíduos de visitantes florais coletados em inflorescências femininas e masculinas de *Syagrus coronata* durante o ano de 2015 no Parque Nacional do Vale do Catimbau, Buíque, Pernambuco, Brasil.

Figura 12: *Fitness* reprodutivo a partir dos experimentos de exclusão de polinizadores medido em inflorescências de *Syagrus coronata* durante o ano de 2015 no Parque Nacional do Vale do Catimbau, Buíque, Pernambuco, Brasil.

LISTA DE TABELAS

Capítulo 1.

Tabela 1: Visitantes florais coletados nas inflorescências masculinas, femininas de *Syagrus coronata*, de dia e de noite durante o ano de 2015 no Parque Nacional do Vale do Catimbau, Buíque, Pernambuco, Brasil.

Tabela 2: Quantidade relativa média dos compostos presentes nos odores extraídos das brácteas e inflorescências masculinas e femininas de *Syagrus coronata* durante o ano de 2015 no Parque Nacional do Vale do Catimbau, Buíque, Pernambuco, Brasil.

RESUMO

O licuri (*Syagrus coronata*) é uma palmeira que floresce e frutifica durante o ano inteiro, tendo grande importância ecológica e econômica, uma vez que fornece hábitat e alimento para diversos seres vivos, inclusive para a subsistência de populações humanas. Em populações nativas encontradas no Parque Nacional do Catimbau, a fenologia da espécie foi monitorada em quatro áreas (total de 120 indivíduos). Também foram identificados os visitantes florais, a composição química dos odores florais e a variação de temperatura das flores durante a antese, levando em consideração as fases reprodutivas (feminina e masculina), o sexo das estruturas reprodutivas (flores pistiladas e estaminadas) e o período do dia (manhã e noite). O *fitness* reprodutivo foi comparativamente analisado para polinização diurna vs noturna, entomófila vs anemófila. Amostras de odores florais foram coletadas através de “headspace” dinâmico a partir de flores pistiladas e estaminadas, bem como nas suas respectivas brácteas. O estudo da fenologia evidenciou duas áreas sazonais, enquanto duas outras produziram eventos contínuos de reprodução. A riqueza e abundância de visitantes florais foram maiores nas inflorescências masculinas que nas femininas. O *fitness* reprodutivo não mostrou diferença entre os tratamentos de polinização. Por sua vez, análises de odor floral demonstraram diferenças de compostos isolados nas brácteas e inflorescências, mas não entre as fases reprodutivas; a quantidade de odor emitido diferiu nas brácteas nas fases femininas e masculinas, mas não nas inflorescências, as quais apresentaram quantidades similares de compostos. Não foi evidenciado fenômeno de termogênese floral, nem ao longo do dia, nem entre as fases reprodutivas. Estratégias como o fornecimento de recursos em abundância e hábitat para visitantes florais, liberação diferenciada de odor e floração contínua, podem estar associadas à garantia do fluxo gênico dentro e entre populações dessa espécie de *Syagrus*.

Palavras-chave: Arecaceae, Odor Floral, Fenologia, Visitantes Florais, Fitness reprodutivo, Termogênese Floral, Floresta Tropical Sazonalmente Seca

ABSTRACT

Licuri (*Syagrus coronata*) is a palm tree that blooms and bears fruit throughout the year, having an ecological and economic importance, as it provides habitat and food for many living beings, including for the livelihoods of human populations. In native populations, found in Catimbau National Park, the phenology of species was monitored in four areas (total 120 individuals). Also flower visitors were identified, the chemical composition of floral scents and temperature variation of flowers at anthesis, taking into account the reproductive stages (male and female), sex of the reproductive structures (pistillate and staminate flowers) and the period the day (morning and evening). The reproductive fitness was comparatively analyzed for day vs. night pollinated and entomophilous vs anemophilus. Samples of floral odours were collected through "headspace" dynamic from pistillate and staminate flowers as well as in their respective bracts. The study of phenology showed two seasonal areas, while two others produced continuous reproductive events. The richness and abundance of floral visitors were higher in male than in female inflorescences. The reproductive fitness showed no difference between pollination treatments. In turn, floral odor analysis showed differences in isolated compounds in the bracts and flowers, but do not between the reproductive stage; the amount of odor emitted differed in the bracts in male and female phases, but not in inflorescences, which showed similar amounts of compounds. Floral thermogenesis phenomenon was not evidenced neither throughout the day nor between reproductive stages. Strategies such as providing abundant resources and habitat for floral visitors, differentiated release of odor and continuous flowering, may be associated with the guarantee of gene flow within and among populations of this species of *Syagrus*.

Key-words: Arecaceae, Floral Odor, Phenology, Floral Visitors, Reproductive Fitness, Floral Thermogenesis, Seasonally Dry Tropical Forest

ÍNDICE

AGRADECIMENTOS	iv
LISTA DE FIGURAS	vi
LISTA DE TABELAS	viii
RESUMO	ix
ABSTRACT	x
1 APRESENTAÇÃO	1
2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	3
3 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	12
4 CAPÍTULO 1	
Fenologia, <i>fitness</i> reprodutivo, recursos e visitantes florais de <i>Syagrus coronata</i> (Mart) Becc. (Arecaceae) em uma floresta seca do Brasil	19
5 ANEXO	57

1. APRESENTAÇÃO

A crescente degradação ambiental causada por ações antrópicas e por causas naturais tem impulsionado diversas ações com intuito de conservar áreas naturais e restaurar áreas degradadas. Dentre estas ações estão o estabelecimento de unidades de conservação, reintrodução de espécies, uso sustentável dos recursos, planos de manejo, nucleação e conservação dos serviços ecológicos, como por exemplo, a polinização. As florestas tropicais sazonalmente secas, nesse contexto, estão entre os ecossistemas tropicais mais ameaçados do mundo devido à forte ação antrópica ao qual estão sujeitas. Faz-se necessário conservar esses ambientes para manter o clima, disponibilidade de água e biodiversidade regionais. Com esse intuito, é preciso organizar, sistematizar e tornar disponíveis informações sobre os processos biológicos ocorridos nesses locais.

Espécies vegetais que merecem uma atenção maior para sua conservação são aquelas que apresentam elevada importância ecológica aliada a grande importância econômica. A família Arecaceae representa muito bem isso, uma vez que reúne cerca de 2.600 espécies consideradas importantes economicamente, devido à utilização de seus frutos, folhas e caule, e ecologicamente por serem tidas como espécies-chave no ambiente em que se encontram, uma vez que sua arquitetura possibilita a criação de microclimas favoráveis a diversas plantas e animais. Para compreender a dinâmica das populações, a ecologia evolutiva e o sucesso reprodutivo das espécies vegetais, é indispensável conhecer os padrões fenológicos, a morfologia e a biologia floral/reprodutiva das espécies de plantas. A biologia da polinização colabora com informações sobre a manutenção do fluxo genético dentro das populações e, juntamente com a compreensão das estratégias reprodutivas das plantas, fornecem contribuições para elaboração de planos de conservação e de manejo de espécies.

O licuri (*Syagrus coronata*) é importante palmeira da região nordestina, que se encontra distribuída desde o sertão de Pernambuco até o norte de Minas Gerais. É capaz de produzir recursos diferenciados durante o ano inteiro, inclusive nos longos períodos de seca ocorrentes na Caatinga. Suas folhas e frutos são utilizados pelas populações humanas para a produção de artesanatos, doces e conseqüentemente para sua subsistência; o seu estipe, que mantém as cicatrizes das folhas caídas é responsável por abrigar uma série de epífitas e de pequenos animais; suas flores produzem alimentos para diversos insetos além de fornecer-lhes abrigo e seus frutos também são consumidos por aves e mamíferos.

Sendo assim, o presente trabalho visou estudar a biologia da reprodução e da polinização dessa espécie, uma vez que esse serviço é o principal mantenedor do fluxo gênico dentro das populações, de espécies de visitantes florais e, conseqüentemente, do próprio licuri. O manuscrito aqui apresentado mostra aspectos da fenologia reprodutiva, dos visitantes florais, do *fitness* reprodutivo e da produção de recursos tais quais odor e termogênese florais da população de *S. coronata* encontrada no Parque Nacional do Vale do Catimbau, em Buíque, Pernambuco.

2. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 Conservação ambiental da Caatinga

A Caatinga é um ecossistema que faz parte do bioma das Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (Leal *et al.* 2005), ocupando cerca de 11% de todo o território brasileiro e abrangendo boa parte do Nordeste e uma parte de Minas Gerais (Ab'Saber 1999; MMA 2014). Trata-se do ecossistema semiárido mais biodiverso do mundo possuindo muitas espécies endêmicas e que ainda é pouco conhecido do ponto de vista científico, porém já se sabe que possui uma grande riqueza de ambientes e espécies (MMA 1998; Araújo & Martins 1999; Sizenando Filho *et al.* 2007).

O nordeste brasileiro apresenta-se como a região semiárida mais densamente povoada do mundo, dessa forma, a Caatinga configura-se como a principal fornecedora de recursos naturais para as populações humanas rurais e, assim, acaba sofrendo uma forte pressão antrópica (Rocha 2009). A exploração dos recursos oferecidos por esse ecossistema é sem critérios e de forma extrativista, o que gera grandes riscos às espécies que são exploradas (MMA 2014). Segundo Rathcke & Jules (1993) e Murcia (1995), essas atividades podem gerar perda de biodiversidade e fragmentação de habitats, o que pode influenciar negativamente os processos ecológicos naturais desse ecossistema.

Tendo em vista a grande problemática da degradação da Caatinga por ações antrópicas, faz-se necessário tomar medidas para a conservação desse ecossistema. A principal ação para a conservação de um ambiente é a criação de unidades de conservação e áreas de proteção e as estratégias ligadas à proteção e recuperação de espécies podem ser realizadas tanto *in situ*, no local natural de sua ocorrência (ex. nucleação), como *ex situ*, em locais que não são de sua ocorrência natural (ex. conservação de recursos genéticos) (ISA 2014).

A conservação da Caatinga é ainda importante para manter o clima, a disponibilidade de água e a biodiversidade regionais (MMA 1998). Tabarelli & Silva (2002) definiram ações prioritárias para a conservação da Caatinga e dentre elas estão: a criação de unidades de conservação, principalmente nas áreas consideradas de extrema prioridade; ações de educação ambiental para o uso sustentável dos recursos naturais; e a geração de conhecimento através da criação de linhas de fomento para pesquisas. Ainda segundo os autores, informações

organizadas e disponíveis faz com que se tenham diretrizes para a conservação da biodiversidade da caatinga.

O período reprodutivo de uma planta constitui uma fase de grande importância para a dinâmica de um ecossistema (Mantovani *et al.* 2003) e é o período de vida mais suscetível às variações ambientais, sendo rítmico e sazonal (Fisch, Nogueira Jr. & Mantovani 2000). A reprodução de uma planta influencia uma grande quantidade de espécies de animais que atuam como polinizadores ou dispersores (Janzen 1967). Sendo assim, para compreender a dinâmica das populações, a ecologia evolutiva e o sucesso reprodutivo das espécies vegetais, é necessário conhecer os padrões fenológicos, a morfologia e a biologia floral de cada planta (Mantovani *et al.* 2003; Lenzi & Orth 2004; Morellato *et al.* 2016). Segundo Machado & Lopes (2003), a biologia da polinização pode fornecer informações para a manutenção do fluxo genético de uma comunidade e conservação de habitats fragmentados.

A compreensão dos padrões fenológicos de uma espécie colabora com boa parte das práticas de manejo, entretanto, estudos desse tipo vem sendo comuns para espécies cultivadas em plantios, mas não tanto para populações naturais (Rocha 2009). Estudos de biologia floral visam também o melhoramento e a conservação genética (Gusson *et al.* 2006), e, além disso, segundo Jardim & Mota (2007), interações e sistemas de cruzamento são considerados indicadores biológicos e contribuem para planos de conservação e manejo de espécies. Entender a eficiência da polinização e da dispersão é essencial para avaliar o papel ecológico das plantas nos seus ambientes naturais (Lenzi & Orth 2004) e conseqüentemente para a efetiva conservação dos ecossistemas e das espécies.

2.2 As palmeiras: aspectos reprodutivos da família Arecaceae (Palmae)

A família Arecaceae faz parte do grupo das Monocotiledôneas reunindo cerca de 2600 espécies em mais de 240 gêneros tropicais e subtropicais (Lorenzi *et al.* 2004), que apresentam grande importância econômica e ecológica no ambiente em que são encontradas, sendo objeto de estudo com relação a biologia floral (Schmid 1970; Bullock 1981; Henderson 1986; Küchmeister *et al.* 1998; Núñez, Bernal & Knudsen 2005; Barfod, Hagen & Borchsenius 2011; Freire *et al.* 2013; Silberbauer-Gottsberger, Vanin & Gottsberger 2013). Entretanto, aqui serão

destacados os trabalhos com enfoque no que foi estudado e analisado na presente dissertação: fenologia, visitantes florais, *fitness* reprodutivo, odor e termogênese florais.

O gênero *Syagrus* é composto por 36 espécies, das quais 30 ocorrem no Brasil, e por alguns híbridos naturais (Lorenzi *et al.* 2004). Ainda segundo os autores, o gênero apresenta distribuição neotropical e sua ocorrência é praticamente restrita à América do Sul. Muitos estudos vêm sendo feitos sobre espécies pertencentes a esse gênero, principalmente com as que tem importância econômica e ecológica.

Lopes (2007) realizou um estudo sobre fenologia e morfologia reprodutiva do ariri (*Syagrus vagans*) demonstrando que as fenofases dessa palmeira foram anuais e sazonais, afetadas pelas variações climáticas assim como encontrado por Beghini (2008) para o jerivá (*Syagrus romanzoffiana*). Entretanto, em outro estudo feito com essa mesma espécie (*S. romanzoffiana*), Freire *et al.* (2013) apresentaram a fenologia da mesma como sendo contínua, o que diferiu para o estudo realizado por Genini *et al.* (2009) que classificaram a floração dessa espécie sazonal e a frutificação contínua. Em um estudo fenológico comparativo entre uma população atingida pelo fogo e outra controle, a floração e a frutificação de *Syagrus glaucescens* foram assíncronas e, de uma forma geral, a floração ocorreu na estação seca e a frutificação na estação chuvosa, demonstrando que as fenofases foram influenciadas pela pluviosidade (Miola *et al.* 2010). Em *Syagrus oleracea*, a floração ocorreu durante todo o ano e se relacionou à umidade e à pluviosidade (Nunes 2010).

Silberbauer-Gottsberger *et al.* (2013) estudaram as interações de insetos polinizadores com duas palmeiras do cerrado, sendo uma do gênero *Syagrus* (*Syagrus petraea*), e demonstraram que essa espécie apresentou evidências de adaptações por polinização por besouros e, ainda que houvesse visitação de abelhas, os besouros permaneceram dominantes. Além disso, *S. petraea* apresentou protandria, antese diurna e uma grande produção de néctar, com sua fase estaminada tendo duração de quinze dias. Em *Syagrus loefgrenii*, besouros e abelhas foram os polinizadores predominantes (Silberbauer-Gottsberger 1990) e em *Syagrus romanzoffiana*, foi encontrado um besouro curculionídeo infestando as flores e predando as sementes da espécie (Alves-Costa & Knogge 2005).

Em relação ao licuri (*S. coronata*), alguns estudos fenológicos realizados focaram bastante no entendimento da fenofase de frutificação e apresentaram algumas divergências quanto a isso. Bondar (1938) afirmou que o licuri floresce e frutifica o ano todo com picos de frutificação em março, junho e julho. Lorenzi (1992), contudo, observou um período de

frutificação de outubro a dezembro. Essas diferenças corroboram Pittman (2000) que afirma que a frutificação ocorre durante um longo período do ano, mas seu pico de floração é definido para cada área específica, relacionando-se com os índices pluviométricos.

Um trabalho mais detalhado sobre a biologia reprodutiva do licuri foi realizado por Rocha (2009), em uma ecorregião do Raso da Catarina, que descreveu a morfologia das estruturas reprodutivas dessa palmeira e os principais visitantes florais e dispersores de sementes. Segundo a autora, a espécie é protândrica e xenógama facultativa. Apresenta inflorescência do tipo panícula, medindo aprox. 35,3 cm. As flores exalam odor floral adocicado e possuem elevado número de grãos de pólen viáveis (flores estaminadas). Seus principais visitantes florais foram artrópodes das ordens Hymenoptera e Coleoptera e os principais dispersores, mamíferos e aves.

2.2.1 Fenologia

Henderson *et al.* (2000) estudaram a fenologia de 27 *taxa* de palmeiras da Amazônia e obtiveram como principal resultado que o período de floração dessas plantas é regular e ocorre durante o ano inteiro, não sendo influenciado pela precipitação e que o horário de antese apresenta uma relação intrínseca com o sistema de polinização de cada espécie.

Quanto à frutificação, um estudo realizado na Floresta Atlântica identificou que a produção de frutos maduros por palmeiras encontradas na região ocorreu durante seis meses com o pico durante a estação seca e que esse evento fenológico está diretamente associado à atividade dos frugívoros dessas plantas (Galetti, Ziparro & Morellato 1999).

Estudos recentes sobre a fenologia da família Arecaceae demonstraram diferentes padrões de floração e frutificação. Algumas palmeiras dos gêneros *Euterpe*, *Astrocaryum* e *Bactris* apresentaram padrões sazonais em seus eventos reprodutivos, com picos geralmente dependentes de eventos climáticos (Kuchmeister & Silberbauer--gottsberger 1997; Fisch *et al.* 2000; Piedade, Parolin & Junk 2006; Genini, Galetti & Morellato 2009; Fava, Covre & Sigríst 2011). Já para outras espécies de gêneros tais quais *Normanbya*, *Attalea*, *Raphia*, *Syagrus* e *Livistona* as florações e frutificações ocorreram durante todos os anos de estudo sendo classificadas como contínuas, embora a quantidade de indivíduos com flores e frutos em cada população variasse (Inkrot *et al.* 2007; Genini *et al.* 2009; Fava *et al.* 2011; Freire *et al.* 2013; Myers 2013).

2.2.2 Visitantes florais

Os visitantes florais de palmeiras são bem diversos e variam de acordo com os modos de atração oferecidos por essas plantas, tais quais a grande produção de flores, pólen, algumas dispõem de néctar, odor floral, termogênese, além de possuírem uma grande inflorescência fornecedora de abrigo. Os principais visitantes florais são pequenos besouros e abelhas, como foi encontrado por Barfod *et al.* (2011) em um trabalho de revisão. De 77 espécies, os autores constataram 29% polinizadas por besouros, 26% por abelhas e o restante dividido por outros vetores. Vidal & Oliveira (2000) identificaram os visitantes de duas palmeiras de importância econômica da Amazônia e encontraram moscas, abelhas, formigas e vespas, mas com a dominância de besouros e abelhas. Henderson (1986) identificou três principais síndromes de polinização: cantarofilia, miofilia e melitofilia. Esse autor ainda destaca que a anemofilia no caso das palmeiras é rara e que há uma relação íntima entre essas plantas e coleópteros, o que corrobora com o que foi encontrado por Silberbauer-Gottsberger *et al.* (2013). Além disso, esses autores encontraram em *Syagrus petraea* quatro grupos distintos de visitantes florais: os “exclusivamente parasitas”, que são os insetos que apenas utilizam os recursos sem oferecer o serviço de polinização, os “parasitas e polinizadores”, que se alimentam de partes florais, mas ao mesmo tempo realizam a polinização, os “exclusivamente polinizadores”, que não danificam estruturas reprodutivas, utilizam os recursos e polinizam as flores e, por fim, os que “visitam apenas as flores masculinas”, utilizam os recursos, não danificam partes florais, mas também não fornecem o serviço de polinização. Listabarth (2001) estudou *Hyospathe elegans* e destacou que há uma guilda mista de visitantes florais em ambas as fases reprodutivas e que envolvem principalmente insetos das ordens Coleoptera, Hymenoptera e Diptera, o que acorda com Núñez *et al.* (2005) que encontraram besouros, abelhas e moscas como principais visitantes de duas palmeiras diurnas.

Embora raro, morcegos foram registrados como os principais visitantes florais de *Calypstrogyne ghiesbreghtiana* (Cunningham 1995). Ainda, há casos registrados de ambofilia, nos quais tanto insetos como o vento são fundamentais para a polinização (Listabarth 1992; Ríos *et al.* 2014). Otero-Arnaiz & Oyama (2001) realizaram um experimento de exclusão de polinizadores em *Chamaedorea alternans* e não houve diferença na eficiência da polinização com a exclusão e com a manutenção de insetos, o que demonstrou que o vento atua fortemente

na polinização dessa palmeira, o que também foi encontrado em *Chamaedorea radicalis* (Berry & Gorchov 2004).

Alguns insetos que visitam e polinizam palmeiras ovipositam em suas flores e as larvas decorrentes utilizam partes florais ou a própria semente como alimento (Alves-Costa & Knogge 2005; Silberbauer-Gottsberger *et al.* 2013). Estudos demonstraram uma maior quantidade de insetos visitando as flores masculinas do que as flores femininas (Otero-Arnaiz & Oyama 2001; Aguirre & Dirzo 2008), entretanto Aguirre & Dirzo (2008) destacam que embora haja uma grande diferença, cada inseto transporta uma grande quantidade de pólen tornando assim a reprodução eficiente.

2.2.3 Fitness reprodutivo

O sucesso reprodutivo é um importante indicador da eficiência da polinização nas plantas, pois relaciona a quantidade de flores produzidas à quantidade de frutos formados. Primack (1987) realizou um estudo relacionando a produção de flores à produção de frutos e sementes e apresentou um diagrama que demonstra que flores pequenas, que apresentam limitação de recursos florais e pequenos polinizadores, apresentam principalmente autopolinização e produzem frutos pequenos, porém alta produção de frutos em relação a produção de flores.

O baixo *fitness* reprodutivo foi encontrado em alguns trabalhos: Feil (1996) constatou que 11% dos frutos formados de *Attalea colenda* foram abortados, pois não havia espaço suficiente para todos os frutos se desenvolverem, tendo em vista a quantidade de flores disponíveis para fecundação; Miller (2002) estudou a produção de frutos da palmeira *Oenocarpus bataua* e encontrou uma taxa média de sucesso reprodutivo de 8,2%, indicando que a maioria das flores formadas não se desenvolvem em frutos. Dessa forma, há uma alta produção de flores com uma baixa produção de frutos. Uma hipótese que sugere explicação para essa baixa produção foi levantada por Sutherland & Delph (1984), que testaram e corroboraram a ideia de que uma função fisiologicamente masculina prediz a quantidade de flores produzidas por uma planta fazendo com que plantas hermafroditas apresentem um menor *fruit set* em relação às plantas monoicas e dioicas e que plantas hermafroditas auto-compatíveis ainda apresentam maior sucesso reprodutivo que plantas hermafroditas auto-incompatíveis.

O *fitness* reprodutivo pode ser utilizado em outros âmbitos, como para medir a eficiência de determinados tipos de polinização, o que foi feito por Berry & Gorchov (2004) através de experimentos de exclusão de polinizadores e medidas de proporção flor/fruto em *Chamaedorea radicalis* e por Otero-Arnaiz & Oyama (2001) em *Chamaedorea alternans*. Além disso, também pode ser utilizado para medir os efeitos de perturbações em guilda de polinizadores e no sucesso reprodutivo das plantas, como o que foi feito por Aguirre & Dirzo (2008) que testaram o *fitness* reprodutivo da palmeira *Astrocaryum mexicanum* em ambientes fragmentados e não-fragmentados.

2.2.4 Odor e termogênese floral

Inúmeras palmeiras (pelo menos 20 gêneros documentados) apresentam como forma de atração de polinizadores a emissão de voláteis florais, sendo um fato primordial para a sua reprodução (Küchmeister *et al.* 1998). Segundo Knudsen, Tollsten & Ervik (2001), que analisaram os odores florais de 14 espécies de palmeiras, a composição química dos odores florais reflete o tipo de sistema de polinização, sendo um caráter fenotípico aparentemente mais importante para cantarofilia que para miofilia ou melitofilia. Além disso, os autores destacaram que o odor atrativo para besouros é composto por muitos componentes químicos ou por poucos elementos dominantes, uma observação corroborada por outro estudo com espécies da família Arecaceae (Ervik, Tollsten & Knudsen 1999).

Para oito espécies do gênero *Geonoma* e para as espécies *Attalea allenni* e *Wettinia quinaria*, os compostos químicos diferiram em composição e em quantidades (Knudsen 1999; Núñez *et al.* 2005). A análise do odor dentro e entre populações de *Geonoma macrostachys* foi responsável pela confirmação da existência de metapopulações (Knudsen 2002), demonstrando que estudos como esse apresentam uma grande importância ecológica. Uma detalhada revisão realizada por Knudsen, Eriksson & Gershenzon (2006) destacou que os principais compostos encontrados em odores florais de 54 a 71% das famílias de angiospermas são os monoterpenos limoneno, (*E*)- β -ocimeno, mirceno, linalol, α - e β -pineno, e os benzenoides benzaldeído, metil 2-hidroxibenzoato, álcool benzil e 2-fenil etanol.

Geralmente, juntamente com a emissão de odor observa-se o fenômeno de termogênese floral, uma produção de calor pelas flores que otimiza a volatilização do odor. Segundo Ervik & Barfod (1999), as principais importâncias da termogênese para as palmeiras são: volatilização dos odores, ajuda no crescimento do tubo polínico, aceleração do desenvolvimento de ovos e

larvas de polinizadores e fornecimento de microclima para os visitantes florais. K uchmeister *et al.* (1998) encontraram que termog nese atrelada   emiss o de odor em onze esp cies de palmeiras dos g neros *Astrocarium*, *Attalea*, *Bactris* e *Oenocarpus* com ambos os processos tendo in cio na fase de bot o em pr -antese e que a termog nese ocorre mesmo quando as flores s o separadas da planta-m e, uma vez que esse processo ocorre por vias metab licas independentes, e corroboraram Van Tol & Meijdam (1991) que afirmam que esse fen meno s  ocorre em esp cies com antese noturna ou crepuscular noturna. Por sua vez, N n ez *et al.* (2005), registraram termog nese em duas esp cies simp tricas de palmeira (*Attalea allenni* e *Wettinia quinaria*) que apresentam antese diurna, em uma Floresta Tropical da Col mbia. Al m da fam lia Arecaceae, a termog nese foi encontrada em outras fam lias tais quais Annonaceae, Araceae, Aristolochiaceae, Cyclanthaceae, Cycadaceae, Illiciaceae, Magnoliaceae, Nelumbonaceae, Nymphaeaceae (Knutson 1974; K uchmeister *et al.* 1998; Thien, Azuma & Kawanot 2000; Terry *et al.* 2004; Seymour & Matthews 2006; Ivancic *et al.* 2008; Dieringer, Cabrera & Mottaleb 2014).

2.4 Import ncia Ecol gica e Econ mica do Licuri (*Syagrus coronata*)

O licuri (*S. coronata*)   uma das principais palmeiras do semi rido nordestino e sua distribui o natural engloba os estados de Sergipe, Alagoas, Bahia, Pernambuco e tamb m o norte de Minas Gerais (Noblick 1986), sendo capaz de suportar secas prolongadas florescendo e frutificando (Drumond 2007). A grande quantidade de eventos reprodutivos ao longo da vida do indiv duo e durante um ano pode ser explicada pelo fato de, segundo Rocha (2009), o licuri possuir um sistema reprodutivo misto, o que possibilita tanto a realiza o da fecunda o cruzada como da autofecunda o, embora a  ltima seja rara em palmeiras.

Essa esp cie apresenta grande import ncia no ecossistema em que est  inserida, pois   bastante utilizada para a subsist ncia de algumas popula es humanas e serve de alimento e habitat para diversos seres vivos (Drumond 2007; Ramalho 2008). No  mbito ecol gico,   considerada uma esp cie-chave, uma vez que apresenta alta densidade de indiv duos em suas popula es, abrigam ep fitas, fornecem grandes quantidade de recursos e servem de alimento para os animais em  pocas de escassez, podendo gerar grande desequil brio ambiental se estiver ausente (Ramalho 2008; Alvarenga Jr. 2012), principalmente no caso da ararinha-azul-de-Lear (*Anodorhynchus leari*), esp cie amea ada de extin o, end mica da caatinga que depende das sementes e dos frutos do licuri para sua alimenta o (Guedes 2009; Rocha 2009).

Conforme a Empresa Brasileira de Pesquisas Agropecuárias (EMBRAPA 2009), todas as partes do licuri possuem potencial para serem transformadas em ingredientes comerciais: as folhas são utilizadas para a confecção de artesanatos e também fornecem a cera usada na produção de vários produtos, os frutos para a produção de alimentos, óleos e doces, do caule se extrai o palmito que pode se transformar em farinha, além de suas fibras serem empregadas na produção de compostos poliméricos. Devido a essa alta importância econômica, o licuri vem sendo explorado de forma extrativista, entretanto, segundo a EMBRAPA, os agricultores devem começar a encará-lo como uma cultura perene e rentável. Entretanto para que seja feito um plano de conservação, uso sustentável e de manejo são necessários estudos sistematizados dessa espécie (Ramalho 2008; Rocha 2009; Alvarenga Jr. 2012).

3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ab'Saber, A.N. (1999) Sertões e sertanejos: uma geografia humana sofrida. *Estudos Avançados*, **13**, 5–59.
- Aguirre, A. & Dirzo, R. (2008) Effects of fragmentation on pollinator abundance and fruit set of an abundant understory palm in a Mexican tropical forest. *Biological Conservation*, **141**, 375–384.
- Alvarenga Jr., E.R. (2012) Cultivo e aproveitamento do licuri (*Syagrus coronata*). *Dossiê técnico*, p. 24.
- Alves-Costa, C.P. & Knogge, C. (2005) Larval competition in weevils *Revena rubiginosa* (Coleoptera: Curculionidae) preying on seeds of the palm *Syagrus romanzoffiana* (Arecaceae). *Die Naturwissenschaften*, **92**, 265–8.
- Araújo, F.S. De & Martins, F.R. (1999) Organização da vegetação do carrasco no Planalto da Ibiapaba, estado do Ceará. *Acta Botanica Brasilica*, **13**, 1–13.
- Barfod, A.S., Hagen, M. & Borchsenius, F. (2011) Twenty-five years of progress in understanding pollination mechanisms in palms (Arecaceae). *Annals of Botany*, **108**, 1503–1516.
- Begnini, R.M. (2008) O Jerivá-*Syagrus Romanzoffiana* (Cham.) Glassman (Arecaceae)- Fenologia E Interações Com a Fauna No Parque Municipal Da Lagoa Do Peri, Florianópolis, SC. *Dissertação de mestrado*.
- Berry, E.J. & Gorchoff, D.L. (2004) Reproductive biology of the dioecious understory palm *Chamaedorea radicalis* in a Mexican cloud forest: pollination vector, flowering phenology and female fecundity. *Journal of Tropical Ecology*, **20**, 369–376.
- Bondar, G.O. (1938) Licuzeiro e suas potencialidades na economia brasileira. *Instituto Central de Fomento Econômico da Bahia*, **2:18**.
- Bullock, S.H. (1981) Notes on the phenology of inflorescences and pollination of some rain forest palms in Costa Rica. *Principes*, **25**, 101–105.
- Cunningham, S.A. (1995) Ecological constraints on fruit initiation by *Calyptranthes ghiesbreghtiana* (Arecaceae): floral herbivory, pollen availability, and visitation by

- pollinating bats. *American Journal of Botany*, **82**, 1527–1536.
- Dieringer, G., Cabrera, L.R. & Mottaleb, M. (2014) Ecological relationship between floral thermogenesis and pollination in *Nelumbo lutea* (Nelumbonaceae). *American Journal of Botany*, **101**, 357–364.
- Drumond, M.A. (2007) Licuri *Syagrus coronata* (Mart) Becc. *New Hibernia Review*, **11**, 130–133.
- Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. (2009) Projeto da EMBRAPA estuda formas de aproveitamento do ouricuri por agricultores familiares. *Agronline*, Curitiba. Geral. Disponível em: <<http://www.agronline.com.br/agronoticias/noticia.php?id=5964>> (acesso em 17 de jun. 2014).
- Ervik, F. & Barfod, A.S. (1999) Thermogenesis in palm inflorescences and its ecological significance. *Acta Botanica Venezuelica*, **22**, 195–212.
- Ervik, F., Tollsten, L. & Knudsen, J.T. (1999) Floral scent chemistry and pollination ecology in phytelephantoid palms (Arecaceae). *Plant Systematics and Evolution*, **217**, 279–297.
- Fava, W.S., Covre, W.D.S. & Sigrist, M.R. (2011) *Attalea phalerata* and *Bactris glaucescens* (Arecaceae, Arecoideae): Phenology and pollination ecology in the Pantanal, Brazil. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, **206**, 575–584.
- Feil, J.P. (1996) Fruit production of *Attalea colenda* (Arecaceae) in coastal Ecuador - An alternative oil resource? *Economic Botany*, **50**, 300–309.
- Fisch, S.T. V., Nogueira Jr., L.R. & Mantovani, W. (2000) Fenologia reprodutiva de *Euterpe edulis* Mart. na Mata Atlântica (Reserva Ecológica do Trabiçu, Pindamonhangaba – SP). *Revista de biociências*, **6**, 31–37.
- Freire, C.C., Closel, M.B., Hasui, E. & Ramos, F.N. (2013) Reproductive phenology, seed dispersal and seed predation in *Syagrus romanzoffiana* in a highly fragmented landscape. *Annales Botanici Fennici*, **50**, 220–228.
- Galetti, M., Ziparro, V.B. & Morellato, P.C. (1999) Fruiting phenology and frugivory on the palm *Euterpe edulis* in a lowland atlantic forest of Brazil. *Ecotropica*, **5**, 115–122.
- Genini, J., Galetti, M. & Morellato, L.P.C. (2009) Fruiting phenology of palms and trees in an Atlantic rainforest land-bridge island. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, **204**, 131–145.

- Guedes, N. M. R. 2009. Projeto Arara-azul-de-lear. *Instituto Arara Azul*. Disponível em: <<http://www.projetoararaazul.org.br/arara/Home/AAraraAzul/Asararasazuis/>>
- Gusson, E., Sebbenn, A.M. & Kageyama, P.Y. (2006) Sistema de reprodução em populações de *Eschweilera ovata* (Cambess.) Miers. *Revista Árvore*, **30**, 491–502.
- Henderson, A. (1986) A review of pollination studies in the Palmae. *The Botanical Review*, **52**, 221–259.
- Henderson, A., Fischer, B., Scariot, A., Pacheco, M.A.W. & Pardini, R. (2000) Flowering phenology of a palm community in a Amazon forest. *Brittonia*, **52**, 149–159.
- Inkrot, D., Sattler, D., Geyer, C. & Morawetz, W. (2007) Flowering and fruiting phenology of *Normanbya normanbyi* (W. Hill) L. H. Bailey (Arecaceae), a palm endemic to the lowland tropical rainforest of north-eastern Australia. *Austral Ecology*, **32**, 21–28.
- Ivancic, A., Roupsard, O., Garcia, J.Q., Melteras, M., Molisale, T., Tara, S. & Lebot, V. (2008) Thermogenesis and flowering biology of *Colocasia gigantea*, Araceae. *Journal of Plant Research*, **121**, 73–82.
- Janzen, D.H. (1967) Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution*, **21**, 620–627.
- Jardim, M.A.G. & Mota, C.G. (2007) Biologia floral de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. (Myristicaceae). *Revista Árvore*, **31**, 1155–1162.
- Knudsen, J.T. (1999) Floral scent differentiation among coflowering, sympatric species of *Geonoma* (Arecaceae). *Plant Species Biology*, **14**, 137–142.
- Knudsen, J.T. (2002) Variation in floral scent composition within and between populations of *Geonoma macrostachys* (Arecaceae) in the western Amazon. *American Journal of Botany*, **89**, 1772–1778.
- Knudsen, J.T., Eriksson, R. & Gershenzon, J. (2006) Diversity and Distribution of Floral Scent. *Plant Biology*, **72**, 1–120.
- Knudsen, J.T., Tollsten, L. & Ervik, F. (2001) Flower scent and pollination in selected neotropical palms. *Plant Biology*, **3**, 642–653.
- Knutson, R.M. (1974) Heat production and temperature regulation in eastern Skunk Cabbage. *Science*, **186**, 746–747.

- Kuchmeister, H. & Silberbauer--gottsberger, I. (1997) Flowering, pollination, nectar standing crop, and nectaries of *Euterpe precatoria* (Arecaceae), an Amazonian rain forest palm. *Plant Systematics and Evolution*, **206**, 71–97.
- Küchmeister, H., Webber, A.C., Silberbauer-Gottsberger, I. & Gottsberger, G. (1998) A polinização e sua relação com a termogênese em espécies de Arecaceae e Annonaceae da Amazônia Central. *Acta Amazonica*, **28**, 217–245.
- Leal, I.R., Silva, J.M.C. da, Tabarelli, M. & Lacher Jr., T.E. (2005) Mudando o curso da conservação da biodiversidade na Caatinga do Nordeste do Brasil. *Megadiversidade*, **1**, 8.
- Lenzi, M. & Orth, a. F. (2004) Fenologia reprodutiva, morfologia e biologia floral de *Schinus terebinthifolius* Raddi. (Anacardiaceae), em restinga da Ilha de Santa Catarina, Brasil. *Biotemas*, **17**, 67–89.
- Listabarth, C. (1992) Insect-induced wind pollination of the palm *Chamaedorea pinnatffrons* and pollination in the related *Wendlandiella* sp. *Biodiversity and Conservation*, **1**, 39–50.
- Listabarth, C. (2001) Palm pollination by bees, beetles and flies: Why pollinator taxonomy does not matter. The case of *Hyospathe elegans* (Arecaceae, Arecoideae, Areceae, Euterpeinae). *Plant Species Biology*, **16**, 165–181.
- Lopes, V. da S. (2007) Morfologia e fenologia reprodutiva do ariri (*Syagrus vagans* (Bondar) Hawkes) Arecaceae, numa área de Caatinga do Município de Senhor do Bonfim-BA. *Dissertação de Mestrado*. UFPB.
- Lorenzi, H. (1992) Árvores Brasileiras: Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. *Editora Platarum*, Nova Odessa, São Paulo, 287p.
- Lorenzi, H., Souza, H.M., Cerqueira, L.S.C., Costa, J.T.M. & Ferreira, E. (2004) Palmeiras brasileiras e exóticas cultivadas. *Editora Platarum*, Nova Odessa, São Paulo, 416p.
- Machado, I.C.S. & Lopes, A.V. (2003) Recursos florais e sistemas de polinização e sexuais em Caatinga. *Ecologia e conservação da Caatinga*, p. 822.
- Mantovani, M., Ruschel, A.R., Reis, M.S. Dos, Puchalski, Â. & Nodari, R.O. (2003) Fenologia reprodutiva de espécies arbóreas em uma formação secundária da floresta Atlântica. *Revista Árvore*, **27**, 451–458.
- Miller, C. (2002) Fruit production of the unguurahua palm (*Oenocarpus bataua* subsp. *bataua*,

- Arecaceae) in an Indigenous Managed Reserve. *Economic Botany*, **56**, 165–176.
- Miola, D., Correia, H., Fernandes, G. & Negreiros, D. (2010) Efeito do fogo na fenologia de *Syagrus glaucescens* Glaz. ex Becc. (Arecaceae). *Neotropical Biology and Conservation*, **5**, 146–153.
- MMA. (1998) Situação da Diversidade Biológica Brasileira. *Primeiro Relatório Nacional para a Convenção sobre Diversidade Biológica - Brasil*, pp. 21–27.
- MMA. (2014) Conservação in situ, ex situ e on farm. Disponível em: <<http://www.mma.gov.br/biodiversidade/conservação-e-promoção-do-uso-da-diversidade-genética/agrobiodiversidade/conservação-in-situ,-ex-situ-e-on-farm>> (acesso em 18 de jun. 2014).
- Morellato, L.P.C., Alberton, B., Alvarado, S.T., Borges, B., Buisson, E., Camargo, M.G.G., Cancian, L.F., Carstensen, D.W., Escobar, D.F.E., Leite, P.T.P., Mendoza, I., Rocha, N.M.W.B., Soares, N.C., Silva, T.S.F., Staggemeier, V.G., Streher, A.S., Vargas, B.C. & Peres, C.A. (2016) Linking plant phenology to conservation biology. *Biological Conservation*, **195**, 60–72.
- Murcia, C. (1995) Edge effects in fragmented forests: Implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, **10**, 58–62.
- Myers, R.L. (2013) Phenology and growth of *Raphia taedigera* (Arecaceae) in northeastern Costa Rica wetlands. *Revista de Biologia Tropical*, **61**, 35–45.
- Noblick, L.R. (1986) Palmeiras das caatingas da Bahia e as potencialidades econômicas. *Simpósio sobre a Caatinga e sua Exploração Racional*, pp. 99–115.
- Nunes, H.F. (2010) Estudo fenológico e morfológico a palmeira guariroba (*Syagrus oleracea* (Mart.) Becc.). *Dissertação de Mestrado*. UFG.
- Núñez, L. a., Bernal, R. & Knudsen, J.T. (2005) Diurnal palm pollination by mystropine beetles: Is it weather-related? *Plant Systematics and Evolution*, **254**, 149–171.
- Otero-Arnaiz, A. & Oyama, K. (2001) Reproductive phenology, seed-set and pollination in *Chamaedorea alternans*, an understorey dioecious palm in a rain forest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, **17**, 745–754.
- Piedade, M.T.F., Parolin, P. & Junk, W.J. (2006) Phenology, fruit production and seed dispersal

- of *Astrocaryum jauari* (Arecaceae) in Amazonian black water floodplains. *Revista de Biologia Tropical*, **54**, 1171–1178.
- Pittman, T. (2000) Conserving the Lear's Macaw. Disponível em: <<http://www.theparrotsocietyuk.org/clm.htm>> (acesso em 29 jun. 2014).
- Primack, R.B. (1987) Relationships among flowers, fruits, and seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **18**, 409–430.
- Ramalho, C.I. (2008) Estrutura da vegetação e distribuição espacial do licuri (*Syagrus coronata* (Mart) Becc.) em dois municípios do centro norte da Bahia, Brasil. *Dissertação de Mestrado*. UFPB.
- Rathcke, B.J. & Jules, E.S. (1993) Habitat fragmentation and plant-pollinator interactions. *Current Science*, **65**.
- Ríos, L.D., Fuchs, E.J., Hodel, D.R. & Cascante-Marín, A. (2014) Neither insects nor wind: ambophily in dioecious *Chamaedorea* palms (Arecaceae). *Plant Biology*, **16**, 702–710.
- Rocha, K.M.R. (2009) Biologia reprodutiva da palmeira licuri (*Syagrus coronata* (Mart.) Becc.) (Arecaceae) na ecorregião do raso da Catarina, Bahia. *Dissertação de Mestrado*. UFRPE.
- Schmid, R. (1970) Notes on the reproductive biology of *Asterogyne martiana* (Palmae). *Principes*, **14**.
- Seymour, R.S. & Matthews, P.G.D. (2006) The role of thermogenesis in the pollination biology of the Amazon waterlily *Victoria amazonica*. *Annals of Botany*, **98**, 1129–1135.
- Silberbauer-Gottsberger, I. (1990) Pollination and evolution in palms. *Phyton*, **30**, 213–233.
- Silberbauer-Gottsberger, I., Vanin, S. a. & Gottsberger, G. (2013) Interactions of the cerrado palms *Butia paraguayensis* and *Syagrus petraea* with parasitic and pollinating insects. *Sociobiology*, **60**, 306–316.
- Sizenando Filho, F.A., Maracajá, P.B., Diniz Filho, E.T. & Freitas, R.A.C. de. (2007) Estudo florístico e fitossociológico da flora herbácea do município de Messias Targino, RN / PB. *Revista de Biologia e Ciências da Terra*, **7**.
- Sutherland, S. & Delph, L.F. (1984) On the importance of male fitness in plants: patterns of fruit- set. *Ecology*, **65**, 1093–1104.
- Tabarelli, M. & Silva, J.M.C. (2002) Áreas e ações prioritárias para a conservação da

biodiversidade da Caatinga. *Biodiversidade, conservação e uso sustentável da flora do Brasil*, 47–52.

Terry, I., Moore, C.J., Walter, G.H., Forster, P.I., Roemer, R.B., Donaldson, J.D. & Machin, P.J. (2004) Association of cone thermogenesis and volatiles with pollinator specificity in *Macrozamia cycads*. *Plant Systematics and Evolution*, **243**, 233–247.

Thien, L.B., Azuma, H. & Kawanot, S. (2000) New perspectives on the pollination biology of basal Angiosperms. *International Journal of Plant Sciences*, **161**, 225–235.

Van Tol, I.A. V. & Meijdam, N.A.J. (1991) Field research into pollination and seed dispersal of Annonaceae. *Institute of Systematic Botany*, Utrecht University.

Vidal, M.D. & Oliveira, E.P. de. (2000) Insetos visitantes das inflorescências de palmeiras na área urbana de Manaus-AM. *IX Jornada de Iniciação Científica do PIBIC/INPA*, pp. 93–96.

4. CAPÍTULO 1

(Manuscrito a ser enviado para o periódico Journal of Ecology)

Fenologia, *fitness* reprodutivo, recursos e visitantes florais de *Syagrus coronata* (Mart) Becc. (Arecaceae) em uma floresta seca do Brasil

Camila Miranda Barbosa, Artur Dalia Maia, Paulo Milet-Pinheiro, Luciana Ianuzzi, Daniela Navarro, Isabel Cristina Machado

Resumo

1. Palmeiras são espécies de plantas que possuem diversas estratégias reprodutivas: produzem recursos tais como pólen em abundância, odores florais e fornecem abrigos a insetos, uma vez que possuem termogênese floral. Além disso, esses recursos geralmente ou são produzidos durante todo o ano ou boa parte dele, fazendo com que haja diversos meios de polinização, seja através do vento, de insetos ou de ambos, e produção de frutos regularmente.
2. O licuri (*Syagrus coronata*) é uma palmeira que produz recursos o ano inteiro, tendo grande importância ecológica e econômica, é encontrada em uma floresta tropical sazonalmente seca, apresenta sistema reprodutivo misto, protandria e produz e fornece recursos como pólen, abrigo e frutos para visitantes florais e dispersores. No Parque Nacional do Catimbau foi monitorada a fenologia em quatro áreas em um total de 120 indivíduos de licuri, bem como os visitantes, odores florais e a temperatura das flores, os quais foram analisados considerando as duas fases reprodutivas (flores pistiladas e estaminadas) e temporalmente, durante dia e noite. O *fitness* reprodutivo foi comparativamente analisado para polinizações diurna, noturna, natural e pelo vento. Amostras de odor foram coletadas por “headspace” nas flores masculinas e femininas, bem como nas inflorescências e brácteas.
3. Para a fenologia, duas áreas apresentaram sazonalidade enquanto outras duas produziram eventos contínuos de reprodução. A riqueza e abundância de visitantes florais foram maior nas inflorescências masculinas do que na femininas. O *fitness* reprodutivo não mostrou diferença entre os tratamentos de polinização. Por sua vez, análises de odor floral demonstraram diferenças de compostos na bráctea e na inflorescência, mas não entre as fases reprodutivas; a quantidade de odores diferiu nas brácteas nas fases femininas e masculinas, mas não nas inflorescências, as quais apresentaram quantidades similares de compostos. Não há padrão de termogênese floral, nem ao longo do dia nem entre as fases reprodutivas.

4. A floração contínua vai de encontro com o padrão observado em *Syagrus*. Besouros e abelhas foram registrados como principais polinizadores juntamente com o vento, o que caracteriza ambofilia na espécie estudada, corroborando o que já foi relatado para outras palmeiras. A baixa produção de frutos pode ser explicada pela grande produção de flores, não havendo possibilidade da planta suportar a formação de tantos frutos. A diferenciação na emissão e composição de odores florais não havia sido documentada até então para qualquer espécie de palmeira, sendo inédita. Embora haja muitos estudos que relatam termogênese floral em palmeiras, *S. coronata* não utiliza essa estratégia para atração de polinizadores. As diferentes estratégias, como fornecimento de recursos em abundância e hábitat para visitantes florais, liberação diferenciada de odor e floração contínua, garantem o fluxo gênico dentro e entre populações dessa espécie de *Syagrus*.

Palavras-chave: Polinização por besouros, Ambofilia, Odor Floral, Palmae

Introdução

A biologia floral e reprodutiva de uma planta é extremamente importante para a compreensão da dinâmica ecossistêmica e da manutenção do fluxo gênico (Mantovani *et al.* 2003; Lorenzi *et al.* 2004). Algumas famílias, como por exemplo Arecaceae, apresentam peculiaridades quanto as suas estratégias de produção de recursos e atração de polinizadores (Silberbauer-Gottsberger 1990; Listabarth 1993; Kuchmeister *et al.* 1998; Galetti, Ziparro & Morellato 1999; Knudsen, Tollsten & Ervik 2001; Silberbauer-Gottsberger, Vanin & Gottsberger 2013). Para compreender essas estratégias, faz-se necessário entender tanto como essas palmeiras produzem os recursos e atrativos, quanto como os visitantes florais respondem a isto.

Há registros de que a fenologia reprodutiva de palmeiras apresenta diferentes padrões de floração e de frutificação, ocorrendo tanto de maneira contínua, com a produção de recursos o ano inteiro (Inkrot *et al.* 2007; Freire *et al.* 2013; Myers 2013), como de maneira sazonal, com eventos reprodutivos ocorrendo apenas em determinadas épocas do ano (Kuchmeister & Silberbauer-Gottsberger 1997; Fisch, Nogueira Jr. & Mantovani 2000; Piedade, Parolin & Junk 2006). Além disso, representantes de Palmae são comumente encontrados produzindo odores florais com diferentes compostos químicos (Kuchmeister *et al.* 1998; Ervik, Tollsten & Knudsen 1999; Knudsen 1999) e aumentando a temperatura de suas inflorescências ao entardecer (Van Tol & Meijdam 1991; Kuchmeister *et al.* 1998; Núñez, Bernal & Knudsen 2005), interferindo na atração de polinizadores, principalmente besouros.

São vários os tipos de polinização em palmeiras, dentre elas destacam-se a polinização pelo vento (Listabarth 1992; Otero-Arnaiz & Oyama 2001), por insetos (Silberbauer-Gottsberger 1990; Silberbauer-Gottsberger *et al.* 2013) e a ambofilia, na qual insetos e vento são importantes para a polinização (Ríos *et al.* 2014). Dentro da entomofilia, destaca-se o sistema de polinização por besouros, relatados como os principais polinizadores de palmeiras (Listabarth 2001; Alves-Costa & Knogge 2005). Entretanto há registros de outros visitantes e polinizadores, como abelhas (Henderson 1986; Vidal & Oliveira 2000). Esses sistemas de polinização são responsáveis pela conseqüente formação de frutos, muito embora trabalhos demonstrem que há um baixo sucesso reprodutivo (Feil 1996; Miller 2002).

Em relação ao gênero *Syagrus*, foram encontrados padrões de floração e frutificação tanto contínuos como sazonais (Beghini 2008; Genini, Galetti & Morellato 2009). A interação

entre palmeiras desse gênero e besouros polinizadores é comum (Silberbauer-Gottsberger 1990; Silberbauer-Gottsberger *et al.* 2013). Para *Syagrus coronata*, alguns estudos sobre a fenologia, morfologia floral, estrutura vegetacional, biometria de estruturas reprodutivas, etnobotânica e composição nutricional do fruto dessa palmeira já foram realizados em regiões da Bahia (Crepaldi *et al.* 2001; Santos & Santos 2002; Rocha 2005, 2009; Ramalho 2008), entretanto, os trabalhos sobre o licuri, de uma forma geral, em outras regiões de sua ocorrência ainda são escassos. Diante do exposto, o presente trabalho visa entender questões relativas à biologia floral de *S. coronata* em uma das suas áreas de ocorrência, como vem se dando os processos de atração de polinizadores e como os mesmos respondem aos atrativos.

Material e Métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado em uma área de Caatinga no Parque Nacional do Catimbau, que abrange parte dos municípios de Buíque, Tupanatinga e Ibimirim, agreste de Pernambuco, com 62.300 hectares (8°37'S 37°9'O). A região apresenta um clima semiárido (BS'hW–Köppen 1948) com temperatura média anual de 23°C e precipitação média de 300-500 mm anuais (IBAMA 2005). Dentro do Parque foram selecionados quatro sítios distantes entre si onde ocorriam agrupamentos naturais de licuri (*S. coronata*) denominados: Breus, Pedra do Camelo, Pedra do Cachorro e Serrinha para a realização das coletas de dados e realização de todos os experimentos.

O sítio Breus (Fig. 1a) é uma área à beira de duas estradas onde há vegetação nativa misturada com os licuris e não há utilização da área por parte da população humana, diferente do sítio Serrinha (Fig. 1b), no qual os licuris estão bastante espaçados e dispostos em uma área de roça, sofrendo constantes ações antrópicas. Em ambos os sítios, os licuris são jovens e boa parte deles apresentam-se em período reprodutivo. O sítio da Pedra do Camelo (Fig. 2a) é um local abandonado, à beira de estrada, onde percebe-se já ter havido ocupação e utilização humana, a maioria dos licuris encontrados nessa área apresentam idades avançadas apresentando pouco ou nenhum evento reprodutivo. Por fim, o sítio da Pedra do Cachorro (Fig. 2b) está localizado à beira de duas estradas, apresenta constante pressão antrópica, pois perto do local são criados porcos, bodes e vacas e os licuris encontrados são jovens e adultos, alguns apresentam eventos reprodutivos constantes, enquanto outros não.

Espécie estudada

O licuri (*Syagrus coronata* (Martius) Beccari) pertence à família Arecaceae e à subfamília Arecoideae e é uma palmeira de altura mediana que pode atingir até 10 m (Rocha 2009). Suas flores são pequenas, amareladas e reunidas em uma inflorescência do tipo panícula que é protegida por uma espata coriácea (Lorenzi *et al.* 2004). Os frutos, dispostos em cachos, possuem coloração que varia de amarelo-claro à laranja nos estágios de maturação (Crepaldi *et al.* 2001).

É uma das principais palmeiras nativas do semiárido apresentando uma área de distribuição que vai desde Pernambuco até o norte de Minas Gerais (Noblick 1986) sendo capaz de suportar secas prolongadas, florescendo e frutificando por um longo período do ano (Drumond 2007). Além disso, possui uma relação especialista com a ararinha-azul-de-Lear, fornecendo habitat e alimento para essa ave que está em extinção (Yamashita 1997; Leal *et al.* 2005; Olmos 2010; Silva Neto, Sousa & Santos Neto 2012).

Rocha (2009) realizou um estudo sobre a biologia reprodutiva de *S. coronata* no Raso da Catarina, Bahia, e constatou que essa palmeira é protândrica por cerca de dez dias, apresentando assim acentuada dicogamia, apresenta alta viabilidade polínica com elevada razão pólen/óvulo, é autocompatível, apesar de sua reprodução ser realizada por entomofilia e anemofilia, o que a torna xenógama facultativa e não forma frutos por apomixia. Apresenta uma relação com abelhas e besouros, seus principais polinizadores, e com aves e mamíferos que são seus principais dispersores.

Fenologia

Foram marcados 30 indivíduos em cada um dos quatro sítios de estudo, os quais foram escolhidos por estarem em alguma fase reprodutiva e acompanhados mensalmente durante doze meses, que variaram entre julho de 2014 a dezembro de 2015. Alguns indivíduos tiveram que ser substituídos ao longo do estudo, devido a ação antrópica, mas todos os indivíduos foram acompanhados por 12 meses. Nesses quatro locais, foram registradas a presença (1) e ausência (0) de botões florais, flores, frutos para estimar o período reprodutivo da espécie. Os dados fenológicos foram analisados utilizando estatística circular (Morellato *et al.* 2000; Morellato, Alberti & Hudson 2010), na qual os meses foram representados por ângulos com intervalos de 30° (janeiro: 15° - dezembro: 345°) e a sazonalidade de cada evento foi representada por um vetor r (Zar 1984) o qual indicou a intensidade de reprodução. Em seguida foi realizado o teste de Rayleigh para analisar se havia ou não sazonalidade nos dados coletados referentes a espécie estudada. Toda a análise foi feita no programa Oriana 2.0 (Kovach Computing Services 2009).

Visitantes florais

Os visitantes florais foram capturados durante a estação chuvosa de 2015 através de coleta ativa, sendo a inflorescência agitada e todos os insetos que caíam no saco coletor eram

triados posteriormente. Abelhas e outros insetos voadores que não caíam no saco foram coletados utilizando um puçá. A coleta aconteceu em seis indivíduos de licuri, no início do mês na fase masculina e no final do mês na fase feminina pela manhã e à noite. Durante a triagem, os insetos foram morfotipados, quantificados em termos de riqueza e abundância e, em seguida, identificados por especialistas.

Foram realizadas observações diretas sobre os comportamentos dos visitantes presentes nas inflorescências de *S. coronata* ao longo de todo o período de estudo, pela manhã e à noite, a fim de determinar os polinizadores efetivos, aqueles que estavam tanto nas inflorescências na fase feminina quanto na masculina e entrava em contato com as estruturas reprodutivas. Para testar a normalidade dos dados realizou-se o teste de Shapiro-Wilk e para avaliar a riqueza de espécies e abundância de visitantes florais encontradas nas inflorescências feminina e masculina, foi realizado o teste de Mann-Whitney.

Fitness reprodutivo

Foram selecionados 10 indivíduos de *S. coronata* nos sítios Breus e Serrinha, cada um com uma inflorescência na fase masculina. Todas as flores masculinas foram retiradas de quatro ráquulas, permanecendo apenas os botões florais femininos. Posteriormente, após o desenvolvimento e abertura das flores femininas, as mesmas foram contabilizadas e o isolamento foi retirado de algumas delas de modo a possibilitar a visita de insetos e gerar quatro tratamentos: 1) exclusão de polinizadores noturnos, 2) exclusão de polinizadores diurnos, 3) polinização natural (diurna, noturna e vento) e 4) exclusão de quaisquer polinizadores. Para analisar a eficiência da polinização diurna (tratamento 1), os sacos de voal foram retirados às 6h e colocados às 17h; para polinização noturna (tratamento 2), foram retirados às 18h e repostos às 5h; para polinização natural (tratamento 3), as flores ficaram à mostra durante 24h e para testar a participação do vento (tratamento 4), os sacos de organza se mantiveram fechados durante todo o período de análise, impedindo o contato de quaisquer polinizadores com as flores, porém a malha tinha abertura suficiente para a passagem do pólen. As inflorescências foram encobertas com sacos de organza, para a polinização pelo vento, e voal para os tratamentos com insetos. Após vinte dias, foi observada e contabilizada a quantidade de frutos formados inicialmente em cada tratamento.

Para analisar as diferenças no *fitness* reprodutivo em cada um dos tratamentos, os dados foram transformados em porcentagem e testados quanto à normalidade através do teste de Shapiro-Wilk e, posteriormente, seguiu-se com a realização do teste de Kruskal-Wallis.

Odor floral

Amostras de fragrâncias florais de licuri foram coletadas no final da tarde e durante a noite utilizando-se extração por “headspace” dinâmico durante o período de antese floral (Raguso & Pellmyr 1998). Vinte inflorescências pistiladas, vinte estaminadas e suas respectivas brácteas foram isoladas em sacos plásticos de polietileno (Toppits Bratschlauch, Melitta GmbH, Alemanha) a partir dos quais o ar aromatizado foi sugado durante intervalos de 15 minutos por uma bomba de sucção (ASF Thomas, Inc., Alemanha) em fluxo constante de aproximadamente 250 ml.min⁻¹ através de traps adsorventes contendo mistura 1:1 de Tenax™ TA (80/100, Macherey-Nagel 706318) e Carboxen™ X (20/40, Supelco 1.-.0435). Vinte amostras controle foram coletadas simultaneamente para identificar possíveis contaminantes. Os traps foram eluídos com 250 µL de hexano (padrão p.a.) e armazenados sob refrigeração de -24 °C até a análise.

As amostras coletadas foram analisadas através de cromatografia gasosa – espectrometria de massa (GC-MS) em um sistema quadrupolo Agilent 5975C Series GC/MSD (Agilent Technologies, Palo Alto, EUA), equipado com uma coluna apolar DB-5 (Agilent J&W; 60 m x 0.25 mm d.i., 0.25 µm espessura da película). Para cada amostra, uma alíquota de 1,0 µl foi injetada em modo *Split*. A temperatura do GC foi ajustada em 40 °C por 2 min, então aumentada em 4 °C min⁻¹ at. 230 °C e mantida por 5 min. O fluxo de hélio foi mantido em pressão constante de 7,0 psi. A interface do MS foi definida em 230 °C e os espectros de massa registrados em 70eV (em modo EI) com uma velocidade de escaneamento de 0,5 scan^{-s} de m/z 40-350. Os compostos foram identificados a partir de comparação de seus espectros de massa e tempos de retenção àqueles de padrões autênticos disponíveis nas bibliotecas de referência MassFinder 4, NIST08 e Wiley Registry™ 9th Edition, integradas ao software Agilent MSD Productivity ChemStation Agilent Technologies, Palo Alto, EUA). As áreas dos picos nos cromatogramas foram integradas para obtenção do sinal iônico total e seus valores utilizados para determinar as proporções relativas de cada composto. Após identificação dos compostos, os dados de proporções relativas dos mesmos foram comparados nas inflorescências masculina e feminina e nas suas respectivas brácteas através do teste de Mann-

Whitney. Além disso, foi realizada uma PERMANOVA dois fatores para comparar a composição de odor entre as estruturas florais (bráctea e inflorescência) e entre os sexos (fase masculina e fase feminina).

Termogênese floral

A temperatura de inflorescências de licuri foi medida para determinar possíveis padrões de termogênese floral durante a antese. Medidas das inflorescências e do ar ambiente foram tomadas automaticamente com um termômetro digital equipado com datalogger (sensibilidade 0,1 °C, Hanna Instruments Inc., EUA) em intervalos regulares de 10 minutos durante 24h com cinco repetições para cada fase masculina e feminina. Em cada uma delas, uma sonda de temperatura foi cuidadosamente inserida entre estruturas pistiladas e estaminadas e outra sonda foi mantida a cerca de 50 cm de distância da inflorescência, sob a sombra (Maia & Schlindwein 2006; Maia et al. 2010). As diferenças entre as temperaturas medidas nas inflorescências e no ambiente foram representadas em um gráfico contínuo de dados reais e analisadas através do teste t.

Resultados

A inflorescência de *S. coronata* é formada dentro de uma espata (Fig. 3a), a qual amadurece por cerca de cinco a dez meses para então abrir contendo somente flores masculinas na porção apical e flores femininas e masculinas dispostas em tríades na porção basal (Fig. 3b). As flores estaminadas entram em antese primeiro e a fase masculina dura em torno de 7-10 dias, e após esse período entram em senescência e caem completamente da inflorescência. Em cerca de 15 dias, os botões florais femininos amadurecem (Fig. 3c) e ocorre a antese das flores pistiladas, durando de 10-15 dias. Os frutos (Fig. 3d) demoram cerca de dois meses para amadurecerem, atingindo cerca de 3-5cm, com coloração verde avermelhada nas pontas (Fig. 3e).

Odor – As análises dos voláteis extraídos das inflorescências e brácteas de *S. coronata* demonstraram a presença de 23 compostos químicos com quantidades médias relativas variando em cada uma das estruturas reprodutivas analisadas (Tabela 2). As brácteas, das inflorescências masculinas e das femininas, apresentaram apenas um composto denominado 4-*methyl guaiacol* (100% em ambas as fases). As inflorescências masculinas e femininas, apesar de conterem quantidades médias relativas de outros compostos, apresentaram uma maior quantidade de (E)- β -*ocimene* com 86,1% e 91,5%, respectivamente.

Houve diferença significativa entre as partes florais ($F = 376$; $GL = 2$; $p < 0,0001$), mas não entre as fases masculina e feminina ($F = 3,5$; $GL = 1$; $p = 0,66$) (Figuras 4 e 5). Em relação à quantidade absoluta dos compostos encontrados nas amostras de odor, as inflorescências masculinas e femininas produzem uma quantidade similar de voláteis ($Z = 0,049$; $p = 0,96$; Fig. 6a), enquanto as brácteas produzem quantidades de compostos diferentes nas fases masculina e feminina ($Z = 3,59$; $p = 0,0003$; Fig. 6b).

Termogênese – A média das temperaturas extraídas das inflorescências femininas variou de 19,3°C a 30°C igualmente como variou a temperatura medida paralelamente do ambiente, com a diferença entre as duas medições variando de -0,9°C a 2,8°C. No caso das inflorescências masculinas, a temperatura oscilou de 19°C a 28,3°C, sendo similar a temperatura do ambiente onde as mesmas se encontravam que foi de 19,1°C a 28,9°C, com a diferença entre as duas médias de temperaturas de -1,44°C a 0,74°C.

Os valores entre as temperaturas medidas nas flores e no ambiente não tiveram diferença significativa nas inflorescências femininas ($t = 0,04$; $GL = 574$; $p = 0,96$; Fig. 7a) e nas masculinas ($t = -0,98$; $GL = 574$; $p = 0,32$; Fig. 7b).

Fenologia – Os dados fenológicos foram analisados para os quatro sítios de estudo separadamente, dentre os quais dois demonstraram sazonalidade para o período reprodutivo e dois apresentaram eventos contínuos de reprodução ao longo do ano de estudo. Os sítios denominados Pedra do Cachorro e Pedra do Camelo demonstraram sazonalidade com os valores do teste de Rayleigh significativos ($Z = 34,26$; $p < 0,0001$ e $Z = 5,41$; $p = 0,002$, respectivamente). O vetor r ($r = 0,528$ e $r = 0,823$, respectivamente) aponta janeiro como mês de pico de floração para a Pedra do Cachorro (Fig. 8a) e outubro para a Pedra do Camelo (Fig. 8b). A variação de indivíduos com eventos reprodutivos ao longo do ano foi de zero a 25 na Pedra do Cachorro e de zero a 3 indivíduos na Pedra do Camelo.

Para o sítio Serrinha, os eventos reprodutivos foram contínuos durante os meses de estudo com o valor do teste de Rayleigh não-significativo ($Z = 1,20$; $p = 0,3$), o mesmo ocorrendo para o sítio do Breus ($Z = 0,15$; $p = 0,05$). O vetor r apesar de ter um pequeno comprimento ($r = 0,08$ e $r = 0,15$) apontou uma maior intensidade reprodutiva nos meses de fevereiro (Fig. 8c) e outubro (Fig. 8d) para os dois sítios supracitados, respectivamente. Na análise dos quatro sítios em conjunto, o teste apontou novembro como o mês de maior intensidade de eventos reprodutivos ($GM = 324,2^\circ$; $r = 0,283$). A variação de indivíduos com eventos reprodutivos ao longo do ano foi de 9 a 18 na Serrinha e de 5 a 18 indivíduos no Breus.

Visitantes florais – Foram contabilizados 48 morfotipos de insetos (Tabela 1). Dentre esses morfotipos, apenas 16 (33,3%) foram encontrados em ambas as inflorescências, enquanto 30 (62,5%) foram exclusivos das masculinas e apenas dois (4,2%) exclusivos das femininas.

Os besouros *Homalinotus coriaceus* (Fig. 9a), *Pachymerus nucleorum* (Fig. 9b) e *Heilipus sp.* (Fig. 9c) foram considerados pilhadores por se alimentarem das flores e sementes além de depositarem suas larvas que se alimentavam do pólen das flores (Fig. 9d). Por sua vez, *Andrathobius sp.* (Fig. 9e) e *Trigona sp.* (Fig. 9f) foram observados com pólen em seus corpos e entrando em contato com as estruturas reprodutivas tanto das flores masculinas quanto das femininas. Foram realizadas 225 horas de observação dos comportamentos dos visitantes e os que só ocorreram em uma fase, tais como alguns besouros, aranhas, formigas, foram observados copulando, nidificando, comendo o pólen ou utilizando a inflorescência como abrigo.

As ordens mais representativas dentre os visitantes florais foram Coleoptera (14 spp), Araneae (8 spp.) e Hymenoptera (8 spp.). A riqueza de espécies e abundância de visitantes florais foi significativamente maior nas inflorescências masculinas (44 spp.; 3940 ind.) do que nas femininas (16 spp.; 183 ind.). O valor do teste para a riqueza foi $Z(U) = 4,39$ ($p < 0,0001$) e para a abundância foi $Z(U) = 4,09$ ($p < 0,0001$) (Figuras 10 e 11).

Fitness reprodutivo – As porcentagens de frutificação foram relativamente baixas. A porcentagem de formação de frutos foi de 18,1% para a polinização pelo vento, 12,3% para a polinização natural, 8,7% para a polinização noturna e 7,8% para a polinização diurna, não demonstrando diferença significativa ($H = 1,73$; $GL = 3$; $p = 0,63$) (Figura 12).

Discussão

O tipo de composição dos voláteis encontrados na bráctea e na inflorescência de *S. coronata* indica que o odor é uma importante ferramenta na atração de besouros. Ervik *et al.* (1999) afirmaram que odor atrativo para besouros possuem muitos componentes, o que foi visto aqui para as inflorescências de *S. coronata*, ou possuem poucos dominantes, como ocorre nas brácteas de *S. coronata*. Knudsen e colaboradores (2006) apresentaram uma lista dos compostos químicos mais encontrados em famílias de plantas que produzem odores florais, e dentre eles encontraram ocimeno, mirceno, linalol e metil benzoato no odor da inflorescência de *S. coronata*. Já na bráctea o único composto aqui encontrado foi o 4-metil-guaiacol, o qual já foi encontrado em espécies de plantas das famílias Araceae, Asteraceae e Orchidaceae.

A composição de odores entre brácteas e inflorescências é muito distinta, entretanto, isso independe da fase analisada, uma vez que inflorescências e brácteas nas fases feminina e masculina apresentam a mesma composição. Esse fenômeno ainda não havia sido relatado para qualquer espécie de palmeira. Além disso, também uma grande diferença na quantidade de compostos produzidos nas brácteas durante as fases feminina e masculina. Uma possível explicação para isso é que durante as fases reprodutivas o visitante se familiarize com o odor durante a fase masculina, que oferece recursos alimentícios, e depois procurando o mesmo odor, encontre as inflorescências na fase feminina. Isso poderia ser uma estratégia em eximir a planta de ter um gasto energético com uma maior produção e emissão durante a última fase reprodutiva.

Apesar de ser bastante relatada para a família Arecaceae (Küchmeister *et al.* 1998; Ervik & Barfod 1999; Núñez *et al.* 2005) e destacada como importante para volatilização do odor, aceleração do crescimento de ovos e larvas de visitantes florais e para a criação de um microclima (Ervik & Barfod 1999), a termogênese floral não foi encontrada para *S. coronata*. Sendo assim, acredita-se que o próprio ambiente em que essa palmeira se encontra já crie condições ambientais, tal como fornecimento de calor, favoráveis para a ocorrência de todos os processos citados anteriormente.

Eventos reprodutivos foram observados o ano inteiro na população de *S. coronata* presente no PARNA Catimbau, ocorrendo variação na quantidade de indivíduos que estavam neste período, como o que foi encontrado por Genini *et al.* (2009) que demonstraram que a floração e frutificação eram contínuas nas espécies de palmeiras *Attalea humilis* e *Syagrus*

pseudococos, embora a primeira apresentasse baixa quantidade de indivíduos em floração e a segunda uma alta quantidade. A floração do tipo contínua observada nos sítios Serrinha e Breus vai de encontro ao padrão observado em algumas palmeiras do gênero *Syagrus* (Genini *et al.* 2009; Freire *et al.* 2013) e de outros gêneros e espécies de *Arecaceae* (Henderson *et al.* 2000; Nunes 2010; Fava, Covre & Sigrist 2011; Freire *et al.* 2013; Myers 2013). Já as áreas da Pedra do Camelo e da Pedra do Cachorro apresentaram eventos reprodutivos apenas em determinada época do ano, coincidindo com o período seco da Caatinga, demonstrando um padrão sazonal de floração e frutificação, corroborado por outros estudos com palmeiras (Küchmeister, Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger 1997; Fisch *et al.* 2000; Piedade *et al.* 2006; Genini *et al.* 2009; Fava *et al.* 2011). Esse padrão, entretanto, foge do que é encontrado para o gênero *Syagrus*.

Muito embora haja sazonalidade, o sítio da Pedra do Camelo passou nove meses sem que houvesse qualquer evento reprodutivo com os indivíduos encontrados lá e quando houve, justamente no ponto que os resultados demonstram sazonalidade, foram encontrados no máximo três indivíduos possuindo estruturas reprodutivas. Diferente do que aconteceu com a Pedra do Cachorro, onde realmente há uma diminuição gradativa da quantidade de indivíduos com eventos reprodutivos ao longo do ano, havendo uma sazonalidade evidente. Já nos sítios da Serrinha e do Breus, não houve um mês que não houvesse indivíduos com estruturas reprodutivas, sendo clara a continuidade da floração e frutificação nesses locais.

Em relação à *S. coronata*, estudos realizados registraram seu florescimento o ano todo, mas diferem no período de frutificação. Enquanto Bondar (1938) afirma que esse período ocorre de março a julho, Lorenzi (1992) diz que ocorre de outubro a dezembro. Pittman (2000) justifica essas diferenças na fenologia da espécie quando diz que o pico de floração e frutificação – e consequente fenologia reprodutiva – difere e é definido especificamente para cada área de estudo. De fato, pode-se observar claramente essa variação, pois mesmo em uma mesma população, diferentes sítios apresentaram diferentes tipos de floração, sendo influenciado pelo local onde eles ocorrem, grau de perturbação sofrida pela área e pela idade reprodutiva dos indivíduos.

Foi possível observar diferentes tipos de visitantes: os que apenas se alimentavam das flores ou obtinham os recursos sem realizar a polinização, os que predavam, mas também polinizavam, os reais polinizadores e os visitantes que só foram encontrados em flores masculinas ou só nas femininas, o que corrobora o encontrado por Silberbauer-Gottsberger e

colaboradores (2013). Na classe dos que destroem partes reprodutivas, mas polinizam pode-se encontrar alguns coleópteros que ovipositam nas flores e suas respectivas larvas se alimentam das anteras e até mesmo da semente, assim como foi visto em outras palmeiras por outros autores (Alves-Costa & Knogge 2005; Silberbauer-Gottsberger *et al.* 2013). O besouro *Homalinotus coriaceus* entretanto foi apenas observado parasitando as partes reprodutivas. Esse besouro é conhecido popularmente como broca do pedúnculo floral e, segundo Ferreira & Lins (2006), é responsável pela diminuição da produção de frutos e por interromper o fluxo da seiva para as flores, uma vez que cavam o pedúnculo floral, fazendo com que haja a morte e queda das flores. Já *Pachymerus nucleorum*, conhecido como bicho-do-coco, deposita suas larvas nos frutos sendo responsáveis pela predação das sementes em algumas palmeiras, incluindo *S. coronata* (Grenha, Macedo & Monteiro 2008).

Uma vez que apenas os visitantes dos dois tipos de flores masculinas e femininas poderiam potencialmente atuar como polinizadores, destacam-se como principais polinizadores de *S. coronata* os indivíduos de besouros *Andranthobius sp.* e a abelha *Trigona sp.* uma vez que ambos, ocorriam em abundância nas inflorescências e foram observados carregando e transportando pólen no corpo. Rocha (2009) relatou que para populações de *S. Coronata na Bahia*, as principais ordens de visitantes florais encontradas foram Hymenoptera e Coleoptera, com espécies como *Mycrotrates ypsilon* e *Trigona sp.*, em comum com o que foi encontrado aqui.

Em relação a outras espécies de palmeiras, estudos demonstraram que besouros, pequenas abelhas e moscas foram os principais visitantes e polinizadores (Henderson 1986; Silberbauer-Gottsberger 1990; Listabarth 2001; Núñez *et al.* 2005; Barfod, Hagen & Borchsenius 2011). Em *Bactris gasipaes* e *Euterpe oleracea* (Vidal & Oliveira 2000), registrou-se a presença de moscas, formigas e vespas.

A maior riqueza e abundância de visitantes florais em inflorescências masculinas pode ser explicada pela maior oferta de recursos nessas flores, tais como o pólen, abrigo, odor e uma maior quantidade de flores ofertando alimento e abrigo. Otero-Arnaiz & Oyama (2001) e Aguirre & Dirzo (2008), destacam que mesmo com essa diferença, a polinização ainda é eficiente uma vez que cada inseto é capaz de carregar grande quantidade de pólen para as flores femininas. O mesmo deve ocorrer em *S. coronata*, que produz grande quantidade de pólen transportado por seus visitantes, para as inflorescências de fase feminina.

Os tratamentos de exclusão de polinizadores demonstraram que tanto vento, quanto

polinizadores noturnos e diurnos apresentam papéis importantes na transferência de pólen de *S. coronata*, o que indica a presença de ambofilia nessa palmeira, tipo de polinização já documentada para outras palmeiras (Listabarth 1992; Ríos *et al.* 2014). Já em *Chamaedorea radicalis* e em *C. alternans*, foram realizados experimentos de exclusão para testar atuação do vento e de insetos na polinização dessas palmeiras, os mesmos indicaram que a polinização também ocorre com a exclusão dos insetos, demonstrando uma importante atuação do vento na reprodução dessas palmeiras (Otero-Arnaiz & Oyama 2001; Berry & Gorchoy 2004). Além disso, o sucesso reprodutivo foi relativamente baixo, tendo em vista a grande quantidade de flores produzidas pela baixa quantidade de frutos, o que refuta o relatado por Miller (2002) em *Oenocarpus bataua*. Nessa espécie o sucesso reprodutivo foi de 8,2% e pode ser explicado pela capacidade de suporte da planta para o desenvolvimento de frutos, como visto em *Attalea collenda* (Feil 1996).

A quantidade de frutos produzidos com a exclusão dos visitantes florais foi maior do que a própria polinização natural, o que é um resultado intrigante, uma vez que é de se esperar que o vento e os visitantes atuando ao mesmo tempo façam com que haja um incremento na produção de frutos não uma diminuição. Entretanto, é preciso levar em conta de que no momento em as flores estão expostas aos visitantes florais, estes podem tanto ajudar na polinização quanto pilhar essas flores. Sendo assim, essa diferença inesperada entre os tratamentos pode ser explicada pelo fato de que isoladas de polinizadores, as flores estão conseqüentemente isoladas de seus possíveis predadores e pilhadores.

A quantidade de flores produzidas em *S. coronata* é muito alta o que pode vir a garantir a polinização. A planta não suportaria a mesma quantidade de frutos e se formos avaliar o conjunto, os frutos são relativamente grandes e uma panícula inteira apresenta uma boa quantidade de frutos necessários os quais podem garantir a propagação da espécie. Então, talvez o gasto energético para as flores produzirem a mesma quantidade de frutos não seja tão compensatório para a planta, uma vez que gastando menos ela consegue se manter na população. Sutherland & Delph (1984) supõem que esse baixo *fitness* seja explicado pela quantidade de flores produzidas ser controlada por uma função masculina, fazendo com que plantas hermafroditas apresentassem baixa produção de frutos em comparação com plantas dioicas.

As diferentes expressões da fenologia reprodutiva encontrados para *Syagrus coronata* já foram documentados para diversas espécies de palmeiras, bem como a alta riqueza e

abundância de visitantes, principalmente da ordem Coleoptera. Ambofilia e baixa taxa de sucesso reprodutivo também são relatadas para espécies da família Arecaceae. Já a diferenciação na composição de odores em brácteas e inflorescências até então não havia sido relatada, o que torna essa informação inédita. Por outro lado, a termogênese floral, que há tempos é relatada para diversas palmeiras, não foi uma estratégia utilizada por *S. coronata*. Em resumo, observa-se que *Syagrus coronata* apresenta uma série de características, quanto à sua biologia floral e reprodutiva em comum com outras espécies da mesma família e gênero, porém demonstrando algumas peculiaridades como as supracitadas. Todas essas estratégias servem para atrair animais que mantêm os serviços de polinização e dispersão e conseqüentemente o fluxo gênico e a população de *S. coronata* na Caatinga.

Agradecimentos

Agradecemos ao Projeto Ecológico de Longa Duração (PELD/CNPq) do Parque Nacional do Catimbau pelo fornecimento da estrutura e recursos para a realização deste trabalho; ao CNPq pelo fornecimento da bolsa à primeira autora e aos colegas de trabalho pela ajuda no campo.

Referências Bibliográficas

- Aguirre, A. & Dirzo, R. (2008) Effects of fragmentation on pollinator abundance and fruit set of an abundant understory palm in a Mexican tropical forest. *Biological Conservation*, **141**, 375–384.
- Alves-Costa, C.P. & Knogge, C. (2005) Larval competition in weevils *Revena rubiginosa* (Coleoptera: Curculionidae) preying on seeds of the palm *Syagrus romanzoffiana* (Arecaceae). *Die Naturwissenschaften*, **92**, 265–8.
- Barfod, A.S., Hagen, M. & Borchsenius, F. (2011) Twenty-five years of progress in understanding pollination mechanisms in palms (Arecaceae). *Annals of Botany*, **108**, 1503–1516.
- Begnini, R.M. (2008) O Jerivá-*Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (Arecaceae)- Fenologia E Interações Com a Fauna No Parque Municipal Da Lagoa Do Peri, Florianópolis, SC. *Dissertação de Mestrado*.
- Berry, E.J. & Gorchov, D.L. (2004) Reproductive biology of the dioecious understorey palm *Chamaedorea radicalis* in a Mexican cloud forest: pollination vector, flowering phenology and female fecundity. *Journal of Tropical Ecology*, **20**, 369–376.
- Bondar, G.O. (1938) Licuzeiro e suas potencialidades na economia brasileira. *Instituto Central de Fomento Econômico da Bahia*, **2**.
- Crepaldi, I.C., Almeida-Muradian, L.B. De, Rios, M.D.G., Pentead, M.D.V.C. & Salatino, A. (2001) Composição nutricional do fruto de licuri (*Syagrus coronata* (Martius) Beccari). *Revista Brasileira de Botânica*, **24**, 155–159.
- Drumond, M.A. (2007) Licuri *Syagrus coronata* (Mart) Becc. *New Hibernia Review*, **11**, 130–133.
- Ervik, F. & Barfod, A.S. (1999) Thermogenesis in palm inflorescences and its ecological significance. *Acta Botanica Venezuelica*, **22**, 195–212.
- Ervik, F., Tollsten, L. & Knudsen, J.T. (1999) Floral scent chemistry and pollination ecology in phytelephantoid palms (Arecaceae). *Plant Systematics and Evolution*, **217**, 279–297.
- Fava, W.S., Covre, W.D.S. & Sigrist, M.R. (2011) *Attalea phalerata* and *Bactris glaucescens*

- (Arecaceae, Arecoideae): Phenology and pollination ecology in the Pantanal, Brazil. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, **206**, 575–584.
- Feil, J.P. (1996) Fruit production of *Attalea colenda* (Arecaceae) in coastal Ecuador - An alternative oil resource? *Economic Botany*, **50**, 300–309.
- Ferreira, J.M.S. & Lins, P.M.P. (2006) Pragas do coqueiro. *Produção Integrada de Coco: Identificação de Pragas, Doenças e Desordens Nutricionais e Fisiológicas*, pp. 13–68.
- Fisch, S.T. V., Nogueira Jr., L.R. & Mantovani, W. (2000) Fenologia reprodutiva de *Euterpe edulis* Mart. na Mata Atlântica (Reserva Ecológica do Trabiju, Pindamonhangaba – SP). *Revista de biociências*, **6**, 31–37.
- Freire, C.C., Closel, M.B., Hasui, E. & Ramos, F.N. (2013) Reproductive phenology, seed dispersal and seed predation in *Syagrus romanzoffiana* in a highly fragmented landscape. *Annales Botanici Fennici*, **50**, 220–228.
- Galetti, M., Ziparro, V.B. & Morellato, P.C. (1999) Fruiting phenology and frugivory on the palm *Euterpe edulis* in a lowland atlantic forest of Brazil. *Ecotropica*, **5**, 115–122.
- Genini, J., Galetti, M. & Morellato, L.P.C. (2009) Fruiting phenology of palms and trees in an Atlantic rainforest land-bridge island. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, **204**, 131–145.
- Grenha, V., Macedo, M.V. De & Monteiro, R.F. (2008) Predação de sementes de *Allagoptera arenaria* (Gomes) O’Kuntze (Arecaceae) por *Pachymerus nucleorum* Fabricius (Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae). *Revista Brasileira de Entomologia*, **52**, 50–56.
- Henderson, A. (1986) A review of pollination studies in the Palmae. *The Botanical Review*, **52**, 221–259.
- Henderson, A., Fischer, B., Scariot, A., Pacheco, M.A.W. & Pardini, R. (2000) Flowering phenology of a palm community in a Amazon forest. *Brittonia*, **52**, 149–159.
- IBAMA. (2005) Unidades de Conservação. Disponível em: <www.ambientebrasil.com.br> (acesso em 10 de jun. 2014).
- Inkrot, D., Sattler, D., Geyer, C. & Morawetz, W. (2007) Flowering and fruiting phenology of *Normanbya normanbyi* (W. Hill) L. H. Bailey (Arecaceae), a palm endemic to the lowland tropical rainforest of north-eastern Australia. *Austral Ecology*, **32**, 21–28.

- Knudsen, J.T. (1999) Floral scent differentiation among coflowering, sympatric species of *Geonoma* (Arecaceae). *Plant Species Biology*, **14**, 137–142.
- Knudsen, J.T., Eriksson, R. & Gershenzon, J. (2006) Diversity and distribution of floral Scent, **72**, 1–120.
- Knudsen, J.T., Tollsten, L. & Ervik, F. (2001) Flower scent and pollination in selected neotropical palms. *Plant Biology*, **3**, 642–653.
- Köppen, W. (1948) Climatologia. *Ed. Fundo de Cultura Econômica*, México - Buenos Aires, 478 pp.
- Kuchmeister, H. & Silberbauer-Gottsberger, I. (1997) Flowering, pollination, nectar standing crop, and nectaries of *Euterpe precatoria* (Arecaceae), an Amazonian rain forest palm. *Plant Systematics and Evolution*, **206**, 71–97.
- Küchmeister, H., Silberbauer-Gottsberger, I. & Gottsberger, G. (1997) Flowering, pollination, nectar stading crop, and nectaries of *Euterpe precatoria* (Arecaceae), an Amazonian rain forest palm. *Plant Systematics and Evolution*, **206**, 71–97.
- Küchmeister, H., Webber, A.C., Silberbauer-Gottsberger, I. & Gottsberger, G. (1998) A polinização e sua relação com a termogênese em espécies de Arecaceae e Annonaceae da Amazônia Central. *Acta Amazonica*, **28**, 217–245.
- Leal, I.R., Silva, J.M.C. da, Tabarelli, M. & Lacher Jr., T.E. (2005) Mudando o curso da conservação da biodiversidade na Caatinga do Nordeste do Brasil. *Megadiversidade*, **1**, 8.
- Listabarth, C. (1992) Insect-induced wind pollination of the palm *Chamaedorea pinnatffrons* and pollination in the related *Wendlandiella* sp. *Biodiversity and Conservation*, **1**, 39–50.
- Listabarth, C. (1993) Pollination in *Geonoma macrostachys* and three congeners, *G. acaulis*, *G. gracilis*, and *G. interrupta*. *Bot. Acta*, **106**, 496–506.
- Listabarth, C. (2001) Palm pollination by bees, beetles and flies: Why pollinator taxonomy does not matter. The case of *Hyospathe elegans* (Arecaceae, Arecoideae, Areceae, Euterpeinae). *Plant Species Biology*, **16**, 165–181.
- Lorenzi, H. (1992) Árvores Brasileiras: Manual de Identificação E Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas Do Brasil. *Editores Plantarum*, Nova Odessa, São Paulo, 287p.

- Lorenzi, H., Souza, H.M., Cerqueira, L.S.C., Costa, J.T.M. & Ferreira, E. (2004) Palmeiras brasileiras e exóticas cultivadas. *Editora Plantarum*, Nova Odessa, São Paulo, 416p.
- Maia, A. C. D. & Schlindwein, C. (2006) *Caladium bicolor* (Araceae) and *Cyclocephala celata* (Coleoptera, Dynastinae): a well established pollination system in the northern Atlantic Rainforest of Pernambuco, Brazil. *Plant Biology*, **8**, 529-534.
- Maia, A.C.D.; Schlindwein, C.; Navarro, D.M.A.F.; Gibernau, M. (2010) Pollination of *Philodendron acutatum* (Araceae) in the Atlantic Forest of Northeastern Brazil: a single scarab beetle species guarantees high fruit set. *International Journal of Plant Sciences*, **171**, 740-748.
- Mantovani, M., Ruschel, A.R., Reis, M.S. Dos, Puchalski, Â. & Nodari, R.O. (2003) Fenologia reprodutiva de espécies arbóreas em uma formação secundária da floresta Atlântica. *Revista Árvore*, **27**, 451–458.
- Miller, C. (2002) Fruit production of the unguahua palm (*Oenocarpus bataua* subsp. *bataua*, Arecaceae) in an Indigenous Managed Reserve. *Economic Botany*, **56**, 165–176.
- Morellato, L.P.C., Alberti, L.F. & Hudson, I.L. (2010) Applications of circular statistics in plant phenology: a case studies approach. *Springer*, 357–371.
- Morellato, L.P.C., Talora, D.C., Takahasi, A., Bencke, C.C., Romera, E.C. & Ziparro, V.B. (2000) Phenology of Atlantic Rain Forest Trees: A Comparative Study. *Biotropica*, **32**, 811–823.
- Myers, R.L. (2013) Phenology and growth of *Raphia taedigera* (Arecaceae) in northeastern Costa Rica wetlands. *Revista de Biologia Tropical*, **61**, 35–45.
- Noblick, L.R. (1986) Palmeiras das caatingas da Bahia e as potencialidades econômicas. *Simpósio sobre a Caatinga e sua Exploração Racional*, pp. 99–115.
- Nunes, H.F. (2010) Estudo fenológico e morfológico da palmeira guariroba (*Syagrus Oleracea* (Mart.) Becc.). *Dissertação de Mestrado*. UFG.
- Núñez, L. a., Bernal, R. & Knudsen, J.T. (2005) Diurnal palm pollination by mystropine beetles: Is it weather-related? *Plant Systematics and Evolution*, **254**, 149–171.
- Olmos, F. (2010) Birds of Serra da Capivara National Park, in the “caatinga” of north-eastern Brazil. *Bird Conservation International*, **3**, 21–36.

- Otero-Arnaiz, A. & Oyama, K. (2001) Reproductive phenology, seed-set and pollination in *Chamaedorea alternans*, an understory dioecious palm in a rain forest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, **17**, 745–754.
- Piedade, M.T.F., Parolin, P. & Junk, W.J. (2006) Phenology, fruit production and seed dispersal of *Astrocaryum jauari* (Arecaceae) in Amazonian black water floodplains. *Revista de Biologia Tropical*, **54**, 1171–1178.
- Pittman, T. (2000) Conserving the Lear's Macaw. Disponível em: <<http://www.theparrotsocietyuk.org/conservation/conservation-articles/lears-macaw>> (acesso em 29 jun. 2014)
- Ramalho, C.I. (2008) Estrutura da vegetação e distribuição espacial do licuri (*Syagrus coronata* (Mart.) Becc.) em dois municípios do centro norte da Bahia, Brasil. *Dissertação de Mestrado*. UFPB.
- Ríos, L.D., Fuchs, E.J., Hodel, D.R. & Cascante-Marín, A. (2014) Neither insects nor wind: ambophily in dioecious *Chamaedorea* palms (Arecaceae). *Plant Biology*, **16**, 702–710.
- Rocha, K.M.R. (2005) O Raso da Catarina. *Revista Phoenix Magazine*, 30–32.
- Rocha, K.M.R. (2009) Biologia reprodutiva da palmeira licuri (*Syagrus coronata* (Mart.) Becc.) (Arecaceae) na ecorregião do raso da Catarina, Bahia.
- Santos, H.M.V. & Santos, V.J. (2002) Estudo etnobotânico do licuri (*Syagrus coronata* (Martius) Beccari) em Senhor do Bonfim, Bahia
- Silberbauer-Gottsberger, I. (1990) Pollination and evolution in palms. *Phyton*, **30**, 213–233.
- Silberbauer-Gottsberger, I., Vanin, S. a. & Gottsberger, G. (2013) Interactions of the cerrado palms *Butia paraguayensis* and *Syagrus petraea* with parasitic and pollinating insects. *Sociobiology*, **60**, 306–316.
- Silberbauer-Gottsberger, I. (1990) Pollination and evolution in palms. *Phyton*, **30**, 213–233.
- Silva Neto, G.F. da, Sousa, A.E.B.A. de & Santos Neto, J.R. dos. (2012) Novas informações sobre a dieta da arara-azul-de-lear, *Anodorhynchus leari* Bonaparte, 1856 (Aves, Psittacidae). *Ornithologia*, **5**, 1–5.
- Van Tol, I.A. V. & Meijdam, N.A.J. (1991) Field research in pollination and seed dispersal of Annonaceae. *Institute of Systematic Botany*, Utrecht University.

Vidal, M.D. & Oliveira, E.P. de. (2000) Insetos visitantes das inflorescências de palmeiras na área urbana de Manaus-AM. *IX Jornada de Iniciação Científica do PIBIC/INPA*, pp. 93–96.

Yamashita, C. (1997) Anodorhynchus macaws as followers of extinct megafauna: an hypothesis. *Ararajuba*, **5**, 176–182.

Zar, J.H. (1984) Biostatistical Analysis. *Prentice-Hall Inc*, Englewood Cliffs, New Jersey.

Tabelas

Tabela 1: Visitantes florais coletados nas inflorescências masculinas, femininas de *Syagrus coronata*, de dia e de noite durante o ano de 2015 no Parque Nacional do Vale do Catimbau, Buíque, Pernambuco, Brasil.

Identificação	Fase reprodutiva		Horário de coleta	
	Feminina	Masculina	Dia	Noite
<i>Andranthobius sp.</i>	X	X	X	X
<i>Cephalotes sp.</i>		X	X	
<i>Heilipus sp.</i>	X	X	X	X
<i>Homalinotus coriaceus</i>	X	X		X
<i>Microstrates ypsilon</i>		X	X	X
<i>Pachymerus nucleorum</i>	X	X		X
<i>Trigona sp.</i>	X	X	X	
Curculioninae sp. 1	X	X	X	X
Curculioninae sp. 2	X	X	X	X
Curculioninae sp. 3	X	X	X	X
Baridinae	X	X	X	X
Cucujidae	X	X	X	X
Bruchidae		X		X
Curculionidae		X	X	X
Formicidae 1	X	X	X	X
Formicidae 2		X	X	X
Formicidae 3	X	X		X
Formicidae 4		X	X	
Formicidae 5	X		X	
Formicidae 6	X	X	X	
Hemiptera		X	X	
Arachnida 1		X	X	X
Arachnida 2		X	X	
Arachnida 3		X	X	
Arachnida 4		X	X	
Arachnida 5		X	X	
Arachnida 6		X	X	
Arachnida 7		X	X	

Tabela 2: Quantidade relativa média dos compostos presentes nos odores extraídos das brácteas e inflorescências masculinas e femininas de *Syagrus coronata* durante o ano de 2015 no Parque Nacional do Vale do Catimbau, Buíque, Pernambuco, Brasil.

COMPOSTO	Bráctea (média relativa)		Inflorescência (média relativa)	
	Masculina	Feminina	Masculina	Feminina
6-metil-5-hepten-2-ona	0,00	0,00	0,08	0,10
mirreno	0,00	0,00	0,45	0,47
(Z)-β-ocimeno	0,00	0,00	3,31	3,78
(E)-β-ocimeno	0,00	0,00	86,11	91,56
(Z)-óxido de linalol	0,00	0,00	0,09	0,01
benzoato de metila	0,00	0,00	0,08	0,00
rosafurano	0,00	0,00	0,00	0,02
linalol	0,00	0,00	0,43	0,09
Não-identificado 1 - (mz 67, 68, 110)	0,00	0,00	0,08	0,01
(E)-4,8-dimethylona-1,3,7-trieno	0,00	0,00	0,29	0,13
Allo-ocimeno	0,00	0,00	0,54	0,46
(E)-epóxi ocimeno	0,00	0,00	0,01	0,05
4-metilguaiacol	100,00	100,00	0,00	0,00
salicilato de metila	0,00	0,00	0,08	0,03
Sesquiterpeno não-identificado 1	0,00	0,00	0,03	0,00
Sesquiterpeno não-identificado 2	0,00	0,00	0,00	0,02
α-copaeno	0,00	0,00	1,78	0,23
Sesquiterpeno não-identificado 3	0,00	0,00	0,10	0,01
(E)-cariofileno	0,00	0,00	0,01	0,00
Allo-aromadendreno	0,00	0,00	0,01	0,00
(Z,E)-α-farneseno	0,00	0,00	0,14	0,07
(E,E)-α-farneseno	0,00	0,00	6,32	2,93
Sesquiterpeno não-identificado 4	0,00	0,00	0,04	0,01
Total	100,00	100,00	100,00	100,00

Figuras



Figura 1: Vista de satélite das áreas demarcadas para a coleta dos dados: Breus (a) e Serrinha (b) encontradas no Parque Nacional do Vale do Catimbau, Buíque, Pernambuco, Brasil.



Figura 2: Vista de satélite das áreas demarcadas para a coleta dos dados: Pedra do Camelo (a) e Pedra do Cachorro (b) encontradas no Parque Nacional do Vale do Catimbau, Buíque, Pernambuco, Brasil.



Figura 3: Estruturas reprodutivas de *Syagrus coronata*: Espata (a), Inflorescência na Fase Masculina (b), Botões Femininos (c), Inflorescência na Fase Feminina (d) e Frutos Verdes (e) encontradas no Parque Nacional do Vale do Catimbau, Buíque, Pernambuco, Brasil.

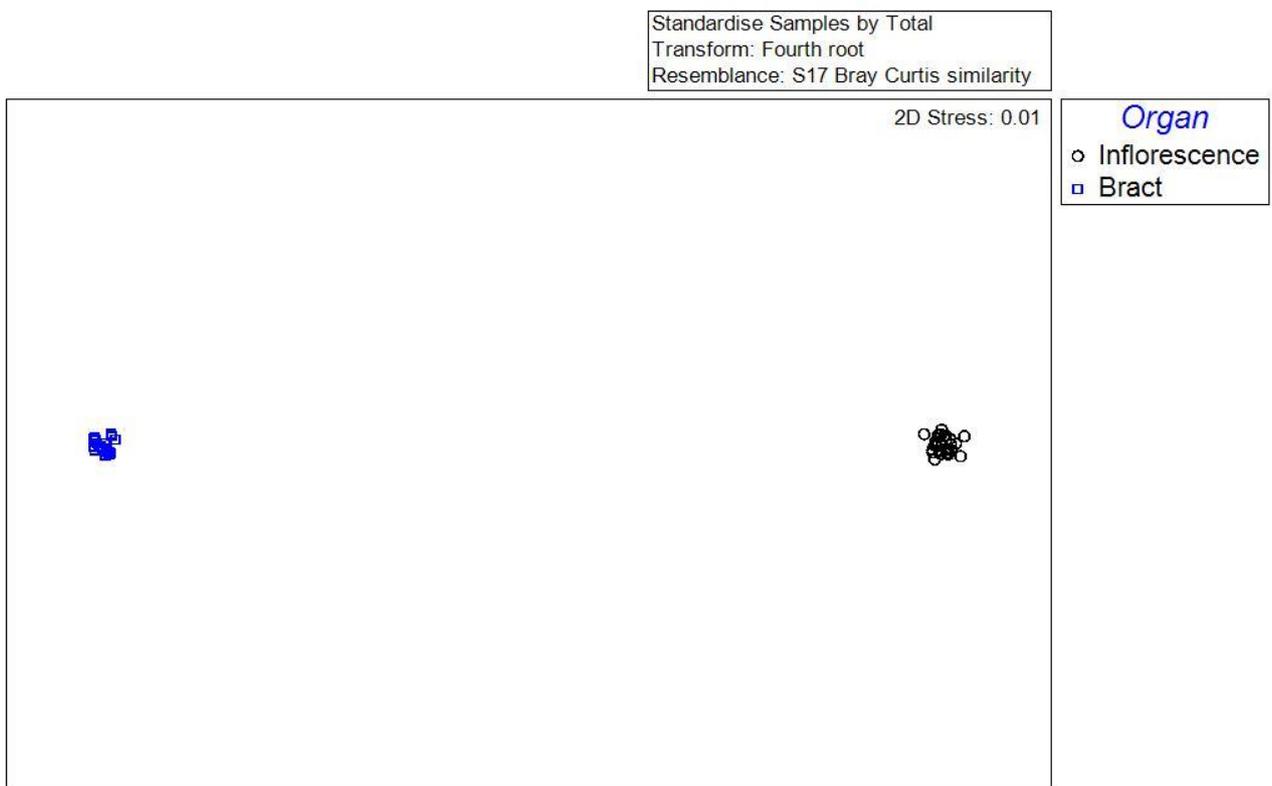


Figura 4: NMDS da composição de odores de inflorescências e brácteas de *Syagrus coronata* durante o ano de 2015 no Parque Nacional do Vale do Catimbau, Buíque, Pernambuco, Brasil.

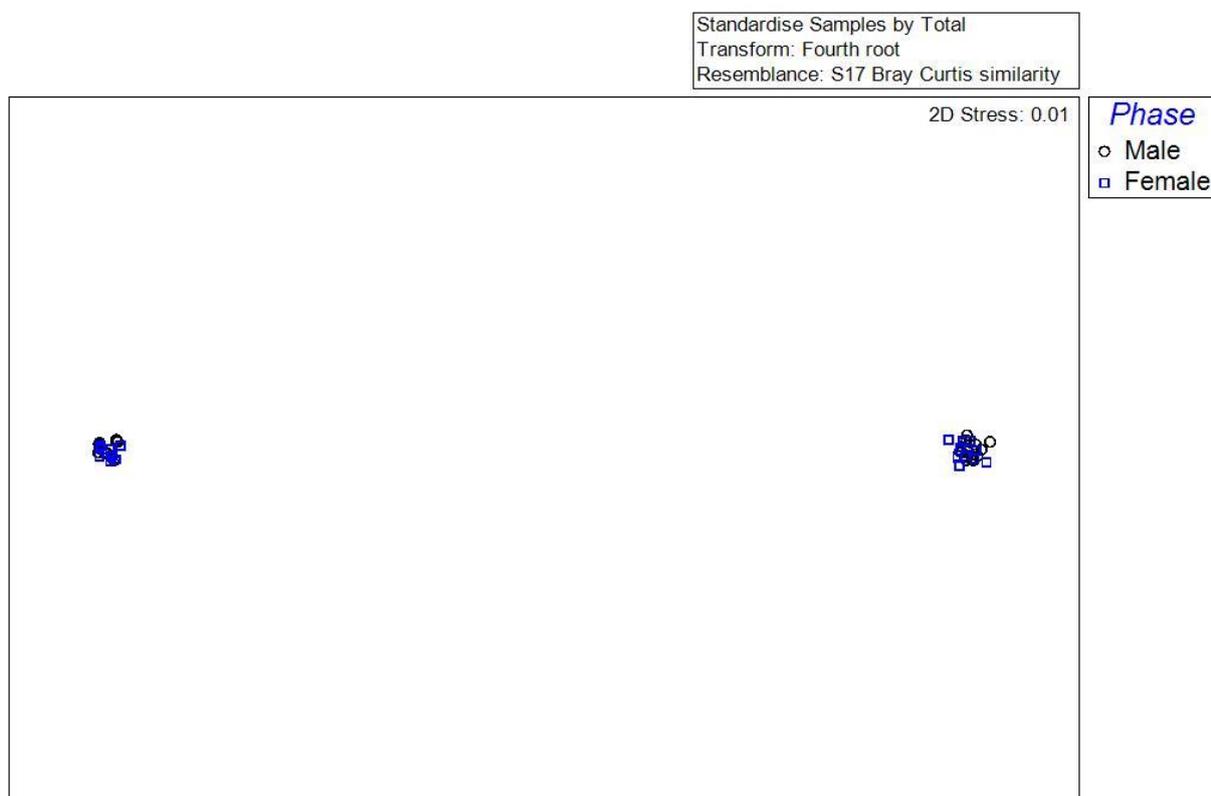


Figura 5: NMDS da composição de odores de inflorescências e brácteas nas fases masculina e feminina de *Syagrus coronata* durante o ano de 2015 no Parque Nacional do Vale do Catimbau, Buíque, Pernambuco, Brasil.

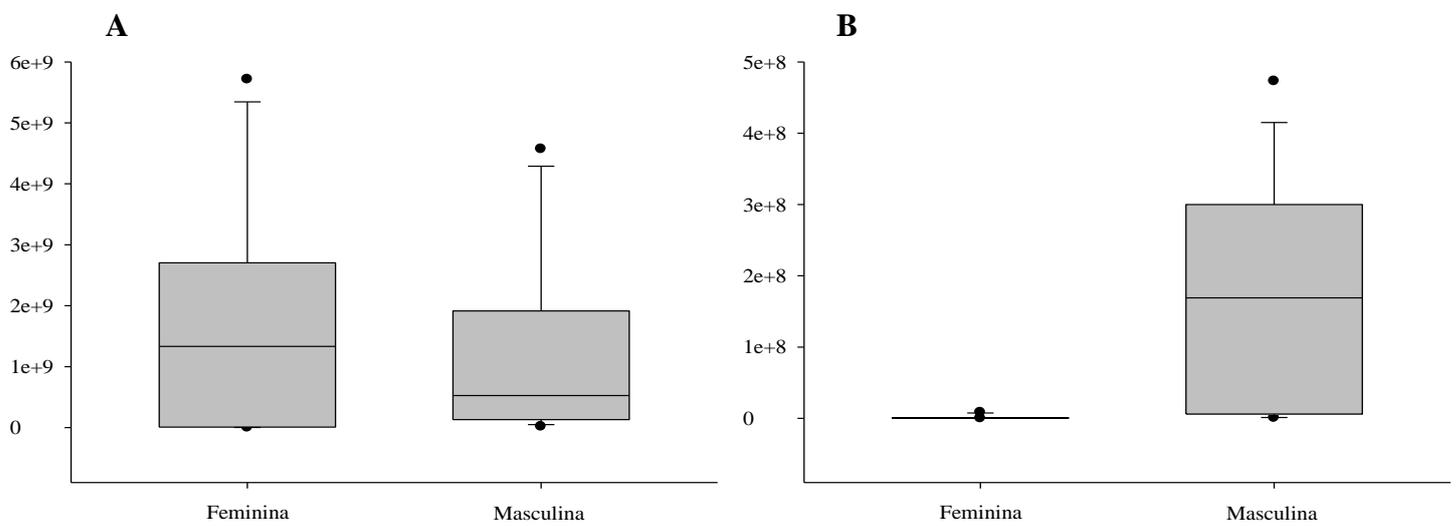


Figura 6: Quantidade de compostos de odores absolutos extraídos das inflorescências (A) e das brácteas (B) nas fases femininas e masculinas de *Syagrus coronata* durante o ano de 2015 no Parque Nacional do Vale do Catimbau, Buíque, Pernambuco, Brasil.

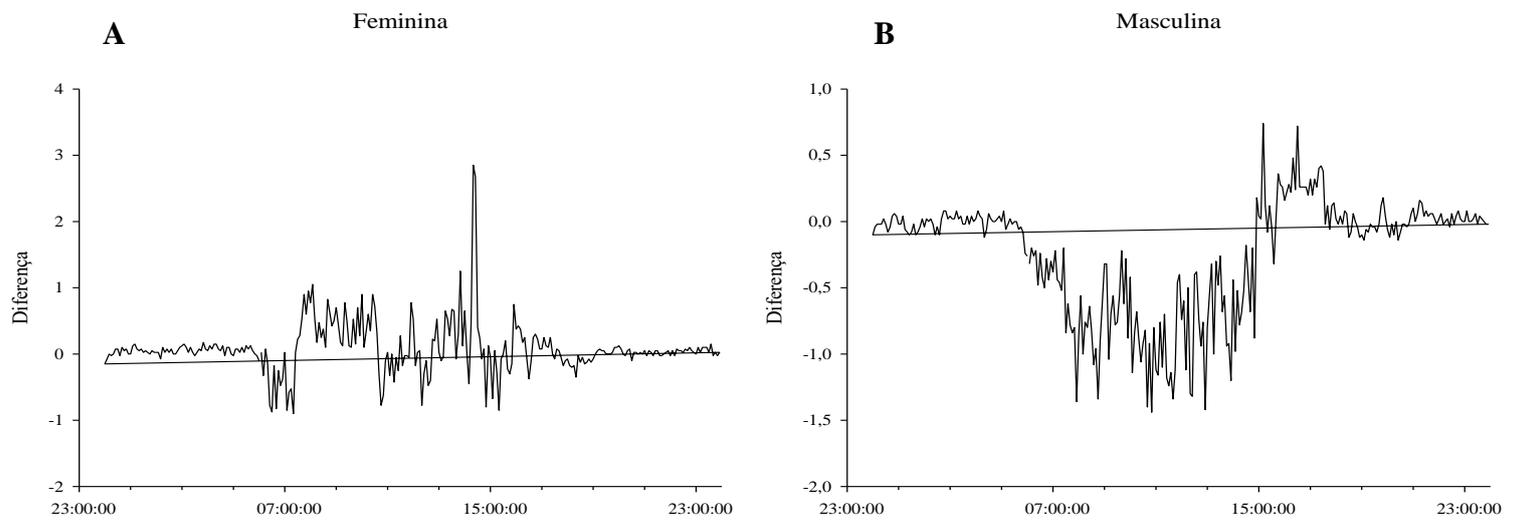


Figura 7: Dinâmica das temperaturas extraídas das inflorescências femininas (A) e masculinas (B) de *Syagrus coronata* e de seus respectivos ambientes ao longo do dia e noite, durante o ano de 2015 no Parque Nacional do Vale do Catimbau, Buíque, Pernambuco, Brasil.

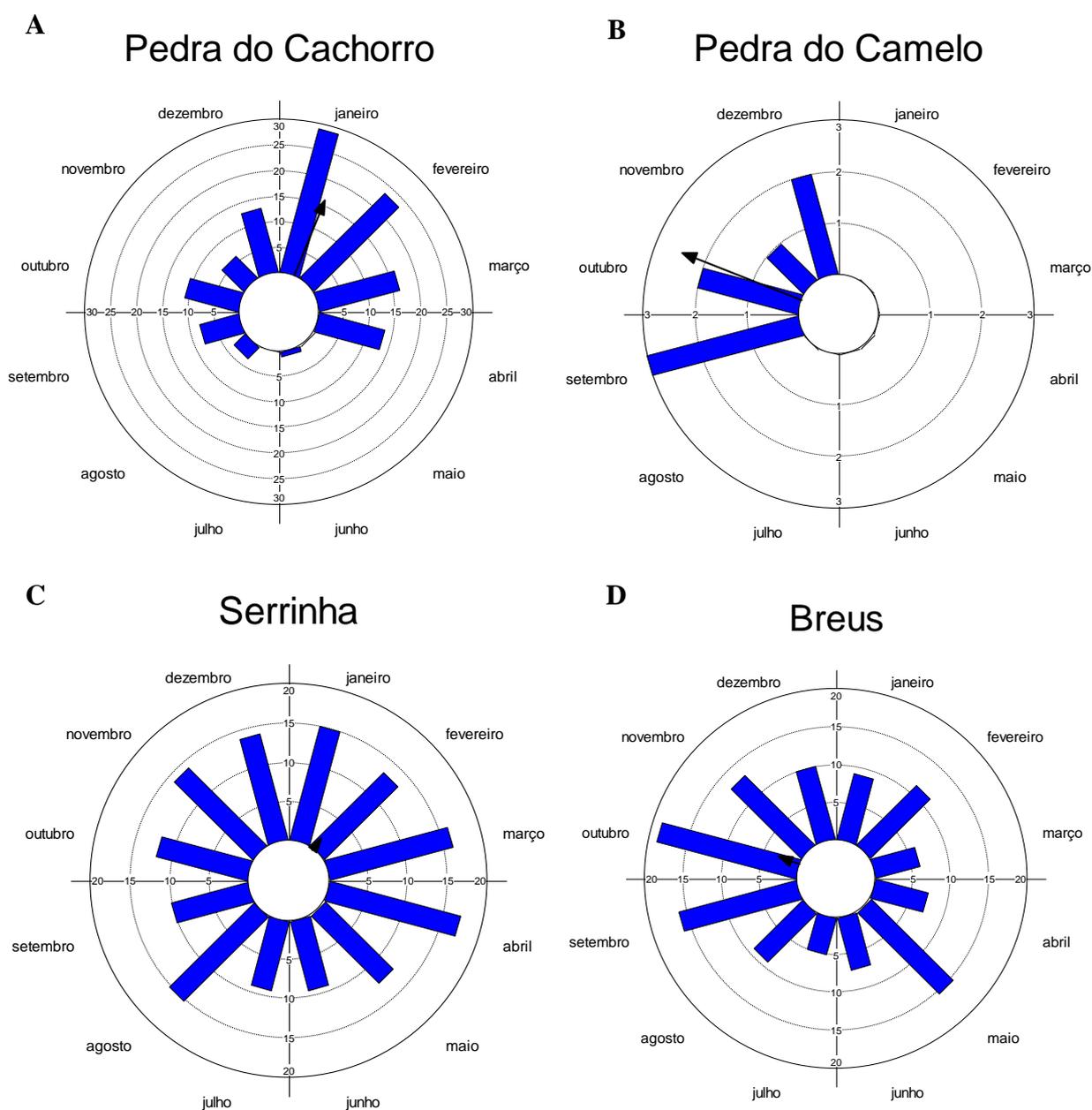


Figura 8: Fenologia reprodutiva de *Syagrus coronata* realizada durante um ano entre os meses de julho/2014 e dezembro/2015 através de coleta de presença e ausência de estruturas reprodutivas nos sítios Pedra do Cachorro (a), Pedra do Camelo (b), Serrinha (c) e Breus (d) localizados no Parque Nacional do Vale do Catimbau, Buíque, Pernambuco, Brasil.



Figura 9: Visitantes florais de *Syagrus coronata*: *Homalinotus coriaceus* (a), *Pachymerus nucleorum* (b), *Heilipus* sp. (c), Larva dentro da flor masculina (d), *Andranthobius* sp. (e) e *Trigona* sp. (f) encontrados no Parque Nacional do Vale do Catimbau, Buíque, Pernambuco, Brasil.

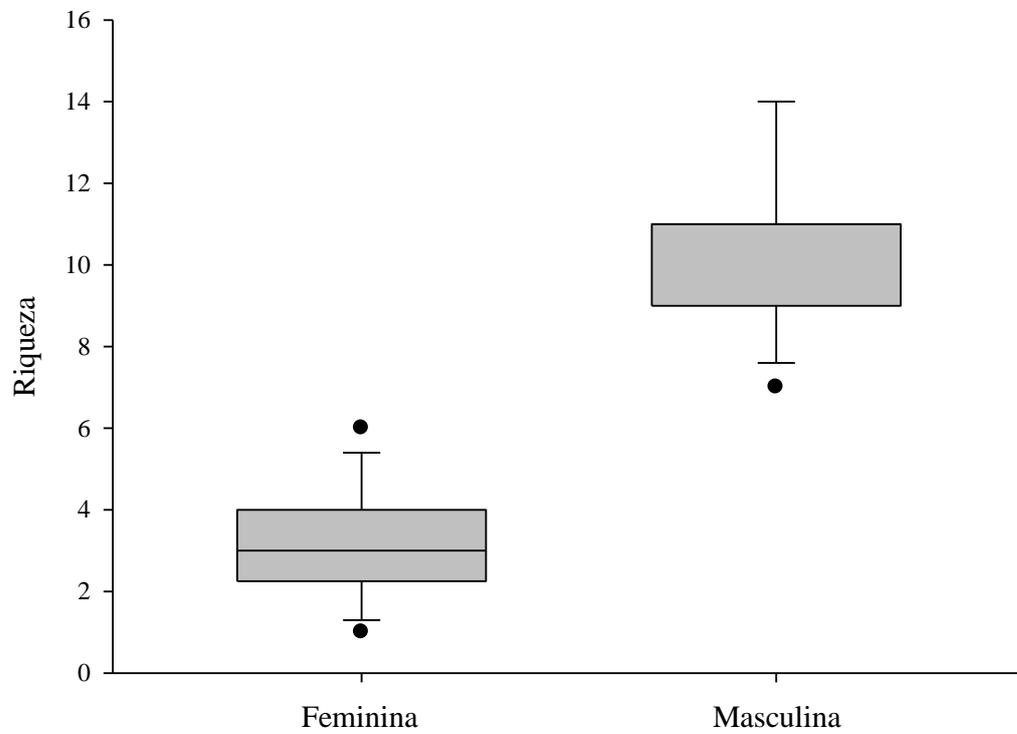


Figura 10: Riqueza de espécies de visitantes florais coletados em inflorescências femininas e masculinas de *Syagrus coronata* durante o ano de 2015 no Parque Nacional do Vale do Catimbau, Buíque, Pernambuco, Brasil.

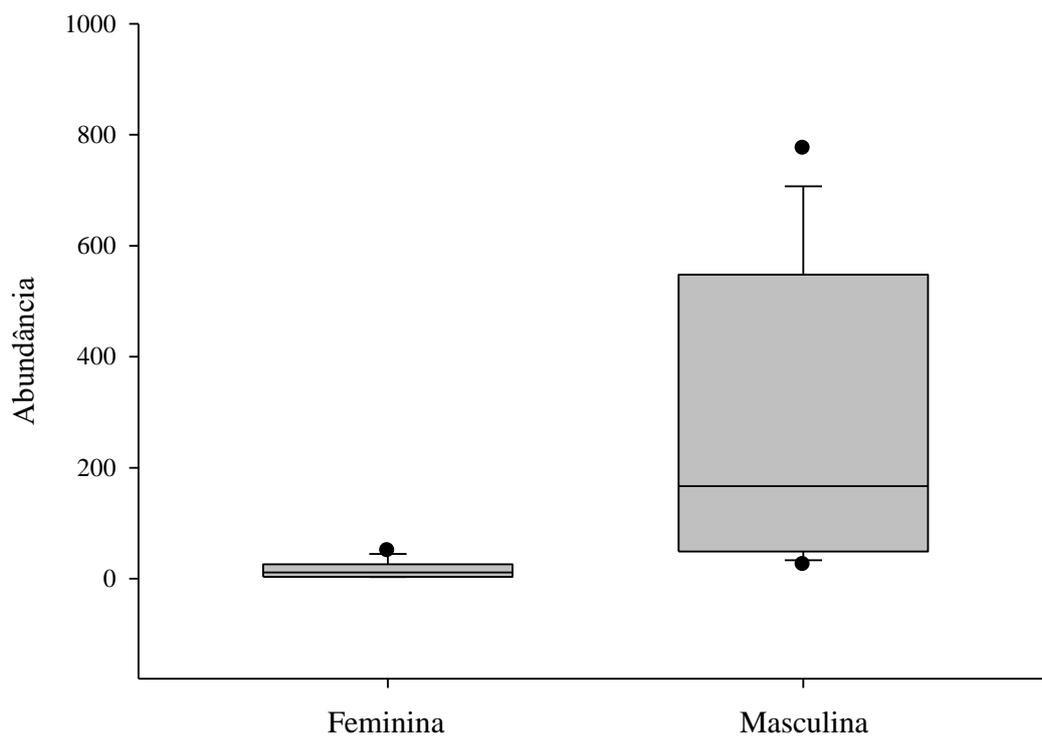


Figura 11: Abundância de indivíduos de visitantes florais coletados em inflorescências femininas e masculinas de *Syagrus coronata* durante o ano de 2015 no Parque Nacional do Vale do Catimbau, Buíque, Pernambuco, Brasil.

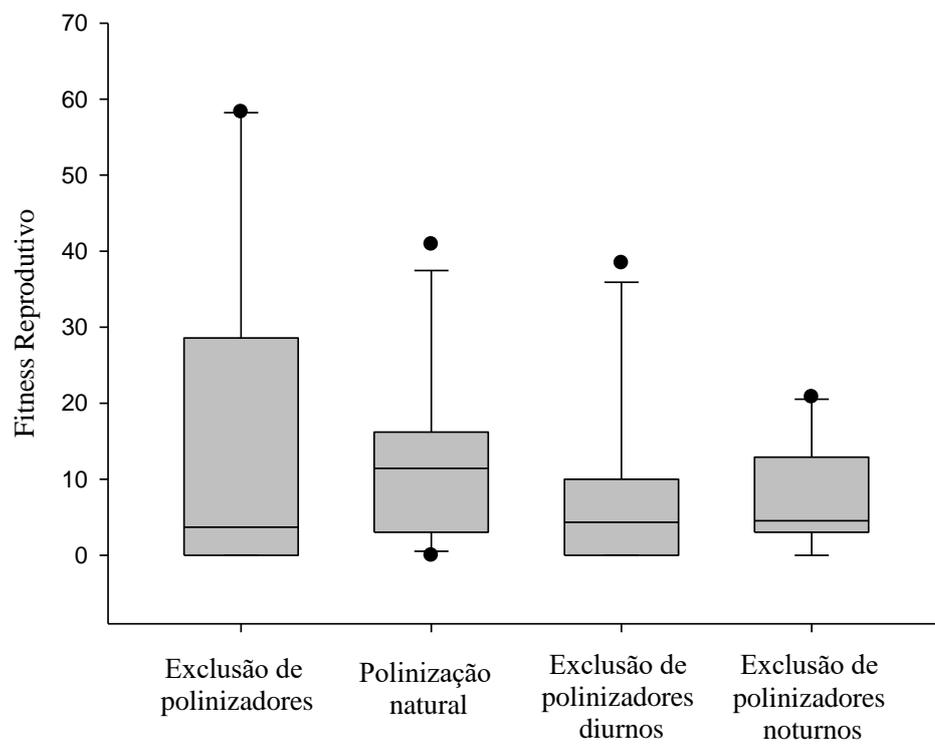


Figura 12: *Fitness* reprodutivo a partir dos experimentos de exclusão de polinizadores medido em inflorescências de *Syagrus coronata* durante o ano de 2015 no Parque Nacional do Vale do Catimbau, Buíque, Pernambuco, Brasil.

5 ANEXO

Journal of Ecology

Author Guidelines

Online submission and review of manuscripts is now mandatory for all types of paper. Please prepare your manuscript following the instructions for authors given below before submitting it online at <http://mc.manuscriptcentral.com/jecol-besjournals>. If submission is completed successfully, a manuscript ID will appear on screen, and an e-mail acknowledgement will follow. All subsequent correspondence should be sent to the Assistant Editor, Lauren Sandhu, at admin@journalofecology.org.

Publication Policy

Journal of Ecology appears six times a year and publishes original research papers on all aspects of the ecology of plants (including algae), in both aquatic and terrestrial ecosystems. We do not publish papers concerned solely with cultivated plants and agricultural ecosystems, although manuscripts using such species or systems to address important ecological or evolutionary questions may be considered. Studies of plant communities, populations or individual species are accepted, as well as studies of the interactions between plants and animals, fungi or bacteria, providing they focus on the ecology of the plants.

We aim to bring important work using any ecological approach (including molecular techniques) to a wide international audience and therefore only publish papers with strong and ecological messages that advance our understanding of ecological principles. The research presented must transcend the limits of case studies. Both experimental and theoretical studies are accepted, as are descriptive or historical accounts, although these must offer insights into issues of general interest to ecologists.

Papers should have a broad interest, and submission of reports that break new ground or

advance our understanding of ecological principles is particularly welcomed.

We aim for the content of the Journal to reflect the changing emphasis in our subject area and therefore urge authors to consider submitting their best and most current work to us.

All submissions will be assessed by one or more editors to determine whether they fall within the broad remit of Journal of Ecology and meet the above-mentioned requirements. Papers that do not fulfil these criteria are likely to be rejected without review. This reduces the burden on both the refereeing community and the editorial system and enables authors to submit, without delay, to another journal. After this initial screening, all types of papers are subject to peer review and authors can expect a decision, or an explanation for the delay, within three months of receipt. If a revision is requested, the correspondence author should submit the revised manuscript within two months. Otherwise, revisions may be treated as new submissions and sent for further evaluation by new referees, unless there are special reasons for prolonged delay agreed, in advance, with the editor.

There is no charge for publishing papers unless authors choose the open access option 'OnlineOpen' (see 'Accepted Manuscripts' below).

All papers accepted remain copyright of the authors, but an Exclusive Licence to Publish must be granted to the British Ecological Society.

Journal of Ecology works together with Wiley's Open Access Journal, Ecology and Evolution, to enable rapid publication of good quality research that we are unable to accept for publication in our journal. Authors, whose papers are rejected by Journal of Ecology, may be offered the option of having the paper, along with any related peer reviews, automatically transferred for consideration by the Editors of Ecology and Evolution. Authors will not need to reformat or rewrite their manuscript at this stage, and publication decisions will be made a short time after the transfer takes place. The Editors of Ecology and Evolution will accept submissions that report well-conducted research which reaches the standard acceptable for publication. Ecology and Evolution is a Wiley Open Access journal and article publication fees apply. For more information please go to www.ecolevol.org.

Manuscript Submission

Please follow these instructions carefully when preparing your manuscript to ensure that your submission is dealt with speedily.

Journal of Ecology uses a fully web-based system for manuscript submission and peer review and authors must submit their manuscripts online. Full instructions (and a helpline) are accessible from the 'Get Help Now' icon on the online submission site at <http://mc.manuscriptcentral.com/jecol-besjournals>. Persistent problems should, however, be reported to the Managing Editor.

During online submission authors will be required to agree to the Author's Declaration confirming that:

- the work as submitted has not been published or accepted for publication, nor is being considered for publication elsewhere, either in whole or substantial part.
- the work is original and all necessary acknowledgements have been made.
- all authors and relevant institutions have read the submitted version of the manuscript and approve its submission.
- all persons entitled to authorship have been so included.
- the work conforms to the legal requirements of the country in which it was carried out, including those relating to conservation and welfare, and to the journal's policy on these matters.

Manuscript Structure

Submitted manuscripts must be double spaced with sequential line numbers throughout the entire document. Pages should be numbered consecutively, including those containing acknowledgements, references, tables and figures.

Standard Papers. Standard papers should not normally be longer than 12 printed pages (a page of printed text, without figures or tables carries c. 800 words). The typescript should be arranged as follows, with each section starting on a separate page.

Title page. This should contain:

- a concise and informative title (as short as possible). Do not include the authorities for taxonomic names in the title.
- a list of authors' names with names and full addresses of institutions. Author first names should be provided in full.
- the name of the correspondence author, indicated using an asterisk, to whom decisions and, if appropriate, proofs will be sent. Email address, fax number and current address, if different from above, should be provided.
- a running headline of not more than 45 characters.

Summary. This is called the Abstract on the web submission site. The Summary must not exceed 350 words and should list the main results and conclusions, using simple, factual, numbered statements. The final point of your Summary must be headed 'Synthesis', and must emphasize the key findings of the work and its general significance, indicating clearly how this study has advanced ecological understanding. This policy is intended to maximize the impact of your paper, by making it of as wide interest as possible. This final point should therefore explain the importance of your paper in a way that is accessible to non-specialists. We emphasize that the Journal is more likely to accept manuscripts that address important and topical questions and hypotheses, and deliver generic rather than specific messages.

Key-words. A list in alphabetical order not exceeding ten words or short phrases, excluding words used in the title. One of the keywords must be the subject category that you select for your manuscript as part of the submission process (e.g. "Habitat fragmentation", "Dispersal", etc.).

Introduction. Explain the reasons for carrying out the work, outline the essential background and clearly state the nature of the hypothesis or hypotheses under consideration.

Materials and methods. Provide sufficient details of the techniques employed to enable the work to be repeated. Do not describe or refer to commonplace statistical tests in this section but allude to them briefly in Results.

Results. State the results and draw attention in the text to important details shown in tables and figures.

Discussion. Point out the significance of the results in relation to the reasons for doing the work, and place them in the context of other work.

Acknowledgements. If authors refer to themselves as recipients of assistance or funding, they should do so by their initials separated by points (e.g. J.B.T.). Do not acknowledge Editors by name.

Data Accessibility. To enable readers to locate archived data from papers, we require that authors list the database and the respective accession numbers or DOIs for all data from the manuscript that have been made publicly available. An example of what this section should look like can be found in the [Data Archiving Q&A](#).

References (see [Specifications](#)).

Tables (see [Specifications](#)). Each table should be on a separate page, numbered and accompanied by a legend at the top. They should be referred to in the text as Table 1, etc. Do not present the same data in both figure and table form or repeat large numbers of values from Tables in the text.

Figures (see [Specifications](#)). Figures and their legends should be grouped together at the end of the paper, before the appendices (if present). If figures have been supplied as a list at the end of the text file (as recommended), they should appear above their respective legend. The word figures should be abbreviated in the text (e.g. Fig. 1; Figs. 2 and 3), except when starting a sentence. Photographic illustrations should also be referred to as Figures.

Appendices / Supporting information. Please note that Journal of Ecology no longer publishes Appendices in the printed version, but supporting information may be published in electronic form. Instructions for the preparation of supporting information are available [here](#) and general instructions on supporting information can be found [here](#).

In order to promote the advancement of science through the process of documenting and making available the research information and supporting data behind published studies, the editors of this journal strongly encourage authors to make arrangements for archiving their underlying data.

Essay Reviews, Forum Papers and Future Directions articles. Format and specifications are as for Standard Papers except that any Summary section should be short (no more than 200 words) and the division into Introduction, Materials and methods, Results and Discussion is unlikely to be appropriate. Please see recent editions of the journal for examples.

Commentaries. These articles should not exceed 2500 words inclusive of all parts of the paper. Commentaries do not have a Summary section, but the first paragraph needs to refer to the related article. Format and specifications are as for Standard Papers except that the structure of the main text can be flexible.

Biological Flora of the British Isles. These accounts have their own format (see a recent issue). All offers of new contributions should be addressed to the [Biological Flora Editor](#).

Manuscript specifications

Manuscripts for review must consist of no more than two files and should, ideally, be a single editable (word processor) file with figures and tables added at the end of the text. This file will be converted to a PDF upon upload. Referees will be given access to the PDF version although the word processor file will remain accessible by the Managing Editor. Authors must therefore open each of the PDF files to check that the conversion has not introduced any errors.

Papers must reach certain standards before referees are asked to consider them: submissions that are not in the correct format, or which cannot be downloaded and printed reliably may therefore be returned to authors without review. Authors should retain their electronic manuscript file in case of any difficulties arising during online submission.

Pre-submission English-language editing. Authors for whom English is a second language may wish to consider having their manuscript professionally edited before submission to improve the English. Our publisher Wiley provides this service for a fee: http://authorservices.wiley.com/bauthor/english_language.asp. All services are paid for and arranged by the author, and use of one of these services does not guarantee acceptance or preference for publication.

Language. Journal of Ecology only publishes papers in English and spelling should conform to the Concise Oxford Dictionary of Current English. Journal style is not to use the serial comma (also known as the Oxford or Harvard comma) before and/or/nor unless meaning would otherwise be obscured. Editors reserve the right to modify accepted manuscripts that do not conform to scientific, technical, stylistic or grammatical standards, and minor alterations of this nature may not be seen by authors until the proof stage.

Figures (including photographs). Please note that your paper will be published more quickly if instructions on figure content and figure format are followed carefully. Vector graphic figures will give the best possible online publication quality.

All illustrations are classified as figures and should be numbered consecutively (Fig. 1, Fig. 2, etc.) and placed in a list at the end of the document. Figures should be cited in the text as, e.g., Fig. 1, Fig. 1a,b, Figs 1 and 2 (no period after Figs), or, if starting a sentence, Figure 1. Each figure must have a legend, presented separately from the figure (i.e. as text rather than as part of the image). The legend should give enough detail so that the figure can be understood without reference to the text. Information (e.g. keys) that appears on the figure itself should not be duplicated in the legend. The figure legend label should be abbreviated, in bold, and end in a period (e.g. Fig. 1.). The figure legend text should end in a full stop.

Please ensure that artwork is prepared to fit across one or two columns or two-thirds width (71 mm, 149 mm or 109 mm, respectively). Wherever possible, figures should be sized to fit into a single column width. To make best use of space, you may need to rearrange parts of figures (e.g. so that they appear side by side). If figures are prepared that will require reduction, please ensure that symbols, labels, axes text, etc., are large enough to allow reduction to a final size of about 8 point, i.e. capital letters will be about 2 mm tall. Lettering should use a sans serif font (e.g. Helvetica or Arial) with capitals used for the initial letter of the first word only. Bold lettering should not be used within the figure. Units of axes should appear in parentheses after the axis name, as required. All lettering and symbols must be proportioned, clear and easy to read, i.e. no labels should be too large or too small. Figures should not be boxed (superfluous bounding axes) and tick marks must be on the inside of the axes if possible. Label multi-panel figures (a), (b), (c), etc., preferably in the upper left corner. Use greyscales (e.g. 0, 20, 40, 60, 80, 100%) in preference to pattern fills where possible. If colour figures are submitted for colour online publication only, ensure that after conversion to greyscale they remain entirely intelligible for the black-and-white print publication of your paper.

Colour figures (including photographs) must be accompanied by the [Colour Work Agreement Form](#). The cost for colour printing must be met by the author (currently £150 for the first figure, £50 thereafter, exclusive of VAT). If no funds are available to cover colour printing costs, the journal offers free colour reproduction online (with black-and-white reproduction in print). If

authors require this, they should write their figure legend to accommodate both versions of the figure within the same legend, and indicate their colour requirements on the Colour Work Agreement Form. This form should be completed in all instances where authors require colour, whether in print or online. Therefore, at acceptance, please download the form and return it to: Production Editor, Journal of Ecology, Wiley-Blackwell, 9600 Garsington Road, Oxford OX4 2DQ, UK. Please note that the ORIGINAL HARDCOPY form must be returned in all instances (a faxed or scanned version cannot be accepted). Please note that if you require colour content your paper cannot be published until this form is received.

File formats. At the time of submission, or after acceptance of the manuscript for publication, figure files should be supplied as follows. Photographic figures should be saved in tif format at 300 d.p.i. (or failing that in jpg format with low compression). Line figures should be saved as vector graphics (i.e. composed of lines, curves, points and fonts; not pixels) in pdf, eps, ai, svg or wmf format, or embedded as such in Word, as this enhances their display when published online. Combination figures (those composed of vector and pixel/raster elements) should also be saved in pdf, eps, ai, svg or wmf format where possible (or embedded as such in Word). If line figures and combination figures cannot be saved in vector graphics format, they should be saved in tif format at high resolution (i.e. 600 d.p.i.) (do not save them in jpg format as this will cause blurring). If you are unsure about the quality of your figures, please inspect a small portion by zooming in to check that fonts, curves and diagonal lines are smooth-edged and do not appear unduly blocky or burred when viewed at high magnification. Note that line and combination figures supplied in tif format are downsampled for online publication, authors should therefore preferentially opt for vector graphic formats for these figure types (note, however, that for print publication full resolution files will be used). For full instructions on preparing your figures please refer to our [Electronic Artwork Information for Authors](#) page.

Tables and table captions. Tables should be provided in editable format (rather than as embedded images or separate PDF files) with the columns clearly defined (for example, separated tabs or using the table function in Word or similar word processor software).

Data Accessibility. A list of databases with relevant accession numbers or DOIs for all data from the manuscript that have been made publicly available should be included in this section. For example:

Data Accessibility

- Species descriptions: uploaded as online supporting information
- Phylogenetic data: TreeBASE Study accession no. Sxxxx
- R scripts: uploaded as online supporting information
- Sample locations, IMA2 input files and microsatellite data: DRYAD entry doi: xx.xxxx/dryad.xxxx

Citations and references. Citation to work by four or more authors in the text should be abbreviated with the use of et al. (e.g. Able et al. 1997). Work with the same first author and date should be coded by letters, e.g. Thompson et al. 1991a,b. Citations should be listed in chronological order in the text and separated by a semi-colon, e.g. Zimmerman et al. 1986; Able et al. 1997.

We recommend the use of a tool such as EndNote or Reference Manager for reference management and formatting. EndNote reference styles can be searched for here: <http://www.endnote.com/support/enstyles.asp>; Reference Manager reference styles can be searched for here: <http://www.refman.com/support/rmstyles.asp>. The references in the Reference list should be in alphabetical order with the journal name unabbreviated. The format for papers, entire books and chapters in books is as follows:

Boutin, C. & Harper, J.L. (1991) A comparative study of the population dynamics of five species of *Veronica* in natural habitats. *Journal of Ecology*, 79, 199-221.

Clarke, N.A. (1983) The ecology of dunlin (*Calidris alpina* L.) wintering on the Severn estuary. PhD thesis, University of Edinburgh, Edinburgh.

Pimm, S.L. (1982) *Food Webs*. Chapman and Hall, London.

Sibly, R.M. (1981) Strategies of digestion and defecation. *Physiological Ecology* (eds C. R. Townsend & P. Calow), pp. 109-139. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

References should only be cited as 'in press' if the paper has been accepted for publication. Reference to unpublished works, works in preparation or works under review should be cited as 'unpublished data', with the author's initials and surname given; such works should not be

included in the Reference section. Any paper cited as 'in press' or under review elsewhere must be uploaded with the author's manuscript as a 'supplementary file not for review' so that it can be seen by the editors and, if necessary, made available to the referees.