

JOEL ARAÚJO QUEIROZ

**ESFINGOFILIA E POLINIZAÇÃO POR ENGANO EM *Aspidosperma
pyrifolium* Mart., UMA APOCYNACEAE ARBÓREA ENDÊMICA DE
CAATINGA**

RECIFE

2009

JOEL ARAÚJO QUEIROZ

**ESFINGOFILIA E POLINIZAÇÃO POR ENGANO EM *Aspidosperma pyriforme*
Mart., UMA APOCYNACEAE ARBÓREA ENDÊMICA DE CAATINGA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Departamento de Botânica, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Pernambuco, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.

Orientadora: Prof^a. Dr.^a Isabel Cristina S. Machado

RECIFE

2009

Catálogo na Fonte:
Bibliotecário Bruno Márcio Gouveia, CRB-4/1788

Queiroz, Joel Araújo

Esfingofilia e polinização por engano em *Aspidosperma pyrifolium* Mart., uma Apocynaceae arbórea endêmica de caatinga / Joel Araújo Queiroz. – Recife: O Autor, 2009.
53 f.: il.

Orientadora: Isabel Cristina S. Machado

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências.

Pós-graduação em Biologia Vegetal, 2009.

Inclui referências e anexos

1. Fertilização de plantas 2. Plantas da Caatinga 3. Mariposa 4. Caatinga. I. Machado, Isabel Cristina (orient.) II. Título.

571.8642

CDD (22.ed.)

UFPE/CCB-2016-319

JOEL ARAÚJO QUEIROZ

ESFINGOFILIA E POLINIZAÇÃO POR ENGANO EM *Aspidosperma pyriforme* Mart.,
UMA APOCYNACEAE ARBÓREA ENDÊMICA DE CAATINGA

APROVADO EM: 18/02/2009

BANCA EXAMINADORA:

Dr^a. Isabel Cristina S. Machado (Orientadora) - UFPE

Dr^a. Milene Faria Vieira - UFV

Dr^a. Lígia Silveira Funch -UEFS

RECIFE

2009

À minha amada família.

AGRADECIMENTOS

Foram tantas as pessoas que conheci durante esses dois anos e que contribuíram para a realização da minha pesquisa, seja através de uma simples conversa, ou sugestões, ou críticas, ou mesmo me acompanhando durante minhas jornadas a campo, enfim, agradeço desde aquelas que com uma ação, por mais simples que essa tenha sido, ajudaram-me. Minha gratidão é tanta que possivelmente não conseguirei expressá-la apenas verbalmente.

Sou muito grato à Professora Isabel, que exerceu com tamanha maestria a tarefa de orientar, na verdade penso que deveria existir uma denominação mais apropriada para pessoas como ela, que são paradigmas no que fazem, se não existe sugiro a denominação de “super-orientadora” para a senhora, penso que esse é o termo mais adequado, muito obrigado por ter aceito de braços abertos um orientando tão inexperiente na arte de estudar as flores como eu fui.

A Dr^a Zelma Glebya Maciel Quirino, obrigado pelas importantes oportunidades que a mim você concedeu, obrigado pela confiança, e acima de tudo pela sensibilidade a qual você teve ao me apresentar a RPPN Fazenda Almas, nunca esquecerei àquela imagem que vi pela primeira vez ao seu lado, após termos subido a trilha.

As Dr^{as}. Milene Faria Vieira, Lígia Silveira Funch, Ana Virgínia de Lima Leite e Ariadna Valentina de Freitas Lopes, por examinar meu trabalho, agradeço desde já por suas contribuições.

Ao Dr. José Araújo Duarte Júnior, pela identificação dos esfingídeos.

Ao Professor Dr. Marcelo Guerra, pela permissão concedida para o uso do microscópio de fluorescência do Laboratório de Citogenética (UFPE).

Ao Peld/CNPq pelo apoio financeiro da pesquisa de campo e ao CNPq pela bolsa concedida.

A todos os colegas e amigos que fazem o Laboratório POLINIZAR, em especial, a Lenyneves, a Tarcila, a Laís, ao Marcelo, e a Jessica (valeu pelos desenhos) que de uma forma ou de outra tiveram contribuições importantes nesse estudo.

Aos amigos do Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, que tive o prazer de conhecer durante as disciplinas, em especial, a Manu, minha florzinha de Jequiriti, Marciel, Ivo, Adriana, Rosaly, Laura, Débora, enfim, amigos dos quais pude compartilhar momentos importantes.

As professoras e professores que fazem o Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, agradeço pelos ensinamentos durante esses dois anos que, honrosamente, fiz parte

do PPGBV.

Ao meu pai João Bezerra de Queiroz e, em especial, a minha mãe Reny Araújo Queiroz, que na sua humildade e amor, intuitivamente, sempre me estimularam, tenho muito orgulho de ser seu filho meus amados pais.

A minha querida irmã Rosângela Araújo Queiroz, se cheguei até aqui, és maninha uma das principais responsáveis, te amo do fundo do meu coração.

Aos meus amados irmãos Sérgio e Josinaldo (Nal), exemplo para mim de honestidade e perseverança, vocês são os homens de orgulho da minha família.

Aos meus queridos sobrinhos João Vitor e Lázaro, obrigado pelo amor sincero que sentem por mim, pela recepção amorosa quando chego em casa após dias no campo de estudo, talvez nem seja preciso agradecer-lhes por isso e sim apenas retribuir-lhes, mas, agradeço sempre por tê-los na minha vida, meu amor por vocês é do tamanho do mar.

Agradeço a Erasmo, Solange, Diana, Bibi, Tia Riva e Tio Elias, Hélio, Juliana, que sempre estiveram, sem a menor hesitação, quando precisei.

À George e à Zezinho, valeu “cabas” pelos momentos de descontração e pela amizade que construímos durante os meses que moramos juntos.

À Elias, Seu Chico, Cidinha, Lenilson e Lielson, pessoas de fibra do cariri, como vocês foram importantes na minha jornada na RPPN Fazenda Almas.

RESUMO GERAL

A Caatinga apresenta espécies vegetais com sistemas de polinização reconhecidamente diversificados, com recursos e tipos florais especializados e com frequências de síndromes semelhantes a ambientes mais úmidos. *Aspidosperma pyrifolium* é uma arbórea endêmica de Caatinga, regionalmente, utilizada como fonte de madeira, sendo indicada na restauração florestal de áreas degradadas do semi-árido. Neste estudo, as seguintes questões, relacionadas à biologia floral e reprodutiva de *A. pyrifolium*, foram propostas - (1) quem são os visitantes florais e os polinizadores efetivos? (2) há recurso floral para os polinizadores? (3) há dependência de vetor biótico de pólen na formação de frutos? (4) como ocorre o processo de polinização? (5) como é o sistema reprodutivo? As observações de campo foram realizadas no período de abril/2007 a dezembro/2008, em populações naturais ocorrentes na RPPN Fazenda Almas (7°28'45"S e 36°54'18"W), Paraíba, Brasil. *Aspidosperma pyrifolium* apresentou floração anual, restrita ao período de seca (novembro-fevereiro), sendo os indivíduos caracterizados pela produção massiva de flores. As flores, cujos atributos estão relacionados as síndromes de esfingofilia e fanelofilia, apresentam corola hipocrateriforme, a qual é formada de cinco lobos esbranquiçados e um tubo floral esverdeado e curto, que pode ser acessado pela estreita fauce pentagonal. O início de antese é crepuscular, estando as flores abertas às 18:00hs. Há emissão de odor nos lobos da corola, principalmente, na primeira noite de antese. As anteras agrupam-se numa estrutura em formato de cone no interior do tubo floral, estando deiscentes já nos botões em pré-antese, sendo o pólen apresentados no interior do cone de anteras, permitindo assim, uma deposição eficiente destes na probóscide dos visitantes. A cabeça do estilete está envolvida na dupla função de produção de substância pegajosa e de estigma, não participando, porém, do mecanismo de apresentação secundária de pólen. As flores de *A. pyrifolium* são desprovidas de néctar, sendo a polinização realizada por engano. Lepidópteros noturnos (Sphingidae) são os polinizadores de *A. pyrifolium*. A reduzida frequência de visitas de polinizadores, o mecanismo de polinização por engano, que pode desestimular visitas frequentes, e o comportamento dos noctuídeos, que promovem o fluxo de pólen entre as flores do mesmo indivíduo, resultam na baixa produção de frutos em *A. pyrifolium*.

Palavras-chave: Fertilização de plantas. Plantas da Caatinga. Mariposa. Caatinga.

GENERAL ABSTRACT

Caatinga presents vegetable species with undeniably diverse pollination systems, with specialized floral types and resources, besides the frequency syndromes similar to more humid environments. *Aspidosperma pyrifolium* is an endemic tree from Caatinga, it is regionally, used as a source of wood, it is indicated to reforestation in degraded areas in the semi-árido. In this study, the following questions, related to the reproductive and floral biology of the *A. pyrifolium*, were proposed – (1) who are its floral visitors and its effective pollinators? (2) Is there floral resource to the pollinators? (3) Does the formation of fruit depend on a biotic vector of pollen? (4) How does its process of pollination? (5) How does its reproductive system? The research was carried out in the natural populations from RPPN Fazenda Almas (7°28'45''S and 36°54'18''W), Paraíba, Brazil. *Aspidosperma pyrifolium* have presented an annual flowering period, restricted to the dry season (November-February), its individuals are characterized by the massive production of flowers. The flowers, which presents attributes related to the sphingophily and phanelophily syndromes, presenting an salverform corolla, that is formed by five pale segments and a short greenish floral tube, that can be entered through its narrow pentagonal throat. The beginning of its lifespan is crepuscular, its flowers bloom at 18:00hs. The segments of its corolla give off a sweet-smelling odour, mainly, at its very first night of life. The anthers form cone-shaped structure into the floral tube, becoming unfolded in the buds in pre-lifespan, the pollen is presented into the cone of anthers, making possible an effective deposition of pollen on the visitor's tongue. The style head has the function of producing a sticky substance and stigma, however, it does not take part in secondary presentation of pollen mechanism. *Aspidosperma pyrifolium* don't produce nectar, so its pollination is a deceptive. Nocturnal lepidopterous (Sphingidae) are the pollinators of the *Aspidosperma pyrifolium*. The few number of visits of pollinators; the deceptive pollination mechanism, that can discourage frequent visits; and the nocturnal's behaviour, which promotes the pollen flow between flowers in the same individual, causing loss of pollen, resulted in low rate of fruit production in *A. pyrifolium*.

Key-words: Plant fertilization. Caatinga Plants. Moth. Caatinga.

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1. Localização da área de estudo. (A) região fisiográfica do Cariri paraibano (cinza) e Município de São José dos Cordeiros (vermelho); (B) fisionomia da vegetação no período seco e (C) sub-população de *Aspidosperma pyriforme* na RPPN Fazenda Almas. 56

FIGURA 2. Distribuição da precipitação durante período de estudo (2007-2008) e nos últimos 30 anos (A) e (B) fenologia reprodutiva de *Aspidosperma pyriforme* na RPPN Fazenda Almas, cariri paraibano. Dados de pluviometria: Agência Executiva de Gestão das Águas do Estado da Paraíba (AESAs). 57

FIGURA 3. Indivíduo em floração massiva (A); inflorescência cimosa (B); fruto maduro (C) e dispersando sementes (D) em *Aspidosperma pyriforme*. 58

FIGURA 4. Estrutura floral em *Aspidosperma pyriforme*. (A) organização interna das estruturas reprodutivas da flor; l = lobos da corola, a = antera, t = tubo floral, ce = cabeça do estilete, es = estilete, o = ovário; (B) detalhe do cone de anteras e da cabeça do estilete no tubo floral; ca = cone de anteras, ce = cabeça do estilete, seta indicando o local de apresentação dos grãos de pólen; (C) cabeça do estilete; rnr = região não-receptiva da cabeça do estilete, e = estigma; (D) local de desenvolvimento dos tubos polínicos (estigma) na cabeça do estilete (aumento de 10x). 60

FIGURA 5. Sequência de antese floral em *Aspidosperma pyriforme*. (A) Inflorescência com flores em início de antese (15:00-16:00hs); e flor, 24 hs (B) e 48 hs (C), após início de antese, seta mostrando cabeça do estilete após abscisão da corola. 61

FIGURA 6. Lepidópteros pairando - *Erinnyis ello* (A) e pousando nos lobos da corola - Noctuídeo sp.2 (B), Noctuídeo sp.3 (C), Noctuídeo sp.4 (D), Noctuídeo sp.5 (E) e *Ascia monuste* (F), ao visitarem flores de *Aspidosperma pyriforme*. 64

FIGURA 7. Grãos de pólen de *Aspidosperma pyriforme* depositados na probóscide de *Urbanus* sp. (A) *Callionima grisescens* (B) e *Erinnyis ello* (C). 65

FIGURA 8. Variação temporal do número de visitantes florais e de visitas durante a floração de *Aspidosperma pyriforme* na Caatinga, NE, Brasil 66

FIGURA 9. Número médio de visitas por classe de horário às flores de *Aspidosperma pyriforme* no cariri da Paraíba, NE, Brasil. (A) visitas noturnas e (B) diurnas. 67

FIGURA 10. Número médio de pólen removido das flores de *Aspidosperma pyriforme* após visitas simuladas com fios de náilon. 68

LISTA DE TABELAS

- TABELA 1. Morfometria e características florais de *Aspidosperma pyrifolium*. (SD= desvio-padrão). 59
- TABELA 2. Características do sistema reprodutivo em *Aspidosperma pyrifolium*, na RPPN Fazenda Almas, cariri paraibano, Nordeste do Brasil. 62
- TABELA 3. Visitantes florais e polinizadores de *Aspidosperma pyrifolium*, na RPPN Fazenda Almas, cariri paraibano, Nordeste do Brasil. 63

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	12
2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	13
3 REFERÊNCIAS	22
4 CAPÍTULO I - Esfingofilia e polinização por engano em <i>Aspidosperma pyrifolium</i> Mart., uma Apocynaceae arbórea endêmica de caatinga	28
5 CONCLUSÕES	70
8. ANEXOS	73

1 INTRODUÇÃO

A polinização representa um serviço essencial para a maioria das plantas, sendo nos ambientes de florestas tropicais onde esse processo ecológico ocorre de forma mais complexa, uma vez que nessas formações há intensa participação de agentes bióticos de polinização. Dentre estes, destacam-se os insetos, certamente o principal grupo de polinizadores das plantas tropicais, incluindo, por exemplo, os representantes de Apocynaceae s.s., cujas flores apresentam estrutura, claramente, relacionada à entomofilia.

Nesse estudo, primariamente, procurou-se levantar informações na literatura acerca da estrutura floral das Apocynaceae s.s. destacando o mecanismo de polinização, o sistema reprodutivo e os seus principais polinizadores. Além das informações acima citadas, a fundamentação teórica dessa dissertação é constituída de mais dois sub-itens, que abordam respectivamente: o mecanismo de polinização por engano e a síndrome de polinização por esfingídeos.

O manuscrito integrante desse estudo apresenta os resultados do investimento de dois anos de observações de campo sobre a fenologia reprodutiva, o mecanismo de polinização e sobre o sistema reprodutivo em *Aspidosperma pyrifolium* Mart. (subfam. Plumerioideae), conhecida popularmente por “pereiro”, uma árvore endêmica de Caatinga, que consiste em um típico componente da vegetação do cariri da Paraíba e das Caatingas do Nordeste, representando um importante valor de uso nessa região.

Pretende-se, com as informações contidas nesse estudo, contribuir para fortalecer e ampliar cada vez mais o conhecimento das interações planta/polinizador das espécies endêmicas de Caatinga, de forma que esse conhecimento possa funcionar como suporte a futuros estudos de regeneração dessa formação. Além disso, este estudo pode fornecer subsídios a práticas de manejo sustentáveis que necessitam urgentemente serem desenvolvidas nessa importante formação vegetacional exclusivamente brasileira.

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

▪ Estrutura floral nas Apocynaceae s.s.: ênfase na cabeça do estilete

Apocynaceae *sl.* apresenta distribuição predominantemente pantropical (Sennblad & Bremer 2002, Souza & Lorenzi 2008), sendo constituída de 3700 espécies (Rapini 2000) e 424 gêneros distribuídos em cinco subfamílias Rauvolfioideae (Plumerioideae), Apocynoideae, Periplocoideae, Secamonoideae, e Asclepiadoideae (Endress & Bruyns 2000). No Brasil está representada por cerca de 95 gêneros e 850 espécies (Souza & Lorenzi 2008). Incluindo espécies com alto valor econômico, seja pela importância farmacêutica (alcalóides e glicosídeos cardiotônicos) (Sennblad & Bremer 2002), pelo uso ornamental (Souza & Lorenzi 2008), ou ainda pelo valor e importância da madeira (Lin & Bernardello 1999).

Os representantes de Apocynaceae s.s. têm flores actinomorfas, tubulares, pentâmeras (Fallen 1986) hermafroditas, com a predominância de flores *salveformes* (Endress 1994). Os estames, em número de cinco, são, congenitamente, fundidos às pétalas (Endress 1994) e o gineceu é bicarpelar, dialicarpelar, porém com estiletes unidos, sendo o ovário, geralmente, súpero (Souza & Lorenzi 2008).

A fusão da extremidade apical do gineceu, denominada de fusão postgenital (Walker 1978, Schick 1982, Fallen 1986, Endress & Bruyns 2000) é responsável pela diferenciação do estilete e principalmente da cabeça do estilete nas Apocynaceae. Para Fallen (1986) a maior tendência na especialização da cabeça do estilete nessas plantas é a sua compartimentalização vertical em três regiões funcionais, que corresponderiam a uma região superior de estocagem de pólen, uma mediana de produção de substância adesiva e uma região inferior, receptiva ao desenvolvimento de tubos polínicos.

Por sua vez, há um grau de complexidade morfológica e funcional crescentes tanto da cabeça do estilete quanto do androceu nas Apocynaceae, desde as formas mais simples presentes na subfamília Plumerioideae, até as mais desenvolvidas, estruturalmente e funcionalmente mais complexas das Apocynoideae. Dessa maneira, há quatro níveis de organização, da cabeça do estilete e do androceu, reconhecidos para essa família (Schick 1982, Fallen 1986, Endress 1994).

O nível 1, encontrado nas Plumerioideae (Rauvolfioideae) mais basais, a exemplo dos gêneros *Aspidosperma* e *Geissospermum* (Endress & Bruyns 2000) é o mais simples nível de organização das Apocynaceae, sendo a cabeça do estilete morfológicamente

indiferenciada e coberta por uma camada uniforme de epiderme secretora (Fallen 1986, Endress 1994). Aqui, a falta de divisões funcionais da cabeça do estilete, resulta numa sobreposição das funções de produção de substância adesiva e de receptividade, sendo essa última função desempenhada por toda a parte lateral da cabeça do estilete (Schick 1982, Endress & Bruyns 2000). Nessa subfamília as anteras não são especializadas e ainda encontram-se livres da cabeça do estilete (Schick 1982, Endress 1994, Fallen 1986, Endress & Bruyns 2000).

No nível 2 de organização, a cabeça do estilete apresenta as seguintes regiões: (1) um círculo superior de pêlos longos, onde as anteras despejam seu pólen; (2) uma região mediana, onde ocorre a produção de substância pegajosa por uma epiderme secretora composta de células colunares curtas; (3) uma coroa inferior de pêlos longos, que captam e acumulam pólen exógeno; e (4) a região estigmática propriamente dita, localizada numa concavidade inferior da base da cabeça do estilete (Schick 1982, Fallen 1986). Segundo Fallen (1986), esse nível corresponde aos tipos “*Catharanthus*”, “*Vinca - Thevetia*” e “*Allamanda*” descritos por Schick (1982), gêneros esses onde o nível 2 de organização pode ser encontrado (Endress & Bruyns 2000).

O nível 3 ocorre apenas na subfamília Apocynoideae, por isso denominado por Schick (1982) de “tipo Apocynoideae”, está presente em gêneros como *Adenium* e *Nerium* (Endress & Bruyns 2000) e está associado ao surgimento do ginostégio (Fallen 1986). Nessa subfamília a cabeça do estilete mostra basicamente a mesma diferenciação encontrada no nível 2, no entanto, as anteras estão adnatas a ela, sendo a função de captura de pólen exógeno realizada pelos pêlos localizados na face ventral das anteras (Fallen 1986).

Por último, no nível 4, que foi reconhecido a partir de Fallen (1986) e ocorre nas Apocynoideae mais avançadas, como em *Apocynum* e *Mandevilla* (Endress & Bruyns 2000), as anteras têm a função de captura de pólen exógeno. Como na cabeça do estilete não há o anel superior de pêlos nem a estrutura de captura de pólen, os quais foram secundariamente perdidos, a cabeça do estilete nessas plantas lembra superficialmente o das Plumerioideae, apesar de funcionalmente ser bem mais especializada (Fallen 1986).

- **O mecanismo de polinização, os principais grupos de polinizadores e o sistema reprodutivo das Apocynaceae s.s.**

Para as Apocynaceae (Schick 1982, Yeo 1993, Lopes & Machado 1999, Darroult & Schlindwein 2005, Neves 2008), assim como para outras 16 famílias de Angiospermas

(Howell *et al.* 1993, Yeo 1993), tem sido observado um mecanismo de relocação de pólen das anteras para outras estruturas florais, denominado de apresentação secundária de pólen. Particularmente, nas Apocynaceae, quase a totalidade dos grãos de pólen das anteras é depositada na porção apical da cabeça do estilete, que se encontra circundado pelas cinco anteras, formando uma “câmara” de armazenagem de pólen (Darrault & Schlindwein 2005).

Esse mecanismo pode ser vantajoso, uma vez que pode resultar em uma polinização mais eficiente, pois possibilita uma disposição e um recebimento de pólen mais precisos (Howell *et al.* 1993) além de dificultar o roubo de pólen e garantir uma eficiente deposição desse em partes adequadas dos visitantes florais (Darrault & Schlindwein 2005). No entanto, para algumas Apocynaceae esse mecanismo de apresentação de pólen na cabeça do estilete parece não ser importante, para a espécie *Aspidosperma quebracho-blanco* (Plumerioideae), por exemplo, essa estratégia não ocorre, uma vez que a disposição pendente ou horizontal de suas flores na inflorescência evita a deposição e assim a apresentação secundária de pólen na cabeça do estilete (Lin & Bernardello 1999).

Também tem sido relacionado, às flores de espécies de Apocynaceae, hercogamia (Lopes & Machado 1999, Darrault & Schlindwein 2005, Neves 2008) e ainda um caso de protândria, descrito para a espécie *Aspidosperma quebracho-blanco* (Lin & Bernardello 1999) e até dioícia funcional, para *Rauvolfia sellowii* (Koch *et al.* 2002), sendo a hercogamia mais comuns para a família. Para Lopes & Machado (1999), a presença de tais mecanismos tornam a estrutura floral e o processo de polinização dessas plantas ainda mais especializados e complexos.

A forma como a estrutura floral das Apocynaceae direciona as partes bucais dos diferentes insetos polinizadores, quando esses as inserem no tubo da flor, é, de modo geral, semelhante, como pode ser exemplificado em *Apocynum sibicirum* (Waddington 1976), *Vinca minor* (Schick 1982), *Rauvolfia grandiflora* (Lopes & Machado 1999) e *Hancornia speciosa* (Darrault & Schlindwein 2005). Nessas Apocynaceae as anteras formam uma estrutura semelhante a um cone e diminui o diâmetro da entrada do tubo da corola, atuando como uma barreira as parte bucais dos visitantes, o que dificulta o acesso ao interior da flor (Lopes & Machado 1999).

Então, quando o inseto, durante forrageio, insere as partes bucais no tubo da flor através da fauce, o cone de anteras impede o seu contato com a cabeça do estilete e com o pólen depositado na sua porção apical, assim a probóscide penetra lateralmente até a base da flor. Durante a retração a probóscide contata em sequência: (1) a parte inferior da cabeça do estilete (estigma) transferindo, nesse momento, pólen exógeno para tal região (caso o inseto

tenha visitado e se contaminado com pólen em outra flor); (2) a porção mediana da cabeça do estilete é contatada em seguida, cobrindo a probóscide com substância adesiva, o que aumenta sua capacidade de coleta e transporte de pólen; e por último (3) a parte apical da cabeça do estilete, quando a probóscide raspa e capta o pólen nessa região depositado (Waddington 1976, Schick 1982, Lopes & Machado 1999, Darrault & Schlindwein 2005).

Para alguns autores, como Waddington (1976), esse mecanismo é de pouca eficiência, uma vez que pode ocorrer perda de pólen no néctar localizado na base da flor, ou mesmo entre os estames, minimizando sua deposição no estigma. Mas, estudos recentes mostram exatamente o contrário, Pinto *et al.* (2008) por exemplo, demonstraram a alta eficiência desse mecanismo em *Hancornia speciosa*, o qual é caracterizado pela alta capacidade de deposição e de remoção de pólen da probóscide dos insetos visitantes. Segundo dados desses autores, durante uma visita às flores de *H. speciosa*, em média 700 grãos de pólen (34% do total do pólen da flor) podem ser depositados na probóscide do inseto, e em média 46% desse pólen pode ser removido da probóscide pelo aparato floral da planta em uma visita subsequente.

Essa complexa estrutura floral favorece claramente a polinização por insetos, sendo Himenópteros e Lepidópteros os grupos de insetos polinizadores mais importantes para essa família (Tabela 1; Fig. 1A) (Endress 1994). Dentre estes, os insetos de línguas compridas são os mais frequentes e principais polinizadores de Apocynaceae (Waddington 1976, Haber 1984, Herrera 1991, Lipow & Wyatt 1999, Torres & Galetto 1998, Lopes & Machado 1999, Tostes *et al.* 2003, Löhne *et al.* 2004, Schlindwein *et al.* 2004, Darrault & Schlindwein 2005).

As abelhas, consideradas um dos maiores e mais importantes grupos de insetos polinizadores (Westercamp 1998) e que estão envolvidas na polinização de uma larga proporção de espécies vegetais, especialmente nas florestas tropicais (Frankie *et al.* 1976), nas Apocynaceae representam o sistema de polinização mais predominante (Fig. 1A).

Para a espécie *Rauvolfia grandiflora*, que apresenta atributos florais relacionados à melitofilia e psicofilia, foi verificado duas espécies de abelhas visitando suas flores (*Exaerete smaragdina* e *Eulaema sp.*), porém, apenas a primeira foi considerada de fato polinizadora, o que ilustra um caso de interação envolvendo uma espécie com flor de tubo longo e uma abelha de língua comprida (Lopes & Machado 1999). Löhne *et al.* (2004), estudando aspectos da biologia da polinização de uma espécie de *Mandevilla* ocorrente em inselbergues do Nordeste brasileiro, verificaram como visitantes, abelhas grandes solitárias pertencentes as tribos Emphorini e Euglossini, no entanto, com uma frequência de visitas

muito baixa. Baixa frequência de visitas, também foi observada em flores de *Nerium oleander*, sendo registrados, em dois anos de observações, sete insetos visitando suas flores, dos quais as abelhas foram os principais visitantes (Herrera 1991).

Ainda, há registros de melitofilia para *Prestonia coalita*, com as abelhas *Epicharis obscura* e *Euglossa sp.* como seus principais polinizadores, para *Mandevilla pentlandiana*, sendo *Apis mellifera* o principal visitante, e ainda duas espécies de *Bombus* (Torres & Galetto 1998), para *Peltastes peltatus* (Tostes *et al.* 2003), por abelhas euglossíneas e para *Allamanda blachetti* (Neves 2008) com *Eulaema nigrita* como principal polinizador.

As borboletas, geralmente, consideradas polinizadores de pouca eficiência (Faegri & Pijl 1979, Machado & Sazima 1987, Goldblatt & Manning 2007) representam um grupo importante na polinização de algumas Apocynaceae. A exemplo dos estudos de Waddington (1976), Franco (1991) e Neves (2008) que observaram borboletas como principais vetores de pólen para *Apocynum sibiricum*, *Prestonia riedelii* e *Mandevilla tenuifolia*, respectivamente.

Mariposas noturnas, principalmente esfingídeos, desempenham importante papel na polinização de espécies de Apocynaceae. Para *Plumeria rubra*, espécie noturna desprovida de recursos florais para os polinizadores (flor de engano), Haber (1984) não conseguiu registrar visitas às flores, mas, estimou a taxa de visitação através do exame da carga polínica na língua de esfingídeos. Segundo suas observações, 28 (5,1%) dos 550 esfingídeos analisados, apresentavam pólen de *P. rubra*, o que o levou a concluir que tais insetos são os verdadeiros polinizadores dessa planta.

Polinização por esfingídeos também foi constatada para *Hancornia speciosa* e *Himatanthus phagedaenicus* no litoral da Paraíba (Schlindwein *et al.* 2004). Para a primeira espécie, Darrault & Schlindwein (2005) registraram visitantes florais noturnos e diurnos de várias espécies, dentre os quais se destacaram abelhas Euglossine, e, principalmente, Lepidópteros, sendo quase todos os insetos visitantes de língua longa e os esfingídeos considerados os polinizadores efetivos. Para *H. phagedaenicus*, considerada pelos autores como sendo uma espécie de engano, não foram registradas espécies visitantes, no entanto, seus atributos florais a enquadrariam na síndrome de esfingofilia.

Informações sobre o processo de polinização para o gênero *Aspidosperma*, são extremamente escassas, haja vista que há apenas um estudo que apresenta informações a cerca da estrutura floral e biologia reprodutiva em *Aspidosperma quebracho-blanco*. Nesse estudo, Lin & Bernardello (1999) observaram visitantes florais pertencentes a várias espécies de insetos, totalizando 272 insetos diurnos (formigas, moscas e vespas) que contatavam apenas o nectário extrafloral dessa planta. À noite, também foram observados

visitantes, exclusivamente, mariposas (39 espécies), consideradas polinizadores legítimos, uma vez que foram os únicos visitantes a contatarem os órgãos reprodutivos da flor (Lin & Bernardello 1999).

Outros grupos de animais podem atuar como polinizadores para algumas espécies de Apocynaceae, como morcegos em *Mandevilla veraquensis* (Faegri & Pijl 1979) e beija-flores em *Mandevilla hirsuta* (Linhart & Feinsinger 1980), no entanto, são casos particulares, infreqüentes para a família.

Nos trabalhos que abordaram algum aspecto do sistema reprodutivo de espécies de Apocynaceae (Tabela 1; Fig. 1B) têm sido encontrados tanto representantes auto-compatíveis (Herrera 1991, Lin & Bernardello 1999, Torres & Galetto 1999, Löhne *et al.* 2004, Raju *et al.* 2005, Neves 2008), quanto sistema de auto-incompatibilidade (Waddington 1976, Haber 1984, Darrault & Schlindwein 2005). Sendo também registrado, para algumas espécies, a ocorrência de mecanismo de auto-incompatibilidade de ação tardia (Franco 1991, Lipow & Wyatt 1999, Lopes & Machado 1999, Neves 2008). O fato é que nas plantas dessa família, a polinização é totalmente dependente de vetores bióticos de pólen, o que é naturalmente obrigatório para as espécies auto-incompatíveis e fundamental para aquelas auto-compatíveis, nas quais não ocorre autopolinização espontaneamente.

▪ O mecanismo de polinização por engano

A interação entre flores e visitantes é estabelecida por meio de atração, e, dessa maneira, para um atrativo floral ser efetivo, seja esse primário (p.ex. néctar, pólen) ou secundário (p.ex. cor, odor), deve iniciar no visitante uma série de reações de forma a provocar ou satisfazer um determinado impulso, que na sua maioria é alimentar, sexual, ou relacionado à criação de prole (envolvendo também a construção de ninhos) (Faegri & Pijl 1979).

As flores sem recursos, primeiramente descritas por Sprengel (1793), ou flores de engano, atraem polinizadores através da semelhança com flores que produzem recursos e até com outros objetos (Dafni 1984) ou ainda pela exibição de um maior *display* floral (Ferdy *et al.* 1998). Essas flores ocorrem em cerca de 32 famílias de Angiospermas (Renner 2006), geralmente em famílias evolutivamente mais avançadas, como Orquidaceae e Asclepiadaceae, nas quais o engano floral ocorre com maior freqüência, o que leva à suposição de um surgimento recente desse mecanismo (Dafni 1984).

Nas Orquidaceae, por exemplo, cerca de 6500 a 9000 espécies são de engano, o que

corresponde aproximadamente a 1/3 do total das orquídeas conhecidas (Johnson & Nilsson 1999, Renner 2006). Para a família Apocynaceae esse mecanismo foi relacionado para cinco espécies, tais como, *Plumeria rubra*, *Nerium oleander*, *Aspidosperma quebracho-blanco* e *Himatanthus phagedaenicus* (Haber 1984, Herrera 1991, Lin & Bernadello 1999, Schlidwein *et al.* 2004), estando quase sempre associado a uma baixa frequência de visitas e, algumas vezes, a total ausência de registro de visitantes florais, o que, conseqüentemente, leva a uma baixa produção natural de frutos.

O sistema de polinização por engano pode estar inserido no conceito de mimetismo Batesiano, no qual um organismo obtém um determinado benefício através da imitação de um outro (Dafni 1984), e assim pode incluir três componentes: (1) um modelo, que emite estímulos ou sinais perceptíveis; (2) um mímico, que imita os estímulos ou sinais do modelo e (3) um “enganado”, que é receptivo aos sinais do modelo e, portanto, aos sinais similares do mímico (Pauster 1982). Nesse sistema, o benefício é unilateral (Dafni 1983) e, uma vez, que o polinizador não encontra recurso nas flores de engano, tal sistema deve ser necessariamente subsidiado por espécies que forneçam néctar ou outras fontes de energia para recompensar os polinizadores (Dafni 1984).

As possíveis vantagens das flores de engano estão relacionadas, pelo menos, hipoteticamente, com o aumento do *fitness* das plantas, uma vez que a energia que essas utilizariam para a produção de recursos florais, como néctar, por exemplo, seria relocada para outras finalidades, como para produção de mais flores ou de mais frutos; por outro lado, também poderia haver um aumento das taxas de polinização cruzada, em decorrência das poucas visitas às florais de uma mesma planta que não apresenta recursos, o que poderia resultar numa maior eficiência de exportação de pólen (Jersáková & Johnson 2006).

No entanto, para Johnson & Nilsson (1999), mesmo sendo plausível, não há ainda qualquer teste de hipótese que demonstre que o engano, em orquídeas, aumente a polinização cruzada. Muito pelo contrário, ao estudar a auto-polinização mediada por polinizadores em duas orquídeas de engano, *Dactylorhiza sambucina* e *Himantoglossum hircinum*, Kropf & Renner (2008) observaram níveis de geitonogamia comparáveis aos encontrados em outras espécies de angiospermas que produzem recursos florais. Para esses autores ainda não está evidente que o engano, particularmente nas orquídeas, possibilite baixos níveis de geitonogamia.

▪ A flor esfingófila e seu polinizador

As flores que são polinizadas por um determinado grupo de visitantes tendem a compartilhar determinadas características que estão relacionadas ao tamanho, comportamento e outras características biológicas dos polinizadores (Proctor *et al.* 1996). Estes padrões de caracteres comuns, para os quais flores de origens evolutivas totalmente diferentes podem convergir, que constituem as síndromes de polinização (Faegri & Pijl 1979), não são padrões evolutivos rígidos, mas sim claras expressões de tendências adaptativas (Proctor *et al.* 1996).

A esfingofilia, síndrome de polinização por esfingídeos, ocorre em muitas partes dos trópicos (e regiões temperadas) e está associada com uma rica flora, sendo comumente relacionada ao grupo das Asteridae, principalmente, as Apocynaceae, Rubiaceae, Solanaceae, Campanulaceae e Lobelioideae (Endress 1994), mas também ocorrendo em outras famílias botânicas como nas Bignoniaceae, Bombacaceae, Cactaceae, Convolvulaceae, Fabaceae, Gesneriaceae, Martyniaceae, Onagraceae e Orchidaceae (Moré *et al.* 2005). Para a família das Apocynaceae há diversos gêneros nos quais há espécies adaptadas a polinização por esfingídeos tais como *Ambelania*, *Aspidosperma*, *Hancornia*, *Himatanthus*, *Macrosiphonia*, *Malouetia*, *Mandevilla*, *Peschiera* e *Plumeria* (Schlindwein *et al.* 2004).

Os esfingídeos (Sphingidae), de ampla distribuição mundial e com cerca de 1300 espécies e 203 gêneros (Moré *et al.* 2005), usualmente, são considerados eficientes polinizadores (Faegri & Pijl 1979, Haber & Frankie 1989, Endress 1994, Proctor *et al.* 1996, Locatelli & Machado 1999, Kitching & Cadiou 2000, Moré *et al.* 2005). O que se justifica pelo comportamento de pairarem ao sugar o néctar das flores, exigindo uma alta taxa metabólica (Faegri & Pijl 1979), e, conseqüentemente, a necessidade de visitar muitas flores por noite (Moré *et al.* 2005), como também pela capacidade de percorrer grandes distâncias (Endress 1994) e de carregarem grandes quantidades de pólen em partes específicas do seu corpo (Haber & Frankie 1989), principalmente, sob a probóscide e sob a cabeça (Faegri & Pijl 1979).

Em contrapartida, esses animais caracterizam-se, normalmente, por seu hábito alimentar oportunístico (Haber & Frankie 1989). Como conseqüência, rotineiramente, podem carregar uma carga polínica proveniente de uma mescla de espécies vegetais, o que pode diminuir a eficiência destes, como transportadores de pólen entre plantas co-específicas (Haber & Frankie 1989).

Como muitos esfingídeos são ativos durante o crepúsculo e também à noite, as flores polinizadas por esses animais, freqüentemente, abrem-se durante esse período, são brancas ou de uma coloração clara que possibilita o seu reconhecimento na escuridão, têm, geralmente, tubos ou esporões (aguiilhão) mais longos, e, ainda, caracterizam-se por suas fragrâncias doces e intensas, freqüentemente, mais fortes durante a noite (Faegri & Pijl 1979, Scoble 1992, Weberling 1992, Endress 1994, Proctor *et al.* 1996) e pela abundante produção de néctar (Scoble 1992). A estrutura de pouso nessas flores, quando presente, está associada com funções outras como a atração visual, local de dispersão de odor, ou ainda como guias para inserção da probóscide (Faegri & Pijl 1979).

REFERÊNCIAS

- DAFNI, A. 1983. Pollination of *Orchis caspia* – a nectarless plant which deceives the pollinators of nectariferous species from other plant families. *Journal of Ecology* 71: 467 – 474.
- DAFNI, A. 1984. Mimicry and deception in pollination. *Annual Review of Ecology Systematics* 15: 259 – 278.
- DARRAULT, R. O., & C. SCHLINDWEIN. 2005. Limited fruit production in *Hancornia speciosa* (Apocynaceae) and pollination by nocturnal and diurnal insects. *Biotropica* 37: 381-388.
- ENDRESS, P. K. 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge University Press, Cambridge. 499 p.
- ENDRESS, M. E., & R. V. BRUYNS. 2000. A revised classification of the Apocynaceae s.l. *The Botanical Review* 66: 1–56.
- FAEGRI, K., & L. van der PIJL. 1979. The principles of pollination ecology. London: Pergamon Press. 244p.
- FALLEN, M. E. 1986. Floral structure in Apocynaceae: morphological, functional and evolutionary aspects. *Botanischer Jahrbucher Systematik*. 106: 245-286.
- FERDY, J. B., P. H. GOUYON, J. MORET, & B. GODELLE. 1998. Pollinator behavior and deceptive pollination: learning process and floral evolution. *American Naturalist* 152: 698 – 705.
- FRANCO, A. L. 1991. Biologia floral de duas espécies sincronopáticas de *Prestonia* (Apocynaceae). Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas. Campinas.
- FRANKIE, G. W., P. A. OPLER, & K. S. BAWA. 1976. Foraging behaviour of solitary bees: implications for outcrossing of a neotropical forest tree species. *Journal of Ecology* 62: 881-919.
- GOLDBLATT, P. J., & C. MANNING. 2007. Pollination of *Romulea syringodeoflora* (Iridaceae: Crocoideae) by a long-proboscid fly, *Prosoeca* sp. (Diptera: Nemestrinidae). *South African Journal of Botany* 73: 56-59.
- HABER, W. A. 1984. Pollination by deceit in a mass-flowering tree *Plumeria rubra* L. (Apocynaceae). *Biotropica* 16: 269-275.

- HABER, W. A., & G. W. FRANKIE. 1989. A tropical hawkmoth community: costa rica dry forest *Sphingidae*. *Biotropica* 21: 155-172.
- HERRERA, J. 1991. The reproductive biology of riparian Mediterranean shrub *Nerium oleander* L. (Apocynaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 106: 147-172.
- HOWELL, G. J., A. T. SLATER, & R. B. KNOX. 1993. Secondary pollen presentation in Angiosperms and its biological significance. *Australian Journal of Botany* 41: 417- 438.
- JERSÁKOVÁ, J., & S. D. JOHNSON. 2006. Lack of floral nectar reduces self-pollination in a fly-pollinated orchid. *Oecologia* 147: 60 – 68.
- JOHNSON, S. D., & L. A. NILSSON. 1999. Pollen carryover, geitonogamy, and the evolution of deceptive pollination systems in orchids. *Ecology* 80: 2607 – 2619.
- KITCHING, I. J., & J. M. CADIOU. 2000. Hawkmoth of the world: an annotated and illustrated revisionary checklist (Lepidoptera: Sphingidae). London Comell Univ. Press. 226 p.
- KOCH, I., V. BITTRICH, & L. S. KINOSHITA. 2002. Reproductive biology and functional aspects of the floral morphology of *Rauvolfia sellowii* Müll. Arg. (Apocynaceae; Rauvolfioideae) – a report of dioecy in Apocynaceae. *Botanische Jahrbücher* 124: 83-104.
- KROPF, M., & S. S. RENNER. 2008. Pollinator-mediated selfing in two deceptive orchids and a review of pollinium tracking studies addressing geitonogamy. *Oecologia* 155: 497 – 508.
- LIN, S., & G. BERNARDELLO. 1999. Flower structure and reproductive biology in *Aspidosperma quebracho-blanco* (Apocynaceae), a tree pollinated by deceit. *International Journal of Plant Sciences* 160: 869 – 878.
- LINHART, Y.B., & P. FEINSINGER. 1980. Plant-Hummingbird interactions: effects of island size and degree of specialization on pollination. *Journal of Ecology* 68: 745-760.
- LIPOW, S. R., & R. WYATT. 1999. Floral morphology and late-acting self-incompatibility in *Apocynum cannabinum* (Apocynaceae). *Plant Systematics and Evolution* 219: 99-109.
- LOCATELLI, E., & I. C. S. MACHADO. 1999. Floral biology of *Cereus fernambucensis*: a sphingophilous cactus of restinga. *Bradleya* 17: 86-94.
- LÖHNE, C., I. C. MACHADO, S. POREMBSKI, C. ERBAR, & P. LEINS. 2004. Pollination biology of a *Mandevilla* species (Apocynaceae), characteristic of NE-Brazilian inselberg vegetation. *Botanischer Jahrbucher Systematik* 125: 229-243.

- LOPES, A. V., & I. C. MACHADO. 1999. Pollination and reproductive biology of *Rauvolfia grandiflora* (Apocynaceae): secondary pollen presentation, herkogamy and self-incompatibility. *Plant Biology* 1: 547-553.
- MACHADO, I. C. S., & M. SAZIMA. 1987. Estudo comparativo da biologia floral em duas espécies invasoras *Ipomoea hederifolia* e *I. quamoelit* (Convolvulaceae). *Revista Brasileira de Biologia* 47: 425-436.
- MORÉ, M., I. J. KITCHING, & A. A. COCUCCHI. 2005. Sphingidae: esfíngidos de Argentina. 1ª edição. Buenos Aires: L.O.L.A. 166p.
- NEVES, L. A. 2008. Fenologia e biologia reprodutiva de duas espécies simpátricas de Apocynaceae (*Allamanda blanchetii* A. DC. e *Mandevilla tenuifolia* J. C. Likan Woodson) ocorrentes em caatinga no cariri paraibano. Dissertação de Mestrado. Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
- PASTEUR, G. 1982. A classification review of mimicry systems. *Annual Review of Ecology Systematics* 13: 169 – 199.
- PINTO, C. E., R. OLIVEIRA, & C. SCHLINDWEIN. 2008. Do consecutive flower visits within a crown diminish fruit set in mass-flowering *Hancornia speciosa* (Apocynaceae)? *Plant Biology* 10: 408 – 412.
- PROCTOR, M., P. YEO & A. LACK. 1996. The natural history of pollination. London: Harper Collins Publishers. 479p.
- RAJU, A. J. S., R. ZAFAR, & S. P. RAO. 2005. Floral device for obligate selfing by remote activity and anemochory in *Wrightia tinctoria* (Roxb.) R. Br. (Apocynaceae). *Current Science* 88: 1378-1380.
- RAPINI, A. 2000. Sistemática: estudos em Asclepiadoideae (Apocynaceae) da cadeia do espinhaço de Minas Gerais. Tese de Doutorado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- RENNER, S. S. 2006. Rewardless flowers in the angiosperms and the role of insect cognition in their evolution. In N. M. Waser, J. Ollerton (Eds.). *Plant–pollinator interactions: from specialization to generalization*, pp. 123 – 144. University of Chicago Press, Chicago.
- SCHLINDWEIN, C., R. O. DARRAULT, & T. GRISI. 2004. Reproductive strategies in two sphingophilous apocynaceous trees attracting pollinators through nectar or deceit. In S. W. Breckle, B. Schweizer, and A. Fangmeier (Eds.). *Results of worldwide ecological studies. Proceedings of the 2nd Symposium of the A.F.W. Schimper-Foundation*, pp. 215-227. Verla Günter Heimbach, Stuttgart.

- SCHICK, B. 1982. Untersuchungen über die Biotechnik der Apocynaceenblüte. II. Bau und Funktion des Bestäubungsapparates. *Flora* 172: 347-371.
- SCOBLE, M. J. 1992. *The Lepidoptera: form, function and diversity*. Oxford University Press, New York. 404p.
- SENNBLAD, B., & B. BREMER. 2002. Classification of Apocynaceae s.l. according to a new approach combining Linnean and phylogenetic taxonomy. *Systematic Biology* 51: 389-409.
- SOUZA, V. C., & H. LORENZI. 2008. *Botânica sistemática: guia ilustrado para a identificação das famílias de fanerógamas nativas e exóticas no Brasil, baseado em APG II*. 2^a. ed. São Paulo: Instituto Plantarum de Estudos da Flora Ltda. 704p.
- TORRES, C., & L. GALETTO. 1998. Patterns and implications of floral nectar secretion, chemical composition, removal effects and standing crop in *Mandevilla pentlandiana* (Apocynaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 127: 207-233.
- TORRES, C., & L. GALETTO. 1999. Factors constraining fruit set in *Mandevilla pentlandiana* (Apocynaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 129: 187-205.
- TOSTES, R. B., M. F. VIEIRA, & L. A. O. CAMPOS. 2003. Polinização de *Peltastes peltatus* (Vell.) Woodson (Apocynoideae, Apocynaceae) por abelhas euglossíneas. In G. A. R. Melo, & I. Alves-dos-Santos (Eds.). *Apoidea Neotropica: homenagem aos 90 anos de Jesus Santiago Moure*. pp. 298 – 302. Editora UNESCO, Criciúma.
- WADDINGTON, K. D. 1976. Pollination of *Apocynum sibiricum* (Apocynaceae) by Lepidoptera. *The Southwestern Naturalist* 21: 31-36.
- WALKER, D. B. 1978. Postgenital carpel fusion in *Catharanthus roseus* (Apocynaceae) IV. Significance of the fusion. *American Journal of Botany* 65: 119-121.
- WEBERLING, F. 1992. *Morphology of flowers and inflorescences*. New York, Cambridge University Press. 405 p.
- WESTERKAMP, C. 1998. Bee flowers with adaptations against bees: the keel blossoms. In 3^o Encontro sobre abelhas, p. 92-100. Ribeirão Preto, São Paulo.
- YEO, P. F. 1993. Secondary pollen presentation: form, function and evolution. *Plant Systematics and Evolution Supplement* 6: 1-268.

TABELA 1. Informações sobre polinização e sistema reprodutivo em espécies de Apocynaceae s.s.

Subfamília/ Espécie	Recurso floral	Sistema de polinização	Sistema reprodutivo	Referência
1. Rauvolfioideae Kostel				
1. <i>Allamanda blanchetii</i> A. DC.	+	Melitofilia	auto-incompatível ^b	Neves (2008)
2. <i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> Schlecht.	-	falenofilia ^a	auto-compatível	Lin & Bernardello (1999)
3. <i>Hancornia speciosa</i> Gomez	+	Esfingofilia	auto-incompatível	Darrault & Schlindwein (2005)
4. <i>Himatanthus phagedaenicus</i> (Mart.) Woodson	-	esfingofilia ^a	...	Schlindwein <i>et al.</i> (2002)
5. <i>Plumeria rubra</i> L.	-	esfingofilia ^a	auto-incompatível	Haber (1984)
6. <i>Rauvolfia grandiflora</i> Mart. ex A. DC.	+	Melifotilia	auto-incompatível ^b	Lopes & Machado (1999)
2. Apocynoideae Burnett				
7. <i>Apocynum cannabinum</i>	+	...	auto-incompatível ^b	Lipow & Wyatt (1999)
8. <i>Apocynum sibiricum</i> Jacq.		Psicofilia	auto-incompatível	Waddington (1976)
9. <i>Mandevilla amabilis</i>	-	...	auto-compatível	S. Lipow (dados não publicados)
10. <i>Nerium oleander</i> L.	-	melitofilia ^a	auto-compatível	Herrera (1991)
11. <i>Wrightia tinctoria</i> (Roxb.) R.Br.	+	entomofilia*	auto-compatível	Raju <i>et al.</i> (2005)
12. <i>Mandevilla</i> sp.	+	Melitofilia	auto-compatível	Lohne <i>et al.</i> (2004)
13. <i>Mandevilla tenuiflora</i> J.C. Mikan Woodson	+	Psicofilia	auto-compatível	Neves (2008)
14. <i>Peltastes peltatus</i> (Vell.) Woodson	+	Melitofilia	...	Tostes <i>et al.</i> (2003)
15. <i>Prestonia coalita</i> (Vell.) Woodson	+	Melitofilia	auto-incompatível ^b	Franco (1991)
16. <i>Prestonia riedelii</i> (Müll. Arg.)	+	Psicofilia	auto-incompatível ^b	Franco (1991)

a = espécie de engano; b = espécie com mecanismo de auto-incompatibilidade de ação tardia; ... = informação não encontrada; +/- = presença/ausência de néctar; * = espécie polinizada por abelhas, vespas, borboletas e formigas.

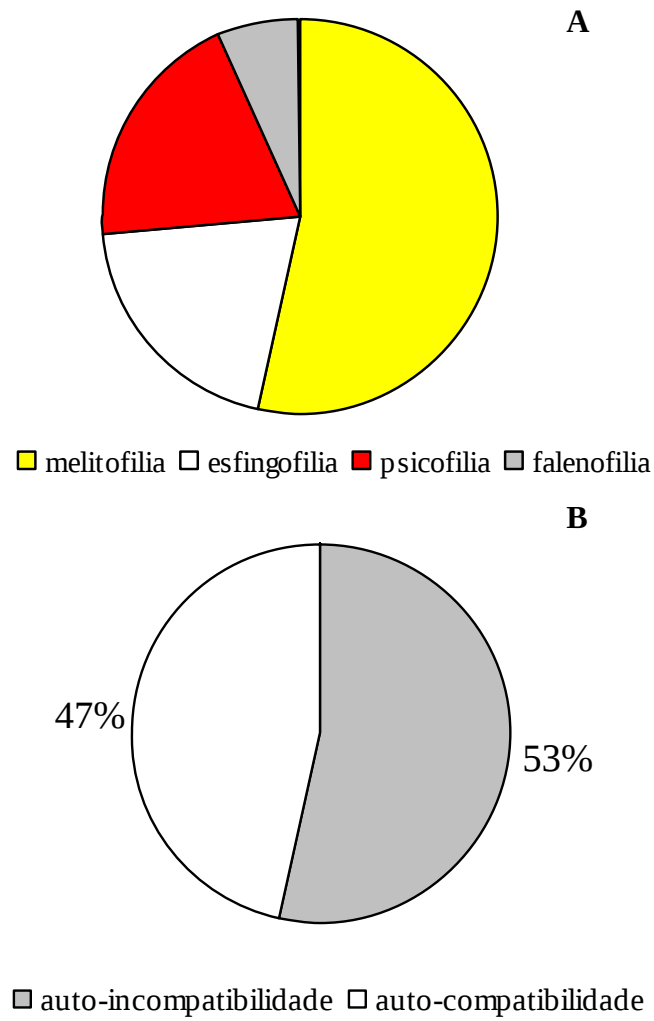


FIGURA 1. Principais síndromes de polinização (A) e sistemas reprodutivos (B) registradas em espécies de Apocynaceae s.s.

**Esfingofilia e Polinização por Engano em *Aspidosperma pyrifolium* Mart., uma
Apocynaceae Arbórea Endêmica de Caatinga**

(Manuscrito a ser enviado para o periódico BIOTROPICA).

Esfingofilia e Polinização por Engano em *Aspidosperma pyrifolium* Mart., uma Apocynaceae Arbórea Endêmica de Caatinga^{1,2}

Joel A. Queiroz³, Zelma G. M. Quirino⁴ & Isabel C. S. Machado^{5,6}

³ Universidade Federal de Pernambuco, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Departamento de Botânica, Recife, Pernambuco, Brasil.

⁴ Universidade Federal da Paraíba, DEMA/CCAEE, Rio Tinto, PB, Brasil.

⁵ Departamento de Botânica – Centro de Ciências Biológicas – Universidade Federal de Pernambuco.

1. Received_____; revision accepted_____.

2. Projeto Peld – CNPq – Caatinga estrutura e funcionamento.

⁶ Autor para correspondência: icsmachado@yahoo.com.br

ABSTRACT

It was investigated the reproductive phenology of the *Aspidosperma pyrifolium*, its reproductive and floral biology and the pollination in natural populations from RPPN Fazenda Almas, Paraíba, Brazil. *Aspidosperma pyrifolium* presents an annual flowering period, it is restricted to the dry season, in which the massive production of flowers characterizes its individuals. The flowers are classified in the sphingophily and phanelophily syndromes, are salveformes, presenting five pale segments and a short greenish floral tube, that can be entered through its narrow pentagonal throat. The beginning of its lifespan is crepuscular, and the corolla give off a sweet-smelling odour. Its five anthers form a cone-shaped structure into the floral tube, the pollen is presented as piled mass in the cone of anthers, making possible, then, an effective deposition of pollen on the visitor's tongue. The style head has the double function of producing a sticky substance and stigma, however, it does not take part in the flower's pollen secondary presentation mechanism. *Aspidosperma pyrifolium* flower does not give pollinators nectar, hence, this pollination is a deceptive. Nocturnal lepidoptera (Sphingidae and Noctuidae) are the pollinators of the *A. pyrifolium*. The low rate of fruit production presented by the *A. pyrifolium*, despite of large number of flowers, is interpreted as a result of the few visits of pollinators, of the deceptive pollination, that can discourage frequent visits, and of the nocturnal's behaviour, which promotes the pollen flow between flowers in the same individual, causing loss of pollen to this species, that is self-incompatible.

Key words: Apocynaceae; caatinga; deceptive flower; endemism; phanelophily; sphingophily.

RESUMO

A fenologia reprodutiva, a biologia floral e reprodutiva e a ecologia da polinização de *Aspidosperma pyrifolium* (Apocynaceae) foram investigadas em populações naturais da RPPN Fazenda Almas, Paraíba, Brasil. *Aspidosperma pyrifolium* exibe floração anual e cornucópia, restrita a estação seca (novembro-fevereiro), cujos indivíduos são caracterizados pela produção massiva de flores. Essas se enquadram nas síndromes de esfingofilia e fanelofilia, são hipocrateriformes, apresentando cinco lobos esbranquiçados e um tubo floral esverdeado e curto, que pode ser acessado pela estreita fauce pentagonal. O início de antese é crepuscular, e os lobos da corola liberam intenso odor adocicado. As cinco anteras agrupam-se numa estrutura em formato de cone no interior do tubo floral, sendo o pólen apresentados como uma massa aglomerada no interior do cone de anteras, permitindo assim, uma deposição eficiente destes na probóscide dos visitantes. A cabeça do estilete está envolvida na dupla função de produção de substância pegajosa e de estigma, não participando, porém, do mecanismo de apresentação secundária de pólen da flor. As flores de *A. pyrifolium* não oferecem néctar aos polinizadores, sendo a polinização realizada por engano. Lepidópteros noturnos (Sphingidae e Noctuidae) são os polinizadores de *A. pyrifolium*. A baixa quantidade de frutos produzida por indivíduo em *A. pyrifolium*, em despeito do grande número de flores, é interpretada como o resultado da baixa frequência de visitas de polinizadores, do mecanismo de polinização por engano, que pode desestimular visitas freqüentes, e do comportamento dos noctuídeos, que promove o fluxo de pólen entre flores do mesmo indivíduo, gerando perda de pólen nessa espécie que é auto-incompatível.

INTRODUÇÃO

A família Apocynaceae s.s. apresenta distribuição tropical e sub-tropical ((Rapini 2000, Sennblad & Bremer 2002, Souza & Lorenzi 2008) cujas espécies exibe flores estruturalmente complexas (Fallen 1986) hipocrateriformes, com androceu e gineceu inseridos dentro de um tubo floral, apresentando, geralmente, mecanismos que tornam o processo de polinização especializado como hercogamia e apresentação secundária de pólen (Yeo 1993, Lopes & Machado 1999, Darrault & Schlindwein 2005, Neves 2008).

Polinização por insetos nas Apocynaceae, principalmente, por Hymenoptera e Lepidoptera, é mais comum (Endress 1994), o que tem sido demonstrado em diferentes estudos (Waddington 1976, Haber 1984, Franco 1991, Herrera 1991, Torres & Galetto 1998, Lipow & Wyatt 1999, Lopes & Machado 1999, Tostes *et al.* 2003, Löhne *et al.* 2004, Schlindwein *et al.* 2004, Darrault & Schlindwein 2005, Neves 2008).

Nos representantes dessa família, o único recurso floral disponível para os polinizadores é o néctar (Endress 1994), mas, em algumas espécies, como *Plumeria rubra* (Haber 1984), *Nerium oleander* (Herrera 1991), *Aspidosperma quebracho-blanco* (Lin & Bernardello 1999) e *Himatanthus phagedaenicus* (Schlindwein *et al.* 2004) as flores não produzem qualquer tipo de recurso, caracterizando, dessa forma, o processo de polinização por engano na família (Pauster 1982, Dafni 1983, 1984, Ferdy *et al.* 1998, Johnson & Nilsson 1999, Renner 2006, Jersáková & Johnson 2006).

O gênero *Aspidosperma* Mart. et Zucc. com cerca de 130 espécies, de ocorrência do México à Argentina, das quais 80 ocorrem no Brasil (Rizzini 1995), constitui uma importante fonte de madeira, valorizada comercialmente nos neotrópicos (Woodson 1951, Lin & Bernardello 1999). Na Caatinga, formação vegetacional exclusiva do Brasil, esse gênero está representado por três espécies endêmicas, dentre as quais *Aspidosperma pyrifolium* Mart. (subfam. Plumerioideae) (Giulietti *et al.* 2002), uma arbórea de larga ocorrência nesse ambiente semi-árido (Sampaio 1996, Pereira 2000, Alcoforado-Filho *et al.* 2003, Amorim *et al.* 2005, Andrade *et al.* 2005, Queiroz *et al.* 2006). Segundo Maia (2004), além de alguns usos regionais (medicinal, ornamental), e do valor de sua madeira, utilizada para diferentes fins, *A. pyrifolium* pode ser especialmente indicada na restauração florestal de áreas degradadas do semi-árido, uma vez que sua alta resistência às condições xéricas da Caatinga possibilita a sua utilização nessa importante prática ecológica.

Visando conhecer a dinâmica reprodutiva de *A. pyrifolium*, conhecimento que pode ser útil em projetos de manejo e restauração, objetivou-se nesse estudo, responder as

seguintes questões (1) quem são os visitantes florais e os polinizadores efetivos de *A. pyrifolium*? (2) há disponibilidade de recurso nas flores de *A. pyrifolium* para os polinizadores? (3) há dependência de vetor biótico de pólen para a formação de frutos e sementes em *A. pyrifolium*? (4) como ocorre o processo de polinização? (5) como é o sistema reprodutivo?

MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDO.— O estudo de campo foi desenvolvido na Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) Fazenda Almas (7°28'45"S e 36°54'18"W), localizada no cariri ocidental do estado da Paraíba, Nordeste do Brasil (Fig. 1A). A RPPN Fazenda Almas é considerada a maior área remanescente de Caatinga protegida da Paraíba, com 3.505 hectares (Barbosa 2008), sendo constituída de vegetação arbórea-arbustiva (Andrade-Lima, 1981) (Fig.1B) a qual é caracterizada pela xerofilia (Prado 2003), como a caducifolia, suculência, predominância de arbustos e árvores de pequeno porte, além da descontinuidade na cobertura das copas (Rodal & Sampaio 2002).

O cariri ocidental, também denominado de “Cariris Velhos”, apresenta clima ‘semi-árido quente’ (Bsh), segundo classificação de Köppen, e estações, chuvosa (março a junho) e seca (julho a fevereiro), bem definidas durante o ano (Governo do Estado da Paraíba/SE/UFPB 1989). A precipitação nessa região é irregular e inferior a 600 mm/ano, embora alguns locais possam receber menos de 250mm/ano (Sampaio 1995), e as temperaturas médias anuais são elevadas, entre 26 e 30°C (Prado 2003). O histórico de precipitação durante os dois anos de observação, abril/2007 a janeiro/2009, refletiu, consideravelmente, a irregularidade das chuvas na região. No primeiro ano a precipitação acumulada foi de 439,3mm, estendendo-se de janeiro a setembro. No ano de 2008, as chuvas ocorreram com maior intensidade, precipitação total situando-se acima de 800mm, com maior registro para março (366,8mm) (Fig. 2A).

FENOLOGIA REPRODUTIVA.— A fenologia reprodutiva de indivíduos (n=15) de *A. pyrifolium* (Fig. 1C) foi acompanhada mensalmente durante o período de abril/2007 a janeiro/2009. Sendo a intensidade das fenofases (floração e frutificação) estimada segundo escala quantitativa proposta por Fournier (1974), a qual varia entre 0 e 4, onde (0) representa a ausência do fenômeno observado e (1, 2, 3 e 4) a sua presença, com magnitudes de 1-25%, 26-50%, 51-75%, e 76-100%, respectivamente. O padrão fenológico de floração, por sua vez,

foi determinado utilizando-se modelos de classificação baseados em Gentry (1974) e Newstrom *et al.* (1994). Também foi calculado o Índice de sincronia de floração para a população segundo método de Augspurger (1983). Foi analisada a relação entre precipitação pluviométrica e floração de *A. pyrifolium*, através do Teste de Correlação de Spearman, utilizando o Programa STATISTICA.

MORFOLOGIA, BIOLOGIA FLORAL E REPRODUTIVA.— Botões e flores, provenientes de indivíduos diferentes (n=30) de *A. pyrifolium* foram coletados e fixados em álcool 70% para os estudos da biologia floral. Foram registrados dados da morfometria e desenvolvidos desenhos ilustrativos em câmara clara acoplada a microscópio estereoscópico das principais partes florais e da estrutura interna da flor. A razão P/O (Cruden 1977) foi determinada através da contagem direta do número de grãos de pólen e de óvulos por flor (n=30), sendo a viabilidade polínica estimada pela contagem de grãos de pólen corados em solução de carmim acético 2% (Radford *et al.* 1974). Para determinar o período de receptividade estigmática, foi utilizada solução de permanganato de potássio (KMnO₄ 0,25%), no estigma de flores (n=10) de diferentes dias de antese, e também por meio de testes com peróxido de hidrogênio (Zeisler 1938). A região correspondente ao estigma foi localizada através da análise, sob microscopia de fluorescência, do local de penetração dos tubos polínicos na cabeça do estilete em flores (n=10) polinizadas naturalmente.

A antese floral, que compreende desde o horário de abertura da flor a sequência de mudanças ocorrentes durante a vida dessa, foi acompanhada em flores (n=40) devidamente marcadas e enumeradas. Para determinar a presença/ausência de néctar em *A. pyrifolium*, botões em pré-antese (n=30) foram encobertos com sacos de voal e monitorados durante toda a duração de antese. Para determinar os locais de produção de odor na flor, partes da corola (lobos e tubo floral) foram dissecadas e colocadas, separadamente, em frascos de vidros sendo esses hermeticamente fechados e examinados após uma hora, por cinco pessoas, quanto à emissão ou não de substância odorífera dentro dos frascos (Dafni 1992). Ainda, foram colocadas flores (n=10) em solução contendo água destilada e vermelho neutro por 30min, para determinar a localização dos osmóforos (Vogel 1990, Dafni 1992).

Para análise do sistema reprodutivo foram realizados testes de polinização em flores de diferentes indivíduos (n=15) de *A. pyrifolium* pertencentes a sete sub-populações, com cerca de 20-100m metros de distância entre si. A ocorrência de autopolinização espontânea foi verificada através da observação de formação de frutos em inflorescências (n=45) isoladas com sacos de voal ainda em botões. A formação ou não de frutos também foi

verificada após polinizações manuais, com grãos de pólen da mesma flor para o tratamento de autopolinização (n=55), e com pólen provenientes de indivíduos geneticamente distintos, utilizando-se como doador de grãos de pólen indivíduos distantes no mínimo 50m dos receptores, para o tratamento de xenogamia (n=75). Em ambos os experimentos foi polinizada apenas uma flor por inflorescência, a qual estava encoberta com saco de voal desde a pré-antese, sendo a deposição de pólen no estigma para cada flor, o resultado de introduções de fios de náilon de 0,25mm de diâmetro. Para quantificar a polinização natural, flores (n=250), sob condições naturais, foram marcadas e acompanhadas quanto à formação ou não de frutos.

A quantidade média de flores produzidas por indivíduo (n=10) foi estimada através do produto dos valores oriundos da contagem do número de flores produzidas por inflorescência (n=40), do número de inflorescência em ramos secundários (n= 20), de cerca de 1m de comprimento, e do número de ramos secundários por indivíduo (n=10). O número médio de frutos por indivíduo, foi contabilizado em indivíduos (n=100) de cinco sub-populações. A razão flor/fruto foi estimada pela divisão do número médio de flores/indivíduo pelo número médio de frutos/indivíduo. Para estimar a razão semente/óvulo (S/O) dividiu-se o número médio de sementes maduras produzidas por fruto (n=100) aleatoriamente coletados pelo número de óvulos por flor (n=30) (Wiens 1984). O índice de auto-incompatibilidade (ISI) foi obtido da razão entre número de frutos produzidos por auto-polinização pelo número de frutos produzidos através de polinização cruzada (Bullock 1985).

Também foi observado o desenvolvimento de tubos polínicos provenientes de cruzamentos manuais. Após realizadas autopolinizações (n=10) e polinizações cruzadas (n=10) em flores previamente isoladas com sacos de voal, coletou-se os pistilos em diferentes horários, 24hs, 48hs e 72hs, sendo esses armazenados em FAA(50%), e posteriormente corados com azul de anilina para preparação de lâminas e análise sob microscópio de fluorescência (Martin 1959).

VISITANTES FLORAIS.— Os animais visitantes às flores foram observados diretamente no campo, em plantas focais, ca 98 horas de observações noturnas, e fotografados para registro e análise de comportamento. Foram registrados o horário e a duração de visitas, a frequência e o comportamento durante as visitas e ainda os atributos morfológicos dos insetos e possíveis regiões de contato com as estruturas reprodutivas das flores. Exemplos encontram-se depositados na coleção do Laboratório de Biologia Floral e Reprodutiva, Departamento de

Botânica, da Universidade Federal de Pernambuco, sendo a identificação dos visitantes florais realizada com auxílio de especialistas.

O papel ecológico dos visitantes florais, designados nesse estudo como polinizadores efetivos (PE), polinizadores ocasionais (PO) e pilhadores (PI), foi determinado tomando-se como base a frequência de visitas desses insetos, mas, principalmente, o seu comportamento durante essas visitas, levando-se em conta se esses contatavam as estruturas reprodutivas florais e apresentavam pólen nas suas partes bucais, e acima de tudo, se o comportamento de visita, efetivamente, viabilizaria o transporte de pólen para o estigma, e posterior a fecundação.

A quantidade de grãos de pólen depositada na probóscide dos insetos durante cada visita as flores de *A. pyrifolium* foi estimada através da contagem do número de grãos de pólen contidos em fios de nylon após a sua inserção no tubo de flores (n=10) previamente ensacadas. Para cada flor foram inseridos e retirados cinco fios de náilon (0,25mm de diâmetro) simulando cinco visitas seqüenciais. Os grãos de pólen contidos nos fios de náilon foram retirados com gelatina glicerizada (Neves 2008), colocados em lâminas histológicas e contabilizados sob estereomicroscópio.

RESULTADOS

FENOLOGIA REPRODUTIVA.— O período de floração da população de *Aspidosperma pyrifolium* registrado nos dois anos desse estudo foi de aproximadamente três meses, iniciando nos últimos meses da estação seca e primeiros meses da chuvosa, entre início de novembro e final de fevereiro (Fig. 2B), sendo registrado maior número de indivíduos com flores durante os meses de dezembro e janeiro. O cálculo do índice de sincronia de floração para a população ($Z = 0,26$) revelou a baixa sincronia entre os indivíduos de *A. pyrifolium*. Não foi detectada correlação entre floração de *A. pyrifolium* e precipitação ($r_s = -0,24$; $p = 0,30$). O período compreendido entre a quebra da dormência das gemas laterais, emissão de botões florais e senescência das flores, em cada um dos indivíduos monitorados, teve uma duração de cerca de quinze dias e o pico médio de floração/indivíduo, ou seja, quando esses apresentavam intensidade de floração acima de 75% (Fig. 3A), ca 5,7 dias de duração. A frutificação iniciou-se após um mês da floração dos primeiros indivíduos, em novembro/dezembro, quando pequenos frutos ainda em desenvolvimento foram registrados, sendo o início de dispersão coincidente com o início da estação seca entre agosto/setembro.

MORFOLOGIA, BIOLOGIA FLORAL E REPRODUTIVA.—*Aspidosperma pyrifolium* apresenta inflorescências cimosas, ao longo das quais as flores (ca 24,55 flores/inflorescência) podem assumir orientações variadas, desde verticais (com fauce voltada para cima ou para baixo) à pendentes ou até horizontais (Fig. 3B). As flores são pequenas, actinomorfas e hermafroditas, sendo constituída de corola com arquitetura do tipo hipocrateriforme, a qual apresenta cinco lobos esbranquiçados e livres e um tubo floral esverdeado e curto. O acesso ao interior do tubo floral, onde se localizam as estruturas férteis da flor, se dá através da fauce de formato pentagonal (ver Tabela 1 para dados das características da flor).

O androceu é composto por cinco estames epipétalos cujas anteras apresentam deiscência dorsifixa e encontram-se livres da cabeça do estilete, mas, estão organizadas de tal maneira a formar uma estrutura semelhante a um cone localizada abaixo da fauce da corola e acima da cabeça do estilete (Fig. 4A). A deiscência das anteras é um dos primeiros eventos do desenvolvimento da flor, sendo observada ainda em botões em pré-antese. Desse modo, quando a flor está completamente aberta, o seu estoque de pólen, em média 83% do pólen total, encontra-se no espaço existente entre o cone de anteras (Fig. 4B).

Por sua vez, o gineceu é constituído da cabeça do estilete (que contém o estigma), estilete e ovário, o qual é bicarpelar, dialicarpelar e súpero (Fig. 4A). A cabeça do estilete em *A. pyrifolium*, simples e claviforme (Fig. 4C), apresenta duas regiões visivelmente distintas. Uma delas de maior comprimento e diâmetro está coberta por tecido piloso e por substância úmida de consistência pegajosa, onde os grãos de pólen se aderem e tubos polínicos se desenvolvem (Fig. 4D), e outra região menor, localizada na porção apical da cabeça do estilete, onde se observam duas pequenas protuberâncias de aspecto menos denso e mais liso, não encontrando-se grãos de pólen na sua superfície nem tampouco tubos polínicos em desenvolvimento. O estigma encontra-se receptivo durante toda a vida da flor, permanecendo funcional até aproximadamente 24hs após a queda da corola. Cada flor apresenta em média 1630,2 grãos de pólen e 20,66 óvulos, gerando uma razão P/O de 78,5.

O início de antese das flores é sincrônico e crepuscular (Fig. 5A), observado a partir das 15:00 hs com o lento movimento de distensão dos lobos da corola, processo que se estende até o início da noite (18:00 hs), quando a flor está completamente aberta (Fig. 5B). A corola e o androceu, de 72% das flores observadas, entram em senescência entre o segundo e quarto dia de antese, de forma que apenas o cálice e as estruturas reprodutivas femininas permanecem na flor (Fig. 5C). Assim que a corola cai, a cabeça do estilete apresenta coloração esverdeada, porém, após 24hs adquire tonalidade amarronzada, escurecendo, gradualmente, até secar e cair, por volta de dois a três dias a partir da queda da corola.

Algumas flores, encobertas com sacos de voal durante a antese, apresentaram uma pequena quantidade de substância adocicada, viscosa na parte externa do tubo floral.

Mudanças de coloração nos lobos da corola, apesar de não muito visíveis, ocorreram ao longo do desenvolvimento das flores, assim como na intensidade de emissão de odor, a qual foi bastante perceptível durante a antese. Botões jovens apresentam coloração verde clara, enquanto que botões em pré-antese e flores recém abertas apresentam tonalidade esbranquiçada. Nessas flores esbranquiçadas os lobos da corola emitem intenso odor adocicado, atrativo esse que começa a ser perceptível durante o crepúsculo entre 16:30-18:00hs, perdurando durante toda a noite e podendo ser percebido a longa distância. O pico de emissão de odor geralmente se estende por mais três a quatro noites, coincidindo com o período no qual os indivíduos abrem uma quantidade maior de flores. Durante o dia e após 24 horas do início de antese ainda pode-se perceber odor nas flores, no entanto, em uma intensidade mais reduzida.

Quanto ao sistema reprodutivo, no experimento de exclusão dos polinizadores em flores de *A. pyrifolium*, não houve formação de frutos, nem tampouco, naquelas submetidas a autopolinizações manuais, indicativo de alogamia nessa espécie (Tabela 2). Contudo, formaram-se frutos nos tratamentos de xenogamia, mas, numa taxa baixa (17,33%). Tubos polínicos foram observados contatando óvulos no intervalo de 24hs após as polinizações manuais, sendo esses oriundos tanto de auto-pólen quanto de pólen exógeno, o que sugere a ocorrência de mecanismo de auto-incompatibilidade de ação tardia. As flores marcadas para verificação de polinização natural, não formaram frutos.

A quantidade estimada de flores produzidas por indivíduo foi elevada ($76.513,00 \pm 114.955,00$) mas, bastante variável ($8.452,00 - 458.640,00$), em razão da variabilidade do tamanho dos indivíduos que compõem a população, já que foram incluídos na amostragem indivíduos altos (até 8m) e baixos (1-3m), estes últimos ocorrendo nas fendas de rochas expostas.

O fruto de *Aspidosperma pyrifolium* é uma cápsula (Fig. 2C), que resulta, na sua grande maioria, do desenvolvimento de apenas uma única flor por inflorescência. Frequentemente, os dois carpelos da flor iniciam o desenvolvimento, mas, apenas um resulta em fruto. A produção média de frutos por indivíduo foi extremamente reduzida ($4,03 \pm 9,66$) não sendo registrados frutos em 58% dos indivíduos monitorados ($n=100$). Resultando em uma elevada razão flor/fruto ($18.985,00$). As sementes são aladas e dispersas através do vento, sendo registrado em cada fruto $7,43 (\pm 1,66)$ sementes, gerando uma razão S/O de (0,37),

indicando que, quando ocorre polinização, aproximadamente, 37,1% dos óvulos da flor são fecundados.

VISITANTES FLORAIS DIURNOS E NOTURNOS.—Foram registrados, principalmente, insetos pertencentes à ordem Lepidoptera em visita às flores de *A. pyrifolium*, sendo a maioria de hábito crepuscular-noturno (Tabela 3). Esses insetos apresentaram dois comportamentos distintos durante suas visitas: (1) vôo pairado visitando de uma a três flores num mesmo indivíduo, comportamento observado unicamente nas duas espécies de esfingídeos coletadas (*Erinnyis ello* e *Callionima grisescens*); e (2) pouso na flor visitando várias flores por inflorescência e várias inflorescências por indivíduo, comportamento observado nos demais visitantes florais (noctuídeos e borboletas) (Fig. 6). Foi observado pólen depositado na probóscide de todos os insetos visitantes coletados (Fig. 7), excetuando-se algumas abelhas.

A riqueza de insetos visitantes e o número de visitas às flores de *A. pyrifolium* sofreram oscilações consideráveis ao longo do período de sua floração. Sendo no final de fevereiro, que coincide com o início de chuvas na área de estudo, o período no qual observou-se maior número de visitantes e conseqüentemente de visitas (Fig. 8). Em contra partida, durante os meses iniciais de sua floração (novembro/dezembro de 2007 e 2008), meses nos quais praticamente não houve precipitação, não foi registrado visitas.

As visitas florais ocorreram ao longo de toda a noite, sendo registradas das 18:00 às 04:00 hs, apesar dessas ocorrerem com maior freqüência durante o início da noite, horário no qual há maior intensidade de odor nas flores (Fig. 9A). Entretanto, Lepidópteros diurnos também foram registrados em visita às flores de *A. pyrifolium* (Fig. 9B), no entanto, apenas naqueles indivíduos que estavam com flores no final de fevereiro de 2008.

A espécie *Erinnyis ello* (Fig. 6A) foi responsável por 8% do total de visitas registradas, o que corresponde a cerca de 100 visitas legítimas, nas quais os visitantes inserem a probóscide no tubo floral e assim contatam as estruturas reprodutivas das flores. Esse esfingídeo usualmente pairava próximo às flores e inseria sua probóscide no tubo floral sem utilizar a estrutura de pouso da flor. Dessa maneira suas visitas eram rápidas, durando cerca de 2s em cada flor, e ocorriam apenas em flores que ainda estavam com corola. Em cada rota, esse inseto visitava até três flores por indivíduo.

O outro esfingídeo (*Callionima grisescens*) apresentou freqüência de visitas menor que 5%, sendo coletados um representante macho e outro fêmea dessa espécie. Esse inseto, durante a fase de larva, utiliza *A. pyrifolium* como planta hospedeira, e durante sua fase adulta

pode, mesmo com baixa frequência, atuar como polinizador dessa planta, uma vez que seu comportamento assemelhou-se ao de *E. ello*.

As visitas de esfingídeos foram mais numerosas nas noites menos iluminadas. Durante uma das noites de observação, quando ocorreu um eclipse solar, verificou-se um aumento repentino do número de visitas durante a ocorrência desse fenômeno, porém, quando a luminosidade voltou a ser mais intensa, as visitas reduziram-se significativamente.

Dentre as cinco espécies de mariposas pertencentes à família Noctuidae que visitaram as flores de *A. pyrifolium*, o Noctuídeo sp.5 (Fig. 6E) foi o mais frequente, com mais de 500 visitas registradas. No entanto, suas visitas se restringiram ao final de floração de *A. pyrifolium*. Esse visitante, assim como os demais noctuídeos, pousava nos lobos da corola e se deslocava por toda a inflorescência inserindo a sua probóscide no tubo floral, repetindo esse comportamento em várias inflorescências do mesmo indivíduo. Suas visitas em cada flor eram rápidas (1-2 segundos), mas, podiam durar vários minutos nas flores do indivíduo, uma vez que visitavam várias inflorescências por indivíduo.

As flores sem corola, raramente, foram visitadas por Lepidópteros, havendo apenas um registro durante todo o período de observação, possivelmente, pelo fato de a atratividade nessas flores ser fortemente reduzida com a queda desse verticilo, o que torna, de fato, as visitas e também a polinização incomuns nessa fase da antese. Mesmo assim, alguns insetos, como o Noctuídeo sp.4, com frequência muito baixa (<5%) nas flores com corola, também foram vistos visitando flores sem esse verticilo floral (Fig. 6D).

Borboletas diurnas, pertencentes às subfamílias Pieridae e Hesperíidae, também foram registradas visitando as flores de *A. pyrifolium*, exclusivamente, no mês de fevereiro, dentre essas a espécie *Ascia monuste* (Fig. 6F) foi a mais frequente, com cerca de 27% do total de visitas. Essas borboletas diurnas apresentaram o mesmo comportamento descrito para o Noctuídeo sp.5, pousando nas inflorescências e visitando, rapidamente (1-2s) todas as flores que estavam abertas, e sempre mais de uma inflorescência por indivíduo, permanecendo, porém, menos tempo no mesmo indivíduo, o que resultava numa menor quantidade de flores visitadas por indivíduo.

Visitas de abelhas (*Apis mellifera*, *Trigona spinipes* e *Xylocopa grisescens*) também foram registradas, no entanto, foram muito raras, refletindo a pouca relevância desse grupo de inseto na polinização de *A. pyrifolium*. *Trigona spinipes* visitou flores sem verticilo floral, nas quais buscavam néctar extra-floral, sendo também observadas cortando botões florais e pilhando o seu pólen.

As flores de *A. pyrifolium* depositam grande quantidade de pólen na probóscide dos visitantes (Fig. 10). Cinco visitas são suficientes para retirar, em média, 721 grãos de pólen da flor, o que equivale a quase metade do seu estoque de pólen. As primeiras visitas são as que mais depositam pólen na probóscide do visitante, podendo atingir a deposição de até 720 grãos de pólen durante uma única visita.

DISCUSSÃO

FENOLOGIA REPRODUTIVA E MECANISMO DE POLINIZAÇÃO POR ENGANO.—

De acordo com modelo de classificação de Newstrom *et al.* (1994) o comportamento de floração de *Aspidosperma pyrifolium* é anual, uma vez que há um único episódio de floração limitado a uma época do ano, neste caso a estação seca. O fato da floração ocorrer quase que exclusivamente durante a estação seca da Caatinga (novembro/fevereiro), com maior número de indivíduos floridos no período de estiagem (dezembro/janeiro) difere do apresentado na literatura por outras espécies polinizadas por esfingídeos (Haber & Frankie 1989, Locatelli & Machado 1999, Quirino 2006, Rocca & Sazima 2006), que usualmente, florescem durante a estação mais úmida.

Fatores físicos do ambiente, na Caatinga, por exemplo, a quantidade e a sazonalidade das chuvas, e também o ciclo reprodutivo dos insetos polinizadores (esfingídeos) que exibem maior atividade no período de maior umidade (Haber & Frankie 1989, Locatelli & Machado 1999, Darrault & Schlindwein 2002, Duarte & Schlindwein 2005, Quirino 2006, Duarte & Schlindwein 2008) parecem estar relacionados ao período de floração das plantas esfingófilas. De fato, foi observada uma maior atividade de esfingídeos e de outras mariposas após as primeiras chuvas na área de estudo, período no qual há uma maior ocorrência de plantas esfingófilas floridas (Quirino 2006).

O padrão de floração massiva (*sensu* Gentry 1974), observado nos indivíduos de *Aspidosperma pyrifolium*, pode estar relacionado ao comportamento oportunístico de potencias polinizadores, os quais podem abandonar seu padrão de forrageamento usual em função de uma fonte conspícua, embora passageira, de recursos (Gentry 1974). Espécies com esse modelo de floração podem apresentar valores de sincronia aproximadamente duas vezes maiores do que espécies com outros padrões de floração (Augspurger 1983), no entanto, essa tendência não foi corroborada para *A. pyrifolium*.

O fato dessa planta apresentar comportamento de floração, ao nível de população, semelhante ao tipo cornucópia (*sensu* Gentry 1974), com grande produção de flores ao longo

de um período de três meses, possivelmente, pode ter contribuído para a baixa sincronia de floração encontrada nesse estudo. Augspurger (1983) registrou os maiores valores de sincronia, para espécies com floração massiva e com duração média de floração breve, entre 7 a 12 dias.

As flores de *A. pyrifolium* são desprovidas de recurso (néctar) para os polinizadores, característica relacionada à estratégia de polinização por engano (Pauster 1982, Dafni 1983, 1984, Ferdy *et al.* 1998, Johnson & Nilsson 1999, Jersáková & Johnson 2006, Renner 2006). Tais flores sem recursos, presentes em cerca de 32 famílias de Angiospermas (Renner 2006), comumente em Orquidaceae e Asclepiadaceae (Dafni 1984), foram descritas, primeiramente, por Sprengel (1793), sendo capazes de atrair polinizadores pela semelhança (mimetismo) com flores de outras espécies que produzem recursos (Dafni 1984) e pela exibição de intenso *display* floral (Ferdy *et al.* 1998).

Segundo Haber (1984), a alta disponibilidade de flores em *Plumeria rubra*, uma Apocynaceae com floração massiva sem recursos florais para os polinizadores, é incomum para plantas que apresentam engano floral como estratégia de polinização, haja visto que poderia facilitar o reconhecimento de suas flores de engano pelos visitantes, os quais aprenderiam a evitá-las mais facilmente. No entanto, a literatura mais recente mostra o contrário, uma vez que a maioria das Apocynaceae com flores de engano, até o presente momento conhecidas, incluindo além de *P. rubra* (Haber 1984), *Nerium oleander* (Herrera 1991) e *Aspidosperma quebracho-blanco* (Lin & Bernadello 1999) apresentam floração massiva, com exceção apenas de *Himatanthus phagedaenicus* (Schlindwein *et al.* 2004) com floração contínua.

Por outro lado, o aumento do *display* floral pode estimular visitas sequenciais às flores do mesmo indivíduo e minimizar o fluxo de pólen entre flores de indivíduos distintos (Augspurger 1983). Fato que foi registrado em alguns indivíduos que floresceram no início do período mais úmido (fevereiro), no quais as taxas naturais de geitonogamia podem ter sido maiores, já que nesse momento foi registrada uma frequência de visitas maior, especialmente de noctuídeos, cujo comportamento de visita favorecia claramente o fluxo de pólen entre flores de um mesmo indivíduo.

Além disso, alguns predadores de insetos, ou seja, os “anti-polinizadores” (Gentry 1978), podem exercer importante papel na dispersão dos polinizadores entre plantas individuais, e desse modo possibilitar o fluxo de pólen entre flores de indivíduos distintos. Para *A. pyrifolium*, esse papel pode ter sido exercido por morcegos que foram observados voando em volta de suas copas, principalmente, durante as noites mais claras, a procura,

provavelmente, de mariposas, as quais nessas noites podem apresentar vulnerabilidade maior a predação.

Para uma área de floresta seca na Costa Rica, Haber & Frankie (1989) observaram que as plantas esfingófilas que florescem na estação seca, usualmente, recebem visitas em menor frequência do que aquelas que florescem na estação chuvosa. Desse modo, a floração massiva, que possibilita aumento do *display* visual e da emissão de odor (Bawa 1974, Gentry 1974, 1978), podendo, conseqüentemente, aumentar a capacidade de atração de visitantes florais, parece ser uma estratégia adequada para *A. pyrifolium* em função da disponibilidade reduzida de polinizadores na estação seca da Caatinga (Duarte & Schlindwein 2005).

O mecanismo de engano na polinização pode incluir três componentes: (1) o modelo = plantas que produzem recursos florais (p.ex. néctar, pólen); (2) o mímico = planta sem recursos (flor de engano) e com características florais semelhantes às plantas com recursos florais; e (3) o animal enganado = polinizador, que é receptivo aos sinais do modelo e aos sinais similares do mímico, e que, portanto, podem visitar ambas as flores (Pauster 1982). Nesse sistema, o benefício é unilateral (Dafni 1983) uma vez que o polinizador não obtém recurso nas flores de engano, sendo por isso, necessariamente, dependente de espécies que forneçam néctar ou outras fontes de energia aos polinizadores (Dafni 1984).

Na RPPN Fazenda Almas, a guilda esfingófila, além de *A. pyrifolium*, constitui-se de outras espécies como, *Pilosocereus gounellei* e *Cereus jamacaru* (Cactaceae), *Guettarda angelica* e *Tocoyena formosa* (Rubiaceae) e *Nanuza plicata* (Velloziaceae), a maioria das quais florescem apenas no período de maior umidade, mas com alguma sobreposição com a floração de *A. pyrifolium* durante os meses de janeiro e fevereiro (Quirino 2006). Sendo assim, como os esfingídeos apresentam comportamento alimentar oportunístico (Haber & Frankie 1989), essas espécies, com destaque para *G. angelica*, que apresenta atributos (p.ex. tamanho, cor, cheiro) mais semelhantes à *A. pyrifolium*, poderiam funcionar, no sistema de engano, como espécies fontes de recursos florais para os esfingídeos. Nesse caso, como modelos não específicos *nonmodel deceptive* (Dafni 1984, Haber 1984), uma vez que a maior parte dessas, não apresenta forma nem *display* floral semelhantes à *A. pyrifolium*.

A ausência de modelos específicos nos sistemas de engano descritos para as Apocynaceae (Haber 1984, Lin & Bernardello 1999, Schlindwein *et al.* 2004) é comumente relatada, no entanto, embora esse sistema possa funcionar dessa forma, a disponibilidade de polinizadores é influenciada pela presença de plantas que produzem recursos (Haber 1984).

MORFOLOGIA, BIOLOGIA FLORAL E REPRODUTIVA.—A estrutura floral de *A. pyrifolium* equivale ao nível de organização mais simples dentro das Apocynaceae, presente apenas na subfamília Plumerioideae ou Rauvolfioideae (Schick 1982, Fallen 1986, Endress & Bruyns 2000), por duas principais características: (1) ausência de diferenciação morfológica e funcional na cabeça do estilete, uma vez que essa é coberta por uma epiderme secretora uniforme; e (2) presença de anteras simples não especializadas, livres da cabeça do estilete e sem tecido esclerenquimático na sua região dorsal. Esse nível de organização da cabeça do estilete permite a germinação de tubos polínicos em praticamente toda sua extensão, sendo dessa forma, toda a cabeça do estilete correspondente à região de receptividade (Schick 1982, Fallen 1986). Apesar de indiferenciado nesse aspecto, a cabeça do estilete em *A. pyrifolium* é, consideravelmente, especializada, uma vez que apresenta as funções de estigma e ao mesmo tempo de produção de substância pagajosa (Fallen 1986) que confere maior eficiência no transporte de pólen.

Nas Apocynaceae o mecanismo de apresentação secundária de pólen na cabeça do estilete é comum (Yeo 1993, Lopes & Machado 1999, Darrault & Schlindwein 2005), mas em *A. pyrifolium* o mesmo não foi evidenciado. Para a espécie *Aspidosperma quebracho-blanco* (Lin & Bernardello 1999) a ausência de apresentação secundária de pólen na cabeça do estilete foi justificada pela disposição pendente e horizontal das flores na inflorescência. Em *A. pyrifolium*, independentemente da orientação das flores na inflorescência, seja essa, horizontal, pendente, ou vertical, a apresentação secundária de pólen na cabeça do estilete não ocorre. A hercogamia das flores de *A. pyrifolium*, apesar de não ser rigorosamente tão intensa como descrita para outras Apocynaceae (Lopes & Machado 1999, Neves 2008) parece ser suficientemente capaz de evitar a apresentação secundária de pólen na cabeça do estilete.

O fato dos grãos de pólen nas flores de *A. pyrifolium* serem apresentados fora dos sacos polínicos, como um aglomerado de pólen no espaço que existe entre o cone formado pelas anteras, faz com que o mecanismo de captura e deposição de pólen na probóscide dos visitantes ocorra de forma semelhante ao comumente descrito para as Apocynaceae (Schick 1982, Fallen 1986, Lopes & Machado 1999, Darrault & Schlindwein 2005, Neves 2008). Uma diferença, entretanto, é que a deposição de pólen não ocorre quando a probóscide do visitante toca na extremidade apical da cabeça do estilete ao ser retraída pelo inseto do interior do tubo floral, uma vez que essa parte da flor não está envolvida na apresentação de pólen, mas, quando a probóscide passa por entre o cone de anteras. Esse mecanismo, que parece ser mais basal dentro da família, garante uma alta eficiência na deposição de pólen na probóscide dos visitantes.

A reduzida razão P/O estimada para *A. pyrifolium* reflete a tendência que tem sido comumente encontrada para as Apocynaceae (Franco 1991, Herrera 1991, Torres & Galetto 1998, Lin & Bernardello 1999, Lopes & Machado 1999, Darrault & Schlindwein 2005, Neves 2008) e que tem sido relacionada, em regra gerais, a autogamia facultativa (*sensu* Cruden 1977). No entanto, essa generalização parece não se aplicar para as Apocynaceae s.s. uma vez que mesmo espécies alogâmicas exibem valores de P/O reduzidos, a exemplo de *Prestonia coalita* (67) e *P. riedelii* (118) (Franco 1991); *Hancornia speciosa* (77,3) (Darrault & Schlindwein 2005) e *Allamanda blanchetii* (168,4) (Neves 2008). Essa tendência pode estar relacionada à forte especialização do aparato de polinização dessas plantas, caracterizado pela eficiente proteção e apresentação dos grãos de pólen, o que por sua vez, viabiliza uma alta eficiência de deposição desses na probóscide dos visitantes.

A ocorrência de frutos, exclusivamente, nas flores submetidas ao tratamento de polinização cruzada manual (ISI=0), indica que *A. pyrifolium* é alogâmica, sendo a polinização cruzada, mediada por vetores bióticos e, obrigatoriamente, necessária a produção de frutos. A característica especialização das flores dos representantes da família Apocynaceae, muitas vezes com a presença ou não de atributos que conferem maior complexidade ao processo de polinização, como hercogamia, protandria, apresentação secundária de pólen, especialização morfofuncional vertical da cabeça do estilete e em alguns representantes a presença de tecido esclerenquimático nas anteras, como também a presença de sistemas de auto-incompatibilidade, constitui o principal fator que impossibilita a ocorrência da fertilização proveniente de autopolinização espontânea nessas plantas. Isso resulta na completa dependência de vetores bióticos de pólen no seu processo reprodutivo, como mostram todos os trabalhos que retratam aspectos da polinização e da reprodução de representantes de Apocynaceae s.s. (Waddington 1976, Haber 1984, Franco 1991, Herrera 1991, Torres & Galetto 1998, Lin & Bernardello 1999, Lipow & Wyatt 1999, Lopes & Machado 1999, Löhne *et al.* 2004, Darrault & Schlindwein 2005, Neves 2008).

O desenvolvimento de tubos polínicos ao longo do pistilo e o contato destes com os óvulos em flores auto-polinizadas, porém, sem a ocorrência de fecundação e formação de frutos, sugere a presença em *A. pyrifolium* de um mecanismo de rejeição de tubos polínicos provenientes de auto-pólen atuando ao nível de óvulo. Esse mecanismo, distinto dos modelos esporofítico-gametofítico, uma vez que nesses, a inibição do desenvolvimento dos tubos polínicos ocorre no estigma ou no estilete (Nettancourt 1977), foi proposto Seavey & Bawa (1986), os quais o denominaram de sistema de auto-incompatibilidade de ação tardia (LSI). O LSI parece possibilitar maior intervalo de tempo para o parental materno “avaliar” a qualidade

do pólen antes da fecundação, quando comparado com os sistemas de rejeição que operam no estigma ou no estilete, permitindo, assim, alguma flexibilidade na seleção do genótipo paterno (Seavey & Bawa 1986).

Informações acerca do sistema reprodutivo para o gênero *Aspidosperma* são escassas, sendo registrado apenas um caso de autocompatibilidade para *A. quebracho-blanco* (Lin & Bernardello 1999) e outro de auto-incompatibilidade de ação tardia para *A. macrocarpon* (Gibbs 1990). Para a família Apocynaceae há registros de sistemas de auto-compatibilidade, como em *M. pentlandiana* (Torres & Galetto 1998), *Mandevilla sp.* (Löhne *et al.* 2004), *M. tenuiflora* (Neves 2008), *Nerium oleander* (Herrera 1991) e *Wrightia tinctoria* (Raju *et al.* 2005) e também de auto-incompatibilidade, como em *Allamanda blanchetii* (Neves 2008), *Apocynum sibiricum* (Waddington 1976), *A. cannabinum* (Lipow & Wyatt 1999), *Hancornia speciosa* (Darrault & Schlindwein 2005), *Plumeria rubra* (Haber 1984), *Pretonia coalita* e *P. riedilii* (Franco 1991) e *Rauvolfia grandiflora* (Lopes & Machado 1999), praticamente, em iguais proporções.

A reduzida produção de frutos observada nos indivíduos de *A. pyrifolium* na RPPN Fazenda Almas, em despeito da alta produção de flores, pode ter sido consequência da escassez de polinizadores durante o período de sua floração. Segundo Pinto *et al.* (2008) as condições de baixa abundância de polinizadores juntamente com a eficiência do aparato de polinização das Apocynaceae, pode resultar numa redução da produção de frutos, principalmente, nas espécies com padrão de floração do tipo *mass-flowering*.

De fato, tem sido observada produção reduzida de frutos sob condições naturais em espécies de Apocynaceae com *mass-flowering* (Waddington 1976, Haber 1984, Herrera 1991, Lin & Bernadello 1999, Darrault & Schlindwein 2005), que ocorre quase sempre, paralelamente, a também baixa frequência de visitas de polinizadores, principalmente, naquelas espécies cujo mecanismo de polinização ocorre através de engano. A especialização morfofuncional característica das flores das Apocynaceae s.s., que exhibe um aparato floral associado à polinização por uma variedade de insetos, principalmente, Hymenópteros e Lepidópteros, parece ter evoluído em função do favorecimento da ocorrência da polinização cruzada em detrimento de uma possível produtividade alta de frutos, mas, possibilitando maior variabilidade genética da prole.

VISITANTES FLORAIS DIURNOS E NOTURNOS.—As flores de *A. pyrifolium* apresentam, exceto pela ausência de néctar, características relacionadas tanto à síndrome de esfingofilia quanto de falenofilia (Faegri & Pijl 1979), tais como a estrutura hipocrateriforme

e a cor esbranquiçada da corola, a antese crepuscular-noturna e o odor adocicado, fortemente emitido durante a noite, sendo por essas características atrativas principalmente a Lepidópteros noturnos. A presença de estrutura de pouso, representada pelos lobos da corola, desnecessária para os esfingídeos e ao mesmo tempo funcional para os noctuídeos e borboletas, pode estar associada a funções, como aumento do *display* floral, ou mesmo como guias que servem de sinalização para a abertura do tubo floral e, ainda, como local de emissão de odor (Faegri & Pijl 1979).

O tubo floral curto das flores de *A. pyrifolium*, associado ao período de 2-4 dias de longevidade das flores, pode possibilitar o acesso de um número maior de visitantes, inclusive daqueles com probóscides de menor comprimento, como os noctuídeos, o que de fato foi registrado durante as observações em campo. O que torna o processo de polinização nesse aspecto generalista. Segundo Haber & Frankie (1989) flores esfingófilas com tubos curtos, as quais predominaram na estação seca em uma floresta na Costa Rica, podem ser acessadas tanto por esfingídeos de línguas longas quanto curtas, enquanto, aquelas com tubos longos restringem o acesso ao néctar apenas aqueles esfingídeos mais especializados que apresentam línguas mais longas.

Para Primo (2008), tubos florais curtos de algumas espécies consideradas esfingófilas, tais como, *Peschiera affinis* (Müll. Arg.) Miers (Apocynaceae) e *Chomelia occidentalis* Müll. Arg. (Rubiaceae) além de outras características como a longevidade floral superior a um dia e a presença de superfície para pouso, podem possibilitar a polinização por outros insetos além dos esfingídeos, tais como outras mariposas noturnas (p.ex. noctuídeos), borboletas e abelhas. A presença de pólen de *A. pyrifolium* na probóscide da maioria dos visitantes florais coletados reforça a idéia de que o fluxo de pólen pode ser potencialmente efetivado por um espectro maior de polinizadores, além dos esfingídeos, como sua síndrome inicialmente determinava.

Lepidópteros noturnos, representados nesse estudo pelos esfingídeos e pelos noctuídeos, e algumas borboletas (os dois últimos apenas no final do período de floração) são os principais visitantes florais de *A. pyrifolium*. No entanto, como os noctuídeos e também as borboletas (em menor intensidade) apresentaram comportamento de visitas seqüenciais a inúmeras flores por indivíduo, esses contribuem ocasionalmente para a produção de frutos em *A. pyrifolium*. Uma vez que visitas subseqüentes entre as flores do mesmo indivíduo, acarretam na diminuição do número de pólen exógeno *cross pollen* aderido ao corpo do polinizador, fato que pode ocorrer de forma mais intensa, especialmente, nas flores das Apocynaceae s.s., as quais são caracterizadas pelo eficiente mecanismo de remoção de pólen exógeno da probóscide do visitante (Pinto *et al.* 2008).

Por outro lado, esse comportamento de forrageio, também pode aumentar, consideravelmente, a transferência de auto-pólen entre as flores do mesmo indivíduo, o que em uma espécie auto-incompatível, é claramente desvantajoso, por favorecer o entupimento, *clogging* (Lloyd & Yates 1982) da cabeça do estilete com auto-pólen e interferir no crescimento de pólen compatível. De fato, em um indivíduo de *A. pyrifolium* que experimentou grande número de visitas de noctuídeos e de borboletas em fevereiro de 2008 (ca 500 visitas registradas), observou-se, em novembro do mesmo ano, apenas dois frutos maduros.

Como os esfingídeos, representados principalmente por *Erinnyis ello*, caracterizaram-se pelo comportamento de vôo pairado e visita a poucas flores (até três flores em cada vôo) por indivíduo, esses podem ter uma contribuição maior para produção de frutos em *A. pyrifolium*, sendo por isso, considerados os polinizadores efetivos dessa espécie de planta. O fato das flores de *A. pyrifolium* não apresentarem néctar pode induzir os esfingídeos a forragear por uma área maior a procura de recursos e assim, o fluxo de pólen entre indivíduos de populações de *A. pyrifolium* distantes pode ser favorecido. Os esfingídeos são considerados polinizadores eficientes, exatamente por apresentarem certas características como o fato de não pousarem nas flores que visitam, o que provoca um dispêndio de energia intenso (Faegri & Pijl 1979) e, conseqüentemente, a necessidade de visitar um número maior de flores por noite (Moré *et al.* 2005), além do potencial de percorrer grandes distâncias (Endress 1994) e transportar grandes quantidades de grãos de pólen em partes específicas do seu corpo (Haber & Frankie 1989). Dessa forma, o comportamento de visita contrastante, destes dois grupos de polinizadores – esfingídeos e noctuídeos – pode ter conseqüências importantes para o sucesso reprodutivo de *A. pyrifolium*.

As fases lunares, de alguma maneira, parecem influenciar o comportamento de visita dos esfingídeos, uma vez que durante as noites mais claras raramente se registrou visitas desses insetos as flores de *A. pyrifolium*. Para *Cereus fernambucensis*, uma cactaceae de Caatinga, Locatelli & Machado (1999) observaram comportamento de floração anual, caracterizado por picos mensais coincidentes com as fases de lua cheia, fato que segundo as autoras, provavelmente, favorece a visualização das flores pelos visitantes. Em *A. pyrifolium*, entretanto, o comportamento dos esfingídeos durante as noites mais claras, pode estar, provavelmente, relacionado com algum mecanismo de defesa contra certos predadores, uma vez que durante essas noites a suscetibilidade à predação por morcegos pode ser maior.

Recentes levantamentos indicam que *Callionima grisescens*, que também foi amostrado (com apenas dois espécimes) para floresta atlântica (Duarte & Schlindwein 2008),

é um esfingídeo residente de Caatinga, sendo abundantemente amostrado nesse ecossistema (Darrault & Schlindwein 2005). Nesse cenário, *Aspidosperma pyrifolium* pode desempenhar papel importante na manutenção das populações de *C. grisescens* em áreas de Caatinga, uma vez que esse esfingídeo a utiliza como planta hospedeira durante sua fase larval. Por outro lado, *C. grisescens*, durante sua fase adulta, pode atuar como polinizador de *A. pyrifolium*, uma vez que apresentou comportamento de visita que favorece a produção de frutos nessa planta. São raras as associações nas quais uma planta serve como substrato para uma larva de um inseto, e essa quando adulta, beneficia a planta hospedeira através da polinização (Oliveira *et al.* 2004). Para *Himathanthus phagedaenicus* (Apocynaceae), Schlindwein *et al.* (2004) observaram larvas de esfingídeos alimentando-se de suas folhas, porém, não conseguiram registrar visitas de esfingídeos adultos as suas flores.

Apesar de algumas abelhas terem sido registradas em visita às flores de *A. pyrifolium*, essas não foram consideradas polinizadoras dessa espécie de planta. Haja visto que não contribuem para o fluxo de pólen, já que, na maioria das vezes, foram vistas visitando apenas flores sem corola e androceu, o que minimiza a possibilidade dessas atuarem como vetores de pólen entre flores de *A. pyrifolium*. Fato semelhante foi registrado por Lin & Bernardello (1999) para *A. quebracho-blanco*, cujas flores sem corola receberam visitas de formigas, vespas, moscas e abelhas, as quais buscavam néctar extra-floral nessa planta, no entanto, como esses insetos nunca contatavam o pólen não realizavam a polinização.

Portanto, o comportamento de forrageio dos esfingídeos, viabiliza o fluxo de pólen entre indivíduos de populações distintas e até distantes, e, assim, tem uma importante contribuição na produção de frutos por meio de polinização cruzada, o que, a longo prazo, pode influenciar positivamente no sucesso reprodutivo de *A. pyrifolium* e na manutenção das populações em áreas de Caatinga.

AGRADECIMENTOS

Ao Projeto Ecológico de Longa Duração (Peld-CNPq) pelo auxílio financeiro a pesquisa de campo e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa concedida ao primeiro autor. Os autores gostariam de agradecer também aos Drs. José Araújo Duarte Júnior (UFPB) pela identificação dos esfingídeos e Marcelo Guerra (UFPE) pela permissão do uso do microscópio de fluorescência.

LITERATURA CITADA

- ALCOFORADO-FILHO, F. G., E. V. S. B. SAMPAIO, & M. J. N. RODAL. 2003. Florística e fitossociologia de um remanescente de vegetação caducifólia espinhosa arbórea em Caruaru, Pernambuco. *Acta Botânica Brasílica* 17: 287-303.
- AMORIM, I. C., E. V. S. SAMPAIO, & E. L. ARAÚJO. 2005. Flora e estrutura da vegetação arbustivo-arbórea de uma área de caatinga do Seridó, RN, Brasil. *Acta Botânica Brasílica* 19: 615-623.
- ANDRADE, L. A., I. M. PEREIRA, U. T. LEITE, & M. R. V. BARBOSA. 2005. Análise da cobertura de duas fitofisionomias de caatinga, com diferentes históricos de uso, no Município de São João do Cariri, Estado da Paraíba. *Cerne* 11: 253-262.
- ANDRADE-LIMA, D. 1981. The caatingas dominium. *Revista Brasileira de Botânica* 4: 149-163.
- AUGSPURGER, C. K. 1983. Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica* 15: 257-267.
- BARBOSA, M. R. V. 2008. Estudos ecológicos de longa duração na caatinga: uma adaptação da metodologia Peld para o semi-árido. In M. I. B. Loiola, I. G. Baseia, & J. E. Lichston (Org.). *Atualidades, desafios e perspectivas da botânica no Brasil*, pp. 175. 59^o Congresso Nacional de Botânica, Natal.
- BAWA, K. S. 1974. Breeding system of tree species of a low-land tropical community. *Evolution* 28: 85-92.
- BULLOCK, S. 1985. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 17: 287-301.
- CRUDEN, R. W. 1977. Pollen-ovule rations: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31: 32-46.
- DAFNI, A. 1983. Pollination of *Orchis caspia* – a nectarless plant which deceives the pollinators of nectariferous species from other plant families. *Journal of Ecology* 71: 467 – 474.
- DAFNI, A. 1984. Mimicry and deception in pollination. *Annual Review of Ecology Systematics* 15: 259 – 278.
- DAFNI, A. 1992. *Pollination ecology: a practical approach*. Oxford University Press, Oxford. 590p.

DARRAULT, R. O., & C. SCHLINDWEIN. 2002. Esfingídeos (Lepidóptera, Sphingidae) no Tabuleiro paraibano Nordeste do Brasil: abundância, riqueza e relação com plantas esfingófilas. *Revista Brasileira de Zoologia* 19: 429-443.

DARRAULT, R. O., & C. SCHLINDWEIN. 2005. Limited fruit production in *Hancornia speciosa* (Apocynaceae) and pollination by nocturnal and diurnal insects. *Biotropica* 37: 381-388.

DUARTE, J., & C. SCHLINDWEIN. 2005. The highly seasonal hawkmoth fauna (Lepitóptera: Sphingidae) of the caatinga of northeast Brazil: a case study in the state of Rio Grande do Norte. *Journal of the Lepidopterists' Society* 53: 153-158.

DUARTE, J., & C. SCHLINDWEIN. 2008. Hawkmoth fauna of a northern atlantic rain forest remnant (Sphingidae). *Journal of the Lepidopterists' Society* 62: 71-79.

ENDRESS, P. K. 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge University Press, Cambridge. 499p.

ENDRESS, M. E., & R. V. BRUYNS. 2000. A revised classification of the Apocynaceae *s.l.* *The Botanical Review* 66: 1-56.

FAEGRI, K., & L. van der PIJL. 1979. The principles of pollination ecology. London: Pergamon Press. 479p.

FALLEN, M. E. 1986. Floral structure in Apocynaceae: morphological, functional and evolutionary aspects. *Botanischer Jahrbucher Systematik* 106: 245-286.

FERDY, J. B., P. H. GOUYON, P. H. MORET, & B. GODELLE. 1998. Pollinator behavior and deceptive pollination: learning process and floral evolution. *American Naturalist* 152: 698 – 705.

FOURNIER, L. A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas em árboles. *Turrialba* 24: 422-423.

FRANCO, A. L. 1991. Biologia floral de duas espécies sincronopátricas de *Prestonia* (Apocynaceae). Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas. Campinas.

GENTRY, A. H. 1974. Flower structure and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6: 64-68.

GENTRY, A. H. 1978. Anti-pollinators for mass-flowering plants? *Biotropica* 10: 68-69.

GIBBS, P. 1990. Self-incompatibility in flowering plants: a neotropical perspective. *Revista Brasileira de Botânica* 13: 125-136.

GIULIETTI, A. M., M. R. HARLEY, L. P. QUEIROZ, M. R. V. BARBOSA, A. L. B. NETA, & M. A. FIGUEIREDO. 2002. Espécies endêmicas da caatinga. In E. V. S. B. Sampaio, A. M. Giuliatti, J. Viginio, & C. F. L. Gamarra-Rojas (Eds.). Vegetação & flora da caatinga, pp. 103-115. Associação Plantas do Nordeste – APNE. Centro Nordestino de Informações sobre Plantas – CNIP. Universidade Federal de Pernambuco, Recife.

Governo do Estado da Paraíba/Secretaria de Educação/Universidade Federal da Paraíba. 1989. Atlas Geográfico do Estado da Paraíba. Grafset. João Pessoa.

HABER, W. A. 1984. Pollination by deceit in a mass-flowering tree *Plumeria rubra* L. (Apocynaceae). *Biotropica* 16: 269-275.

HABER, W. A., & G. M. FRANKIE. 1989. A tropical hawkmoth community: costa rica dry forest *Sphingidae*. *Biotropica* 21: 155-172.

HERRERA, J. 1991. The reproductive biology of riparian mediterranean shrub *Nerium oleander* L. (Apocynaceae). *Botanical Journal of Linnean Society* 106: 147-172.

JERSÁKOVÁ, J., & S. D. JOHNSON. 2006. Lack of floral nectar reduces self-pollination in a fly-pollinated orchid. *Oecologia* 147: 60 – 68.

JOHNSON, S. D., & L. A. NILSSON. 1999. Pollen carryover, geitonogamy, and the evolution of deceptive pollination systems in orchids. *Ecology* 80: 2607 – 2619.

KITCHING, I. J., & J. M. CADIOU. 2000. Hawkmoth of the world: an annotated and illustrated revisionary checklist (Lepidoptera: Sphingidae). London Cornell Univ. Press. 226 p.

LIN, S., & G. BERNARDELLO. 1999. Flower structure and reproductive biology in *Aspidosperma quebracho-blanco* (Apocynaceae), a tree pollinated by deceit. *International Journal of Plant Sciences* 160: 869-878.

LIPOW, S. R., & R. WYATT. 1999. Floral morphology and late-acting self-incompatibility in *Apocynum cannabinum* (Apocynaceae). *Plant Systematics and Evolution* 219: 99-109.

LLOYD, D. G., & C. J. YATES. 1982. Intrasexual selection and segregation of pollen and stigmas in hermaphrodite plants, exemplified in *Wahlenbergia albomarginata* (Campanulaceae). *Evolution* 36: 909-913.

LOCATELLI, E., & I. C. S. MACHADO. 1999. Floral biology of *Cereus fernambucensis*: a sphingophilous cactus of restinga. *Bradleya* 17: 86-94.

- LÖHNE, C., I. C. MACHADO, S. POREMBSKI, C. ERBAR, & P. LEINS. 2004. Pollination biology of a *Mandevilla* species (Apocynaceae), characteristic of NE-Brazilian inselberg vegetation. *Botanischer Jahrbucher Systematik* 125: 229-243.
- LOPES, A. V., & I. C. MACHADO. 1999. Pollination and reproductive biology of *Rauvolfia grandiflora* (Apocynaceae): secondary pollen presentation, herkogamy and self-incompatibility. *Plant Biology* 1: 547-553.
- MAIA, G. N. 2004. Caatinga: árvores e arbustos e suas utilidades. *Leitura e Arte Editora*. São Paulo, p. 321-327.
- MARTIN, F. W. 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. *Stain Technology* 34: 125-128.
- MORÉ, M., I. J. KITCHING, & A. A. COCUCCHI. 2005. *Esfíngidos de Argentina*. 1ª ed. Buenos Aires: LOLA. 166p.
- NEWSTROM, L. E., G. W. FRANKIE, & H. G. BAKER. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26: 141-159.
- NETTANCOURT, D. 1977. *Incompatibility systems in angiosperms*. Springer-Verlag. Berlin, Heidelberg, New York.
- NEVES, L. A. 2008. Fenologia e biologia reprodutiva de duas espécies simpátricas de Apocynaceae (*Allamanda blanchetii* A. DC. e *Mandevilla tenuifolia* J. C. Likan Woodson) ocorrentes em caatinga no cariri paraibano. Dissertação de Mestrado. Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
- OLIVEIRA, P. E., P. E. GIBBS, & A. A. BARBOSA. 2004. Moth pollination of woody species in the Cerrados of Central Brazil: a case of so much owed to so few? *Plant Systematics and Evolution* 245: 41-54.
- PASTEUR, G. 1982. A classification review of mimicry systems. *Annual Review of Ecology Systematics* 13: 169 – 199.
- PEREIRA, I. M. 2000. Levantamento florístico do estrato arbustivo-árboreo e análise da estrutura fitossociológica de ecossistema de caatinga sob diferentes níveis de antropismo. Dissertação de Mestrado. Centro de Ciências Agrárias, Universidade Federal da Paraíba, Areia.
- PINTO, C. E., R. OLIVEIRA, & C. SCHLINDWEIN. 2008. Do consecutive flower visits within a crown diminish fruit set in mass-flowering *Hancornia speciosa* (Apocynaceae)? *Plant Biology* 10: 408 – 412.

PRADO, D. E. 2003. As Caatingas da América do Sul. In I. R. Leal, M. Tabarelli & J. M. C. Silva (Eds.). *Ecologia e Conservação da Caatinga*, pp. 3-73. Universidade Federal de Pernambuco, Recife.

PRIMO, L. M. 2008. Guilda de plantas esfingófilas e quiropterófilas em remanescente de floresta atlântica estacional semidecidual em Pernambuco: sazonalidade de recursos e biologia reprodutiva. Tese de Doutorado. Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal. Universidade Federal de Pernambuco, Recife.

QUEIROZ, J. A., D. M. B. M. TROVÃO, A. B. OLIVEIRA, & E. C. S. OLIVEIRA. 2006. Análise da estrutura fitossociológica da Serra do Monte, Boqueirão, Paraíba. *Revista de Biologia e Ciências da Terra* 6: 251-259.

QUIRINO, Z. G. M. 2006. Fenologia, síndromes de polinização e dispersão e recursos florais de uma comunidade de caatinga no cariri paraibano. Tese de Doutorado. Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco, Recife.

RADFORD, A. E., W. C. DICKINSON, J. R. MASSEY, & C. R. BELL. 1974. *Vascular plant systematic*. Harper & How publishers, New York.

RAPINI, A. 2000. Sistemática: estudos em Asclepiadoideae (Apocynaceae) da cadeia do espinhaço de Minas Gerais. Tese de Doutorado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.

RENNER, S. S. 2006. Rewardless flowers in the angiosperms and the role of insect cognition in their evolution. In N. M. Waser, J. Ollerton (Eds.). *Plant–pollinator interactions: from specialization to generalization*, pp. 123–144. University of Chicago Press, Chicago.

RIZZINI, C. T. 1995. Árvores e madeiras úteis do Brasil: manual de dendrologia brasileira. 5ª reimpressão. São Paulo: Editora Edgar Blücher Ltda.

ROCCA, M. A., & M. SAZIMA. 2006. The dioecious, sphingophilous species *Citharexylum myrianthum* (Verbenaceae): Pollination and visitor diversity. *Flora* 201: 440-450.

RODAL, M. J. N., & SAMPAIO, E. V. S. B. 2002. A vegetação do bioma caatinga. In E. V. S. B. Sampaio, A. M. Giuliatti, J. Virgínio, & C. F. L. G. Rojas. (Eds.). *Vegetação e flora da caatinga*, pp. 11-24. Recife.

SAMPAIO, E. V. S. B. 1995. Overview of the brazilian caatinga. In S. Bullock, H. A. Mooney, & E. Medina (Eds.). *Seasonally dry tropical forest*, pp. 35-63. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

SAMPAIO, E. V. S. B. 1996. Fitossociologia. In E. V. S. B. Sampaio, S. J. Mayo & M. R. V. Barbosa (Eds.). *Pesquisa botânica nordestina: progresso e perspectivas*, pp. 203-230. Sociedade Botânica do Brasil/Seção Regional de Pernambuco.

- SEAVY, S. R., & K. S. BAWA. 1986. Late-acting self-incompatibility in Angiosperms. *The Botanical Review* 52: 195-219.
- SENNBLAD, B., & B. BREMER. 2002. Classification of Apocynaceae s.l. according to a new approach combining Linnean and phylogenetic taxonomy. *Systematic Biology* 51: 389-409.
- SOUZA, V. C., & H. LORENZI. 2008. Botânica sistemática: guia ilustrado para a identificação das famílias de fanerógamas nativas e exóticas no Brasil, baseado em APG II. 2ª. ed. São Paulo: Instituto Plantarum de Estudos da Floral Ltda.
- SCHLINDWEIN, C., R. O. DARRAULT, & T. GRISI. 2004. Reproductive strategies in two sphingophilous apocynaceous trees attracting pollinators through nectar or deceit. In S.W. Breckle, B. Schweizer, & A. Fangmeier (Eds.). *Results of worldwide ecological studies*, pp. 215-227. Schimper-Foundation. Verla Günter Heimbach, Stuttgart.
- TORRES, C., & L. GALETTO. 1998. Patterns and implications of floral nectar secretion, chemical composition, removal effects and standing crop in *Mandevilla pentlandiana* (Apocynaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 127: 207-233.
- TOSTES, R. B., M. F. VIEIRA, & L. A. O. CAMPOS. 2003. Polinização de *Peltastes peltatus* (Vell.) Woodson (Apocynoideae, Apocynaceae) por abelhas euglossíneas. In G. A. R. Melo, & I. Alves-dos-Santos (Eds.). *Apoidea Neotropica: homenagem aos 90 anos de Jesus Santiago Moure*. pp. 298 – 302. Editora UNESC, Criciúma.
- VOGEL, S. 1990. *The role scent glands in pollination* (Translated by S.S. Renner). Smithsonian Institution. Washington, D.C.
- WADDINGTON, K. D. 1976. Pollination of *Apocynum sibiricum* (Apocynaceae) by Lepidoptera. *The Southwestern Naturalist* 21: 31-36.
- WIENS, D. 1984. Ovule survivorship, brood size, life story, breeding systems and reproductive success in plants. *Oecologia* 64: 47-53.
- WOODSON, R. E. 1951. Studies in the Apocynaceae. VII. An interim revision of the genus *Aspidosperma* Mart. e Zucc. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 38: 119-204.
- YEO, P. F. 1993. Secondary pollen presentation: form, function and evolution. *Plant Systematics and Evolution Supplement* 6: 1-268.
- ZEISLER, M. 1938. Über die Abgrenzung der eigentlichen Narbenfläche mit Hilfe von Reaktionen. *Beth. Bot. Centrabl* 58: 308 – 318.

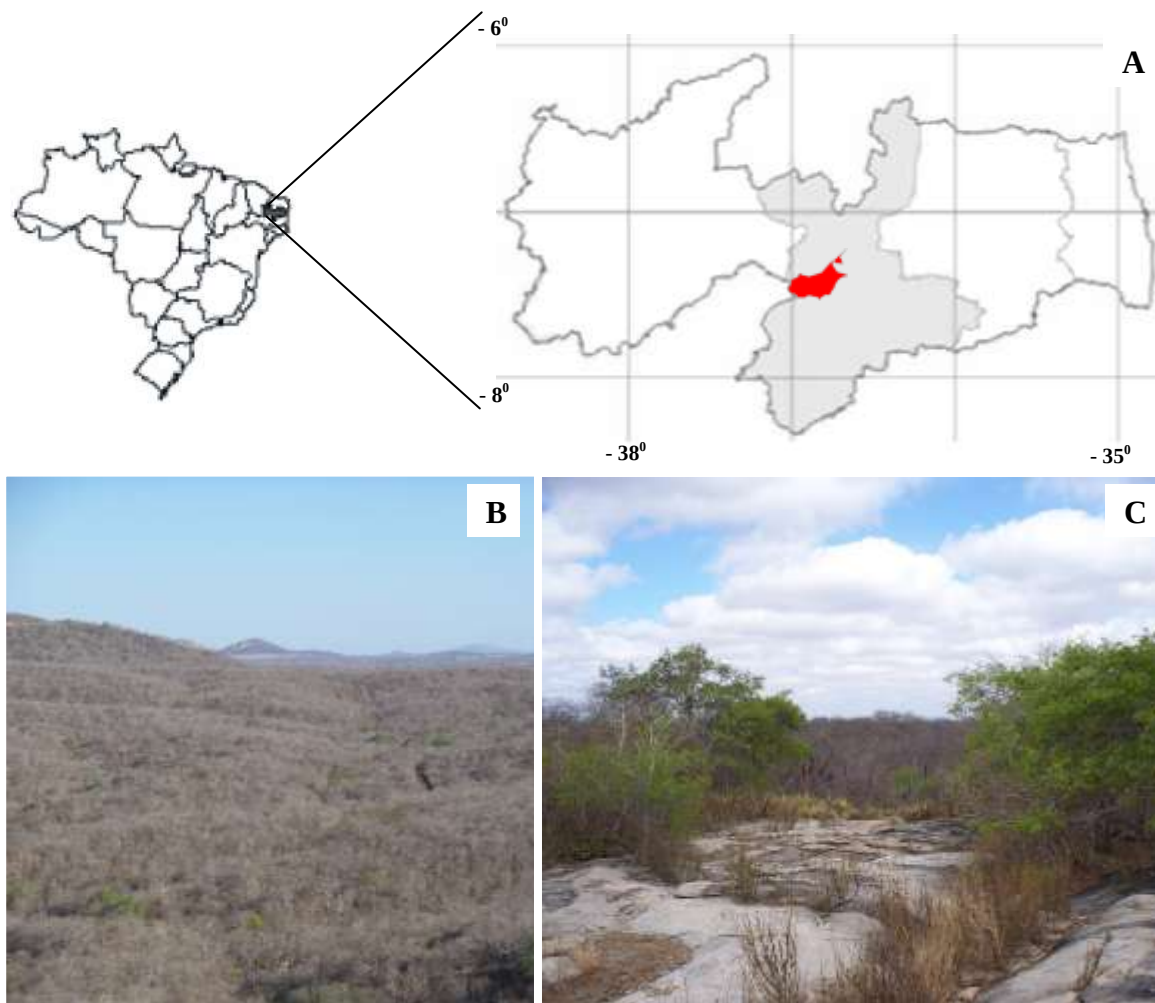


FIGURA 1. Localização da área de estudo. (A) região fisiográfica do Cariri paraibano (cinza) e Município de São José dos Cordeiros (vermelho); (B) fisionomia da vegetação no período seco e (C) sub-população de *Aspidosperma pyrifolium* na RPPN Fazenda Almas.

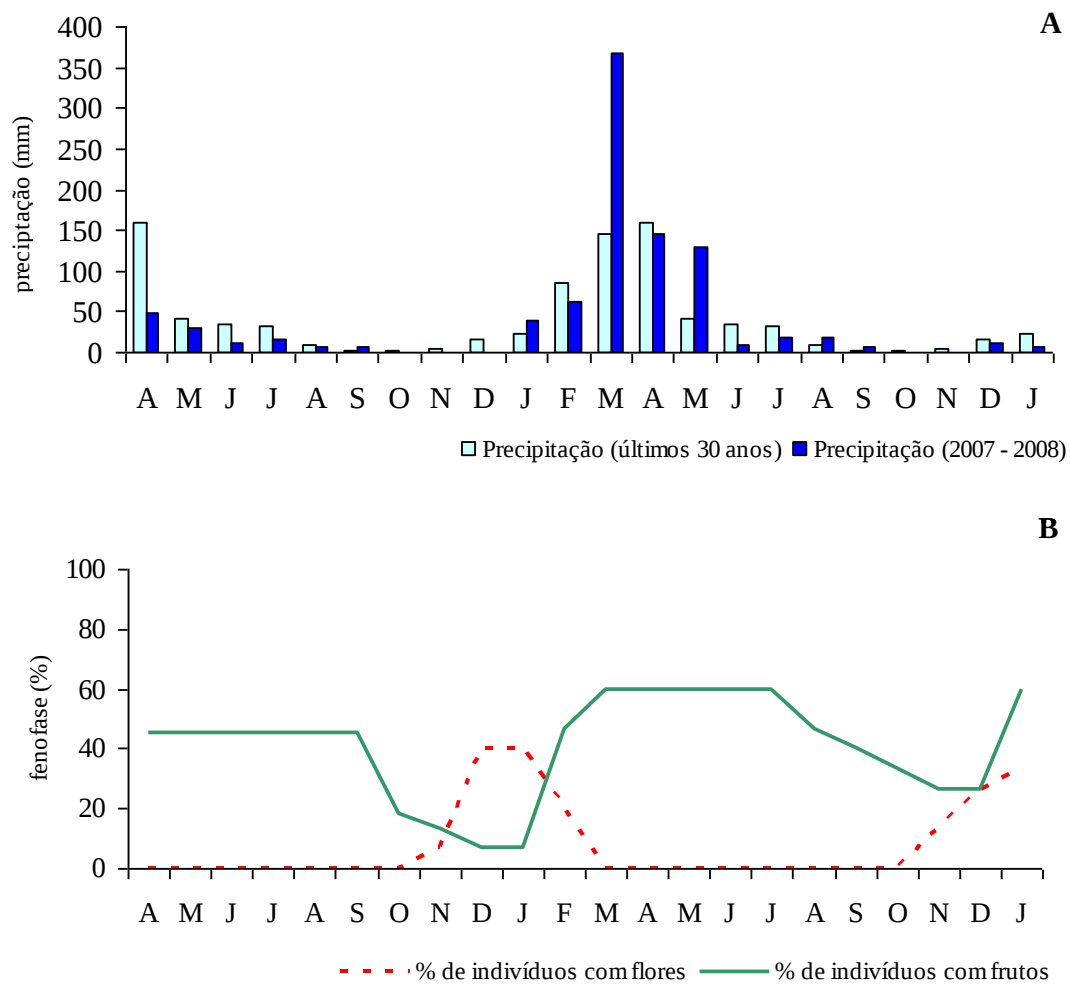


FIGURA 2. Distribuição da precipitação durante período de estudo (2007-2008) e nos últimos 30 anos (A) e (B) fenologia reprodutiva de *Aspidosperma pyrifolium* na RPPN Fazenda Almas, cariri paraibano. Dados de pluviometria: Agência Executiva de Gestão das Águas do Estado da Paraíba (AESAs).

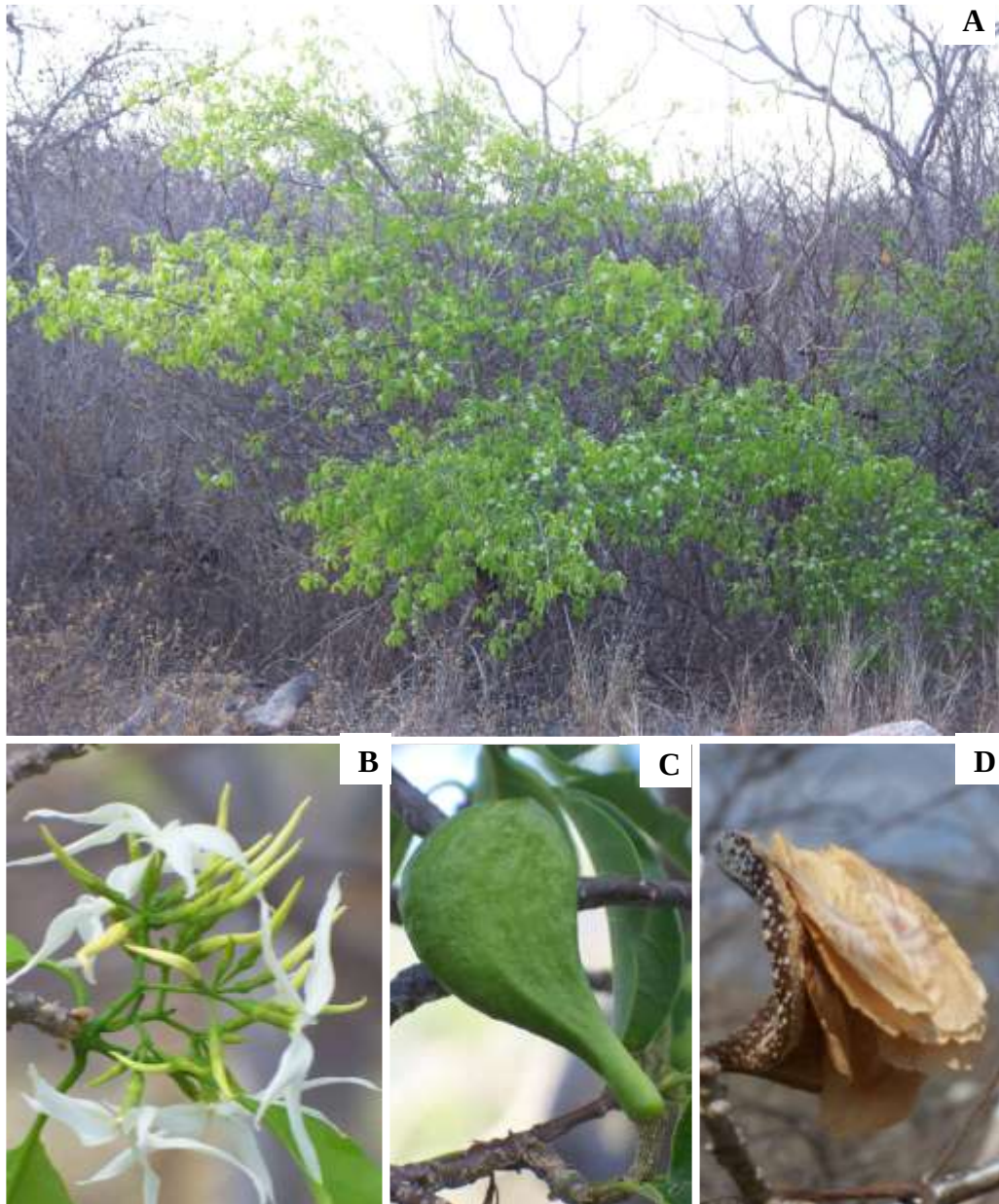


FIGURA 3. Indivíduo em floração massiva (A); inflorescência cimosa (B); fruto maduro (C) e dispersando sementes (D) em *Aspidosperma pyrifolium*.

TABELA 1. Morfometria e características florais de *Aspidosperma pyrifolium*. (SD= desvio-padrão).

Caracteres	N	Faixa de variação	Média ± SD
Inflorescência			
n ^o de flores	30	6,0 – 48,0	24,55 ± 8,80
n ^o flores abertas/dia	30	2,0 – 7,0	3,76 ± 1,83
Flor			
lobos da corola ^a	90	7,0 – 22,0	13,22 ± 3,70
tubo floral ^a	30	4,0 – 5,0	4,76 ± 0,41
fauce ^b	30	0,41 – 0,73	0,54 ± 0,08
antera ^a	30	0,88 – 1,38	1,11 ± 0,15
cabeça do estilete ^a	30	0,59 – 0,80	0,69 ± 0,06
cabeça de estilete+estilete ^a	30	3,1 – 4,30	3,90 ± 0,20
espaço entre cone de anteras e cabeça do estilete ^c	20	0,14 – 0,41	0,25 ± 0,08
Pólen e óvulo			
n ^o pólen/flor	30	1261– 1882	1630,2 ± 159,80
viabilidade polínica (%)	30	92 – 100	97,95 ± 1,79
n ^o óvulos/flor	30	18 – 23	20,66 ± 2,40
razão pólen/óvulo (P/O)	30	54,82 – 94,77	78,50 ± 10,85

^a = comprimento (mm); ^b = diâmetro (mm); ^c = distância (mm) entre cone de anteras e cabeça do estilete.

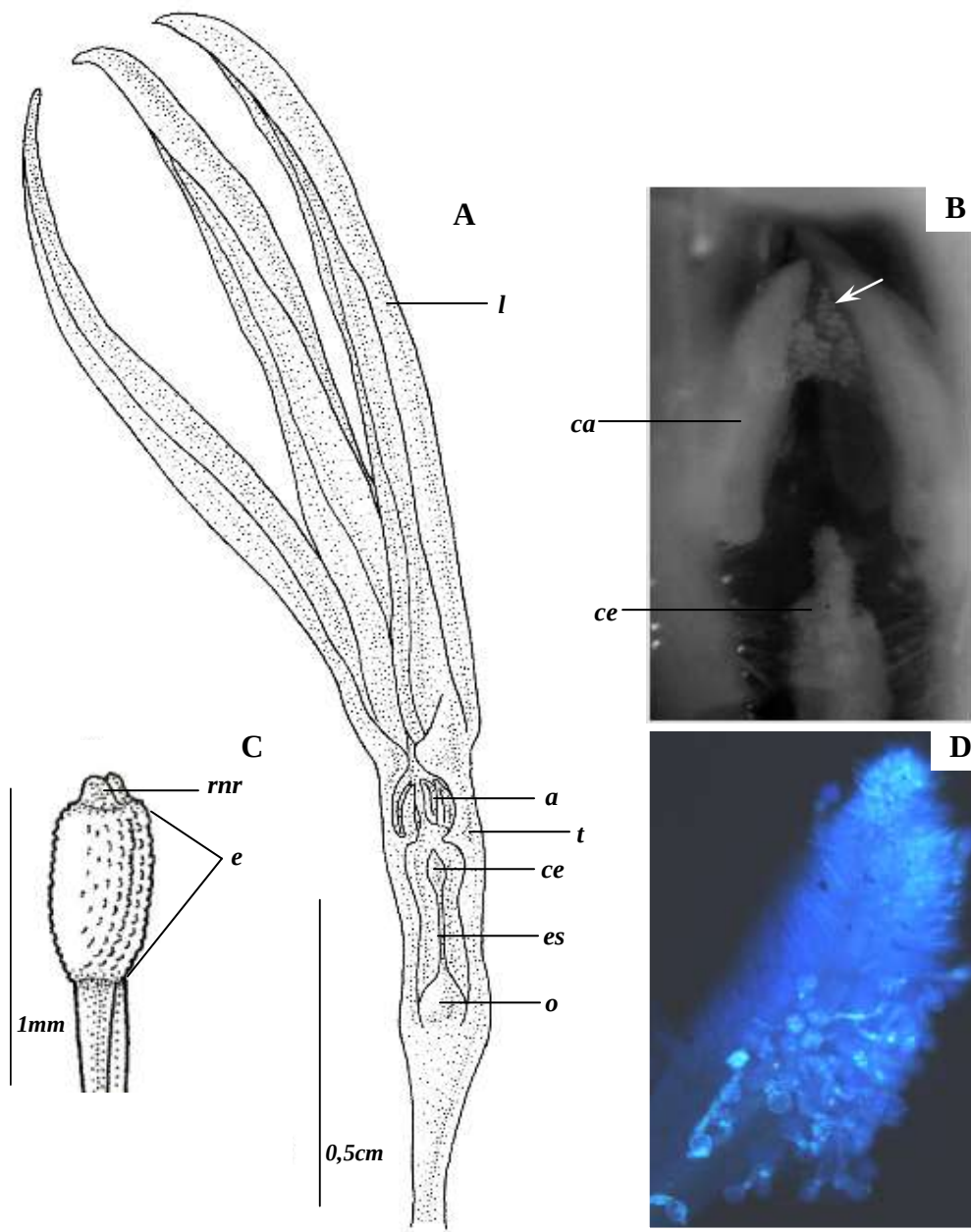


FIGURA 4. Estrutura floral em *Aspidosperma pyrifolium*. (A) organização interna das estruturas reprodutivas da flor; l = lobos da corola, a = antera, t = tubo floral, ce = cabeça do estilete, es = estilete, o = ovário; (B) detalhe do cone de anteras e da cabeça do estilete no tubo floral; ca = cone de anteras, ce = cabeça do estilete, seta indicando o local de apresentação dos grãos de pólen; (C) cabeça do estilete; rnr = região não-receptiva da cabeça do estilete, e = estigma; (D) local de desenvolvimento dos tubos polínicos (estigma) na cabeça do estilete (aumento de 10x).

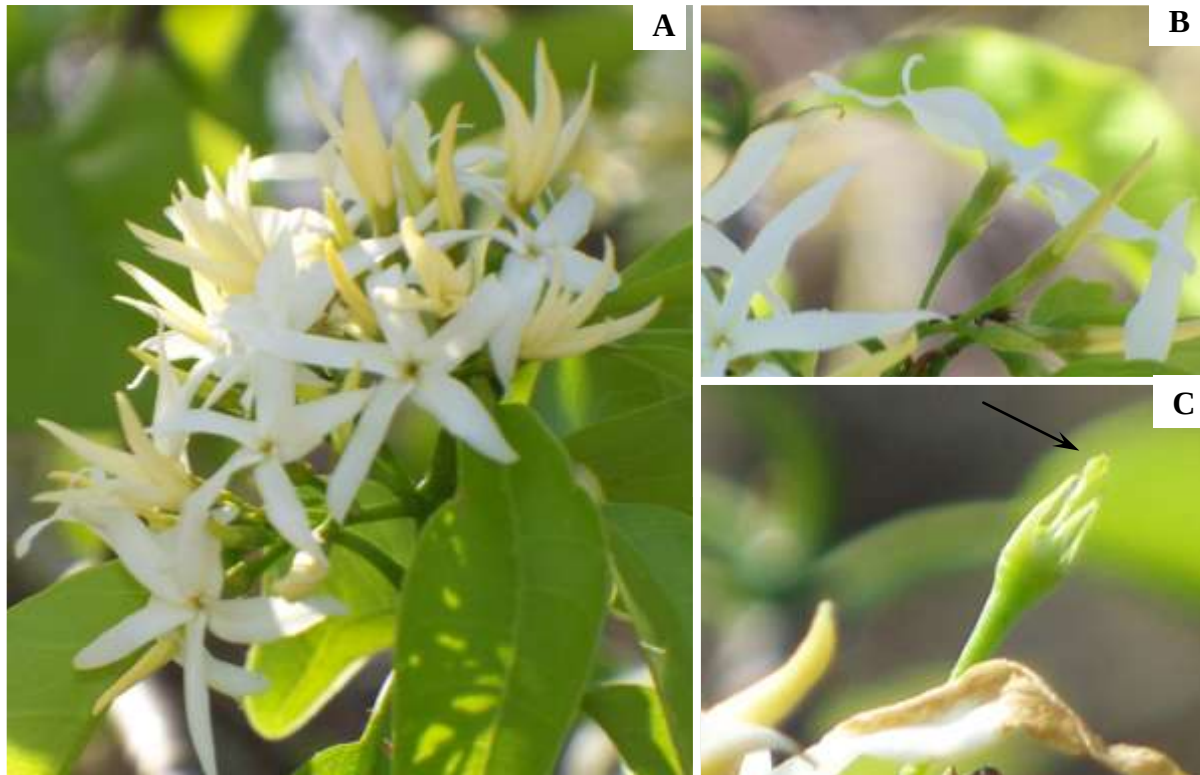


FIGURA 5. Seqüência de antese floral em *Aspidosperma pyrifolium*. (A) Inflorescência com flores em início de antese (15:00-16:00hs); e flor, 24 hs (B) e 48 hs (C), após início de antese, seta mostrando cabeça do estilete após abscisão da corola.

TABELA 2. Características do sistema reprodutivo em *Aspidosperma pyrifolium*, na RPPN Fazenda Almas, cariri paraibano, Nordeste do Brasil.

Tratamentos	Indivíduos (n)	Flores (n)	Frutos (n)	Sucesso (%)
Autopolinização espontânea	15	45	0	0
Autopolinização manual	15	55	0	0
Polinização cruzada manual	15	75	13	17,33
Polinização natural	15	250	0	0
Índice de auto-incompatibilidade (ISI)		0,0		

TABELA 3. Visitantes florais e polinizadores de *Aspidosperma pyrifolium*, na RPPN Fazenda Almas, cariri paraibano, Nordeste do Brasil.

Visitantes Florais	Período de visitas	Presença de pólen na probóscide	Frequência	Função
Mariposas				
Sphingidae				
<i>Erinnyis ello</i> (Linnaeus, 1758)	noturno	+	R	PE
<i>Callionima grisescens</i> sub. <i>grisescens</i> (Rothschild, 1894)	noturno	+	M	PO
Noctuidae				
Noctuideo sp.1	noturno	+	M	PO
Noctuideo sp.2	noturno	+	M	PO
Noctuideo sp.3	noturno	+	M	PO
Noctuideo sp.4	noturno	+	M	PO
Noctuideo sp.5	crepuscular -noturno	+	F	PO
Borboletas				
Pieridae				
<i>Ascia monuste</i> (Linnaeus, 1764)	diurno	+	P	PO
Hesperiidae				
<i>Urbanus</i> sp.	diurno	+	M	PO
<i>Colgia calchas</i>	diurno	+	M	PO
Abelhas				
Apidae				
<i>Apis mellifera</i> (Linnaeus, 1758)	diurno	+	M	PI
<i>Trigona spinipes</i> (Fabricius, 1793)	diurno	-	P	PI
Xylocopinae				
<i>Xylocopa grisescens</i> (Lepeletier, 1841)	diurno	+	M	PI

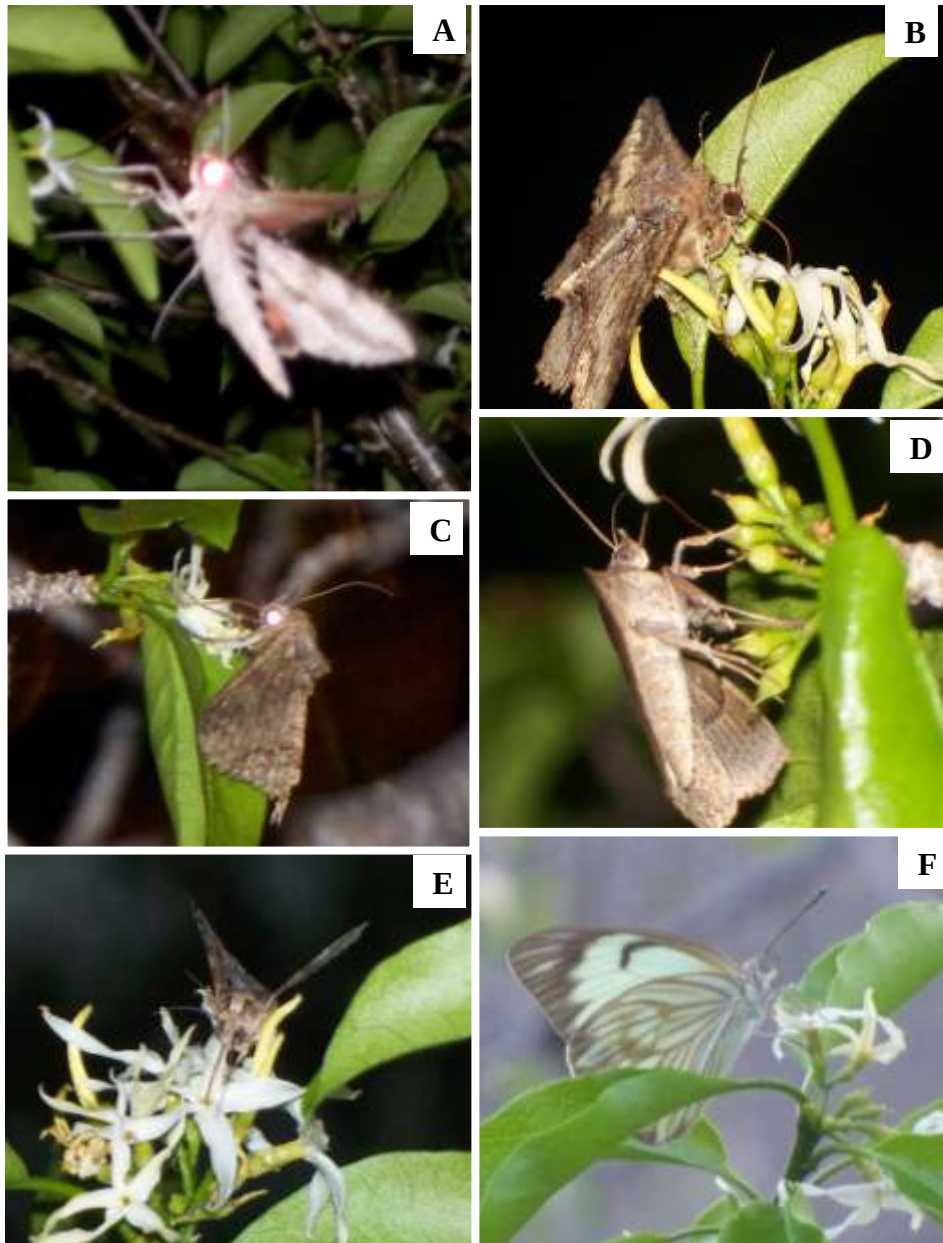


FIGURA 6. Lepidópteros pairando - *Erinnyis ello* (A) e pousando nos lobos da corola - Noctuídeo sp.2 (B), Noctuídeo sp.3 (C), Noctuídeo sp.4 (D), Noctuídeo sp.5 (E) e *Ascia monuste* (F), ao visitarem flores de *Aspidosperma pyrifolium*.

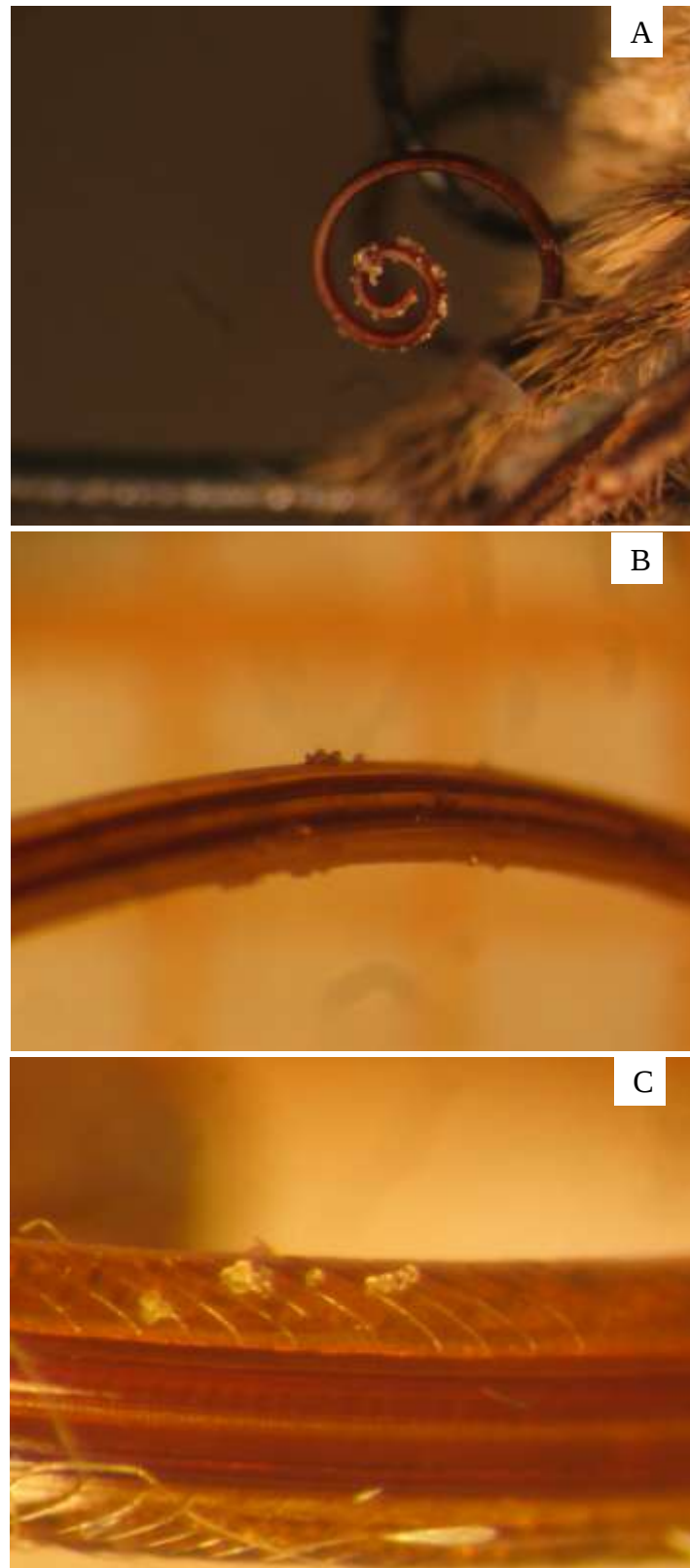


FIGURA 7. Grãos de pólen de *Aspidosperma pyrifolium* depositados na probóscide de *Urbanus* sp. (A) *Callionima grisescens* (B) e *Erinnyis ello* (C).

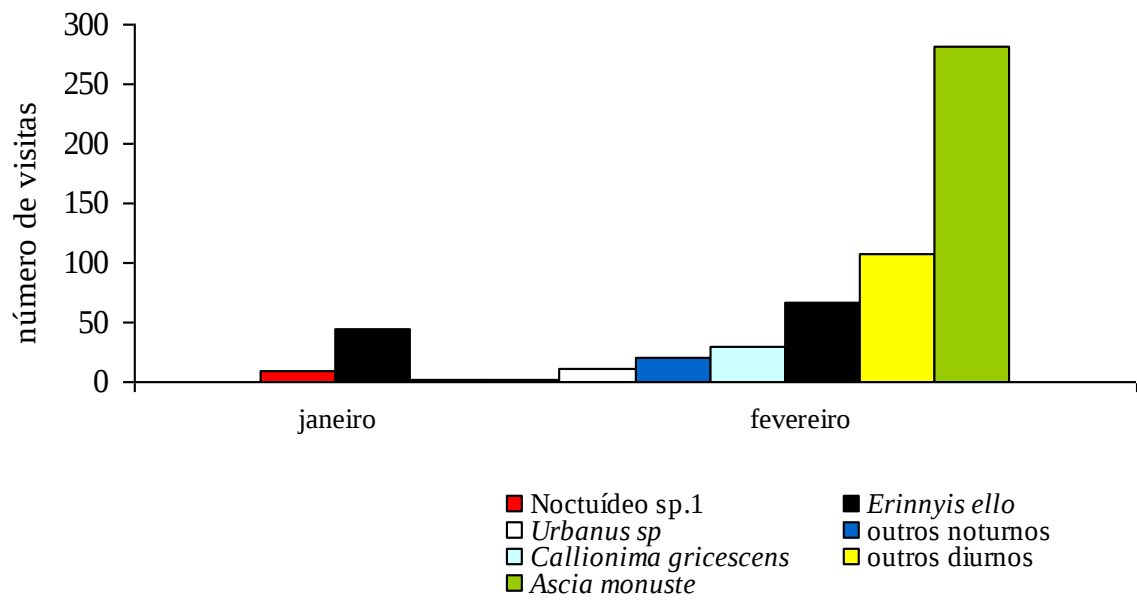


FIGURA 8. Variação temporal do número de visitantes florais e de visitas durante a floração de *Aspidosperma pyrifolium* na Caatinga, NE, Brasil.

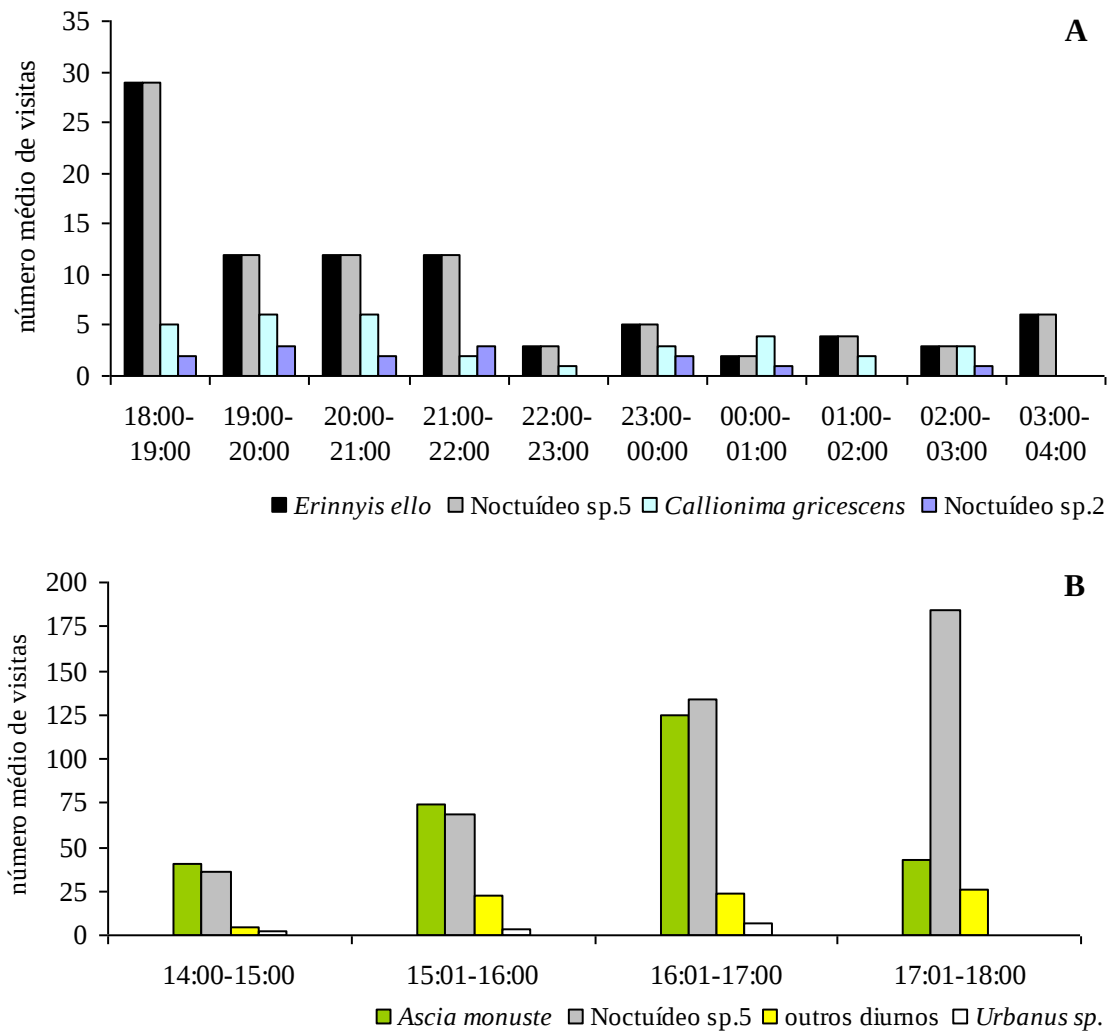


FIGURA 9. Número médio de visitas por classe de horário às flores de *Aspidosperma pyrifolium* no cariri da Paraíba, NE, Brasil. (A) visitas noturnas e (B) diurnas.

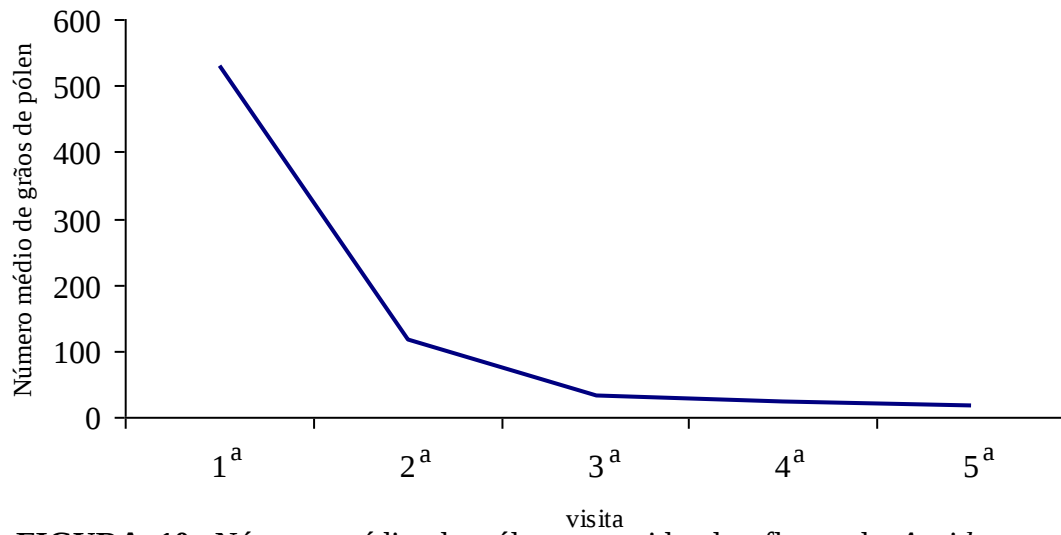


FIGURA 10. Número médio de pólen removido das flores de *Aspidosperma pyrifolium* após visitas simuladas com fios de náilon.

3 CONCLUSÕES

A floração massiva em *Aspidosperma pyrifolium*, que potencializa os atrativos visual/odorífero dessa planta, possibilitando maior atratividade de polinizadores, e, por outro lado, suas flores de tubo curto, permitindo acessar as suas estruturas reprodutivas por mariposas de língua curtas e/ou longas, são estratégias vantajosas que podem estar relacionadas às condições de baixa disponibilidade de polinizadores na estação seca da Caatinga.

A estrutura floral de *A. pyrifolium*, com sobreposição na cabeça do estilete das funções de produção de substância pegajosa e de estigma ao longo da sua extensão vertical; e com cone de anteras consistindo de anteras simples e livres da cabeça do estilete e que está envolvido na estratégia de apresentação de pólen da flor, representa o nível de especialização mais basal para as Apocynaceae s.s.

Vetores bióticos de pólen são essenciais na produção de frutos em *A. pyrifolium*, refletindo uma condição comum nas Apocynaceae s.s.

As visitas seqüências as flores de um mesmo indivíduo, comportamento de forrageio dos noctuídeos, podem contribuir, minimamente, para a adequada polinização em *A. pyrifolium*, uma vez que essa apresenta mecanismo de auto-incompatibilidade de ação tardia, e ainda pode favorecer a deposição de auto-pólen no estigma das flores, o que pode causar o entupimento do estigma, dificultando assim, o crescimento de tubos polínicos compatíveis.

Os esfingídeos, apesar da baixa freqüência de visitas registradas, apresentam comportamento em visita que favorece a polinização cruzada, sendo por isso, considerados polinizadores efetivos de *A. pyrifolium*. Esses podem ser importantes no transporte de pólen a longas distâncias, influenciando positivamente no sucesso reprodutivo de *A. pyrifolium* na Caatinga.

O reduzido número de frutos produzidos nos indivíduos da população de *A. pyrifolium* na RPPN Fazenda Almas, pode ser o resultado da reduzida freqüência de visitas de polinizadores, do seu mecanismo de polinização por engano, que pode desestimular visitas freqüentes, além do comportamento de visita dos noctuídeos, que promove o fluxo de pólen entre flores do mesmo indivíduo, gerando, portanto, perda de pólen nessa planta.

ANEXOS – Normas para publicação do Periódico Biotropica

BIOTROPICA – Journal of the Association for Tropical Biology and Conservation

CHECKLIST FOR PREPARATION OF MANUSCRIPTS AND ILLUSTRATIONS (updated 10 July 2008)

Online submission and review of manuscripts is mandatory effective 01 January 2005.

Please format your paper according to these instructions and then go to the following website to submit your manuscript (<http://mc.manuscriptcentral.com/bitr>). Contact the BIOTROPICA Office for assistance if you are unable to submit your manuscript via Manuscript Central (biotropica@env.ethz.ch).

Authors are requested to provide a **cover letter** that details the **novelty**, **relevance** and **implications** of their work, and a brief explanation of the suitability of the work for BIOTROPICA. The number of words in the manuscript should also be given in the cover letter.

I. General Instructions

- Publication must be in English, but second abstract in other languages (such as Spanish, French, Portuguese, Hindi, Arabic, Chinese etc.) may be published as Online Supplementary Material. BIOTROPICA offers assistance in editing manuscripts if this is required (see English Editorial Assistance below). Second abstracts will **not** be copy-edited and the author(s) must take full responsibility for content and quality.
- Manuscripts may be submitted in the following categories, based on these suggested word limits:
 - Paper (up to 5000 words)
 - Insights (up to 2000 words)
 - Review (up to 8000 words)
 - Commentary (up to 2000 words)
 Word counts exclude title page, abstract(s), literature cited, tables, figures, or appendices.
- Use 8.5" x 11" page size (letter size). Double space everything, including tables, figure legends, abstract, and literature cited.
- Use a 1" margin on all sides. Align left. Avoid hyphens or dashes at ends of lines; do not divide a word at the end of a line.
- Use standard 12 point type (Times New Roman).
- Indent all but the first paragraph of each section.
- Use italics instead of underline throughout. Italicize non-English words such as *e.g.*, *i.e.*, *et al.*, *cf.*, *ca.*, *n.b.*, *post-hoc*, and *sensu* (the exceptions being 'vs.' and 'etc.').
- Include page number in the centre of all pages. Do use line numbering starting on each page.
- Cite each figure and table in the text. Tables and figures must be numbered in the order in which they are cited in the text.
- Use these abbreviations: yr (singular & plural), mo, wk, d, h, min, sec, diam, km, cm, mm, ha, kg, g, L, g/m²
- For units, avoid use of negative numbers as superscripts: use the notation /m² rather than m⁻².
- Write out other abbreviations the first time they are used in the text; abbreviate thereafter: "El Niño Southern Oscillation (ENSO) . . ."
- Numbers: Write out one to ten unless a measurement (*e.g.*, four trees, 6 mm, 35 sites, 7 yr, 10 × 5 m, > 7 m, ± SE) or in combination with other numbers (*e.g.*, 5 bees and 12 wasps). Use a comma as a separator in numbers with **more than** four digits (*i.e.*, 1000, but 10,000); use decimal points as in 0.13; 21°C (no spaces); use dashes to indicate a set location of a given size (*e.g.*, 1-ha plot).

- Spell out ‘percent’ except when used in parentheses (20%) and for 95% CI.
- Statistical abbreviations: Use italics for P , N , t , F , R , r , G , U , N , χ^2 (italics, superscripts non-italics); but use roman for: df, SD, SE, SEM, CI, two-way ANOVA, ns
- Dates: 10 December 1997; Times: 0930 h, 2130 h
- Latitude and Longitude are expressed as: 10°34’21” N, 14°26’12” W
- Above sea level is expressed as: asl
- Regions: SE Asia, UK (no periods), but note that U.S.A. includes periods.
- Geographical place names should use the English spelling in the text (Zurich, Florence, Brazil), but authors may use their preferred spelling when listing their affiliation (Zürich, Firenze, Brasil).
- Lists in the text should follow the style: ... : (1)... ; (2)...; and (3)..., as in, “The aims of the study were to: (1) evaluate pollination success in *Medusagyne oppositifolia*; (2) quantify gene flow between populations; and (3) score seed set.”
- Each reference cited in text must be listed in the Literature Cited section, and vice versa. Double check for consistency, spelling and details of publication, including city and country of publisher.
- For manuscripts ACCEPTED for publication but not yet published, cite as Yaz (in press) or (Yaz, in press). Materials already published online can be cited using the digital object identifier (doi)
- Literature citations in the text are as follows:
One author: Yaz (1992) or (Yaz 1992)
Two authors: Yaz and Ramirez (1992); (Yaz & Ramirez 1992)
Three or more authors: Yaz *et al.* (1992), but include ALL authors in the literature cited section.
- Cite unpublished materials or papers not in press as (J. Yaz, pers. obs.) or (J. Yaz, unpublished data). Initials and last name must be provided. ‘In prep’ or ‘submitted’ are NOT acceptable, and we encourage authors not to use ‘pers. obs.’ or ‘unpublished data’ unless absolutely necessary. Personal communications are cited as (K. A. Liston, pers. comm.).
- Use commas (Yaz & Taz 1981, Ramirez 1983) to separate citations, BUT use semicolon for different types of citations (Fig. 4; Table 2) or with multiple dates per author (Yaz *et al.* 1982a, b; Taz 1990, 1991). Order references by year, then alphabetical (Azy 1980, Yaz 1980, Azy 1985).
- Assemble manuscripts in this order:
Title page
Abstract (s)
Key words
Text
Acknowledgments (spelled like this)
Literature cited
Tables
Appendix (when applicable)
Figure legends (one page)
Figures
- For the review purpose, submit the entire manuscript, with Tables, Figure legends and Figures embedded at the end of the manuscript text, as a Microsoft Word for Windows document (*.doc), or equivalent for Mac or Linux. Do NOT submit papers as pdf files.

II. Title Page

(Do not number the title page)

- Running heads two lines below top of page.
LRH: Yaz, Pirozki, and Peigh (may not exceed 50 characters or six author names; use Yaz *et al.*)
RRH: Seed Dispersal by Primates (use capitals; may not exceed 50 characters or six words)

- Complete title, flush left, near middle of page, Bold Type and Initial Caps, usually no more than 12 words.
- Where species names are given in the title it should be clear to general readers what type(s) of organism(s) are being referred to, either by using Family appellation or common name. For example: ‘Invasion of African Savanna Woodlands by the Jellyfish tree *Medusagyne oppositifolia*’, or ‘Invasion of African Savanna Woodlands by *Medusagyne oppositifolia* (Medusagynaceae)’
- Titles that include a geographic locality should make sure that this is clear to the general reader. For example: ‘New Species of Hummingbird Discovered on Flores, Indonesia’, and NOT ‘New Species of Hummingbird Discovered on Flores’.
- Below title, include author(s) name(s), affiliation(s), and unabbreviated complete address(es). Use superscript number(s) following author(s) name(s) to indicate current location(s) if different than above. In multi-authored papers, additional footnote superscripts may be used to indicate the corresponding author and e-mail address. **Please refer to a current issue.**
- At the bottom of the title page every article must include: Received ____; revision accepted ____ . (BIOTROPICA will fill in dates.)

III. Abstract Page

(Page 1)

- Abstracts should be concise (maximum of 250 words for papers and reviews; 50 words for Insights; no abstract for Commentary). Include brief statements about the intent, materials and methods, results, and significance of findings. The abstract of Insights should emphasise the novelty and impact of the paper.
- Do not use abbreviations in the abstract.
- **Authors are strongly encouraged to provide a second abstract in the language relevant to the country in which the research was conducted**, and which will be published as Online Supplementary Materials. This second abstract should be embedded in the manuscript text following the first abstract.
- Provide up to eight key words after the abstract, separated by a semi-colon (;). Key words should be listed alphabetically. Include location, if not already mentioned in the title. See style below. Key words should NOT repeat words used in the title. Authors should aim to provide informative key words—avoid words that are too broad or too specific.
- *Key words:* Melastomataceae; *Miconia argentea*; seed dispersal; Panama; tropical wet forest.—Alphabetized and key words in English only.

IV. Text

(Page 2, etc) See General Instructions above, or recent issue of BIOTROPICA (Section I).

- No heading for Introduction. First line or phrase of Introduction should be SMALL CAPS.
- Main headings are **METHODS**, **RESULTS**, and **DISCUSSION**: All CAPITALS and **Bold**. Flush left, one line.
- One line space between main heading and text
- Second level headings: SMALL CAPS, flush left, Capitalize first letter, begin sentence with em-dash, same line (*e.g.*, INVENTORY TECHNIQUE.—The ant inventory...).
- Use no more than second level headings.
- Do not use footnotes in this section.
- References to figures are in the form of ‘Fig. 1’, and tables as ‘Table 1’. Reference to Online Supplementary Material is as ‘Fig. S1’ or ‘Table S1’.

V. Literature Cited

(Continue page numbering and double spacing)

- No ‘in prep.’ or ‘submitted’ titles are acceptable; cite only articles published or ‘in press’. ‘In press’ citations must be accepted for publication. Include journal or publisher.

- Verify all entries against original sources, especially journal titles, accents, diacritical marks, and spelling in languages other than English.
- Cite references in alphabetical order by first author's surname. References by a single author precede multi-authored works by the same senior author, regardless of date.
- List works by the same author chronologically, beginning with the earliest date of publication.
- Insert a period and space after each initial of an author's name; example: YAZ, A. B., AND B. AZY. 1980.
- Authors Names: use SMALL CAPS.
- **Every** reference should spell out author names as described above. BIOTROPICA no longer uses 'em-dashes' (—) to substitute previously mentioned authors.
- Use journal name abbreviations (see www.bioscience.org/atlas/jourabbr/list.htm) If in doubt provide full journal name.
- Double-space. Hanging indent of 0.5 inch.
- Leave a space between volume and page numbers and do not include issue numbers. 27: 3–12
- Article in books, use: AZY, B. 1982. Title of book chapter. *In* G. Yaz (Ed.). Book title, pp. 24–36. Blackwell Publications, Oxford, UK.
- Dissertations, use: 'PhD Dissertation' and 'MSc Dissertation'.

VI. Tables

(Continue page numbering)

- Each table must start on a separate page, double-spaced. The Table number should be in Arabic numerals followed by a period. Capitalize first word of title, double space the table caption. Caption should be italicized, except for words and species names that are normally in italics.
- Indicate footnotes by lowercase superscript letters (^a, ^b, ^c, etc.).
- Do not use vertical lines in tables.
- Ensure correct alignment of numbers and headings in the table (see current issues)
- Tables must be inserted as a Word table or copy and pasted from Excel in HTML format.

VII. Figure Legends

(Continue page numbering)

- Double-space legends. All legends on one page.
- Type figure legends in paragraph form, starting with 'FIGURE' (uppercase) and number.
- Do not include 'exotic symbols' (lines, dots, triangles, etc.) in figure legends; either label them in the figure or refer to them by name in the legend.
- Label multiple plots/images within one figure as A, B, C etc, as in 'FIGURE 1. Fitness of *Medusagyne oppositifolia* as indicated by (A) seed set and (B) seed viability', making sure to include the labels in the relevant plot.

VIII. Preparation of Illustrations or Graphs

Please consult <http://www.blackwellpublishing.com/bauthor/illustration.asp> for detailed information on submitting electronic artwork

- Black-and-white or half-tone (photographs), drawings, or graphs are all referred to as 'Figures' in the text. Consult editor about color figures. Reproduction is virtually identical to what is submitted; flaws will not be corrected. Consult a recent issue of BIOTROPICA for examples.
- If it is not possible to submit figures embedded within the text file, then submission as *.pdf, *.tif or *.eps files is permissible.

- Native file formats (Excel, DeltaGraph, SigmaPlot, etc.) cannot be used in production. When your manuscript is accepted for publication, for production purposes, authors will be asked upon acceptance of their papers to submit:
 - Line artwork (vector graphics) as *.eps, with a resolution of < 300 dpi at final size
 - Bitmap files (halftones or photographs) as *.tif or *.eps, with a resolution of < 300 dpi at final size
- Final figures will be reduced. Be sure that all text will be legible when reduced to the appropriate size. Use large legends and font sizes. We recommend using Arial font (and NOT Bold) for labels within figures.
- Do not use negative exponents in figures, including axis labels.
- Each plot/image grouped in a figure or plate requires a label (*e.g.*, A, B). Use upper case letters on grouped figures, and in text references.
- Use high contrast for bar graphs. Solid black or white is preferred.

IX. Insights (up to 2000 words)

Title page should be formatted as with Papers (see above; RRH: “Insights”)

- No section headings.
- Up to two figures or tables (additional material can be published as Online Supplementary Material).

X. Appendices

- We do NOT encourage the use of Appendices unless absolutely necessary. Appendices will be published as Online Supplementary Material in almost all cases.
- Appendices are appropriate for species lists, detailed technical methods, mathematical equations and models, or additional references from which data for figures or tables have been derived (*e.g.*, in a review paper). If in doubt, contact the editor.
- Appendices must be referred to in the text, as Appendix S1. Additional figures and tables may be published as OSM (as described above), but these should be referred to as Fig. S1, Table S1.
- Appendices should be submitted as a separate file.
- The editor reserves the right to move figures, tables and appendices to OSM from the printed text, but will discuss this with the corresponding author in each case.

English Editorial Assistance

Authors for whom English is a second language may choose to have their manuscript professionally edited before submission to improve the English and to prepare the manuscript in accordance with the journal style. Biotropica provides this service at the cost of US\$ 25, - per hour. Please contact the Biotropica office at Biotropica@env.ethz.ch if you wish to make use of this service. The service is paid for by the author and use of a service does not guarantee acceptance or preference for publication. Manuscripts that are scientifically acceptable but require rewriting to improve clarity and to conform to the Biotropica style will be returned to authors with a provisional acceptance subject to rewriting. Authors of such papers may use the Biotropica editing service at the cost of US\$ 25, - per hour for this purpose.

Most papers require between two to four hours, but this is dependent on the work required. Authors will always be contacted should there be any uncertainty about scientific meaning, and the edited version will be sent to authors for final approval before proceeding with publication.

Questions? Please consult the online user’s guide at Manuscript Central first before contacting the editorial office

Phone: 0041 44 632 89 45

Editor's Phone: 0041 44 632 86 27

Fax: 0041 44 632 15 75

biotropica@env.ethz.ch

Please use this address for all inquiries concerning manuscripts and editorial correspondence.