

Universidade Federal de Pernambuco  
Centro de Biociências  
Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal

**ELIVANIA CONCEIÇÃO BARRAL**

**BIOLOGIA REPRODUTIVA DE ESPÉCIES SIMPÁTRICAS DE *Senna*  
Mill. (LEGUMINOSAE) EM ÁREA DE CAATINGA NO PARQUE  
NACIONAL DO CATIMBAU, BUÍQUE, PERNAMBUCO**

Recife  
2013

**ELIVANIA CONCEIÇÃO BARRAL**

**BIOLOGIA REPRODUTIVA DE ESPÉCIES SIMPÁTRICAS DE *Senna* Mill.  
(LEGUMINOSAE) EM ÁREA DE CAATINGA NO PARQUE NACIONAL DO  
CATIMBAU, BUÍQUE, PERNAMBUCO**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Área de Concentração Ecologia Vegetal, da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de mestre em Biologia Vegetal.

Orientadora: Ariadna Valentina Lopes

Recife  
2013

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

Barral, Elivania Conceição

Biologia reprodutiva de espécies simpáticas de *Senna* mill. (Leguminosae) em área da caatinga no Parque Nacional do Catimbau, Buíque, Pernambuco / Elivania Conceição Barral. – 2013.

59 f. : il.

Orientadora: Ariadna Valentina Lopes

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, Recife, 2013.

Inclui referências e anexos

1. Plantas – Reprodução. 2. Polinização por insetos. 3. Caatinga 4. Catimbau (Buíque, PE) I. Lopes, Ariadna Valentina (orient.). II. Título.

571.82

CDD (22.ed.)

UFPE/CB-2017-525

**ELIVANIA CONCEIÇÃO BARRAL**

**BIOLOGIA REPRODUTIVA DE ESPÉCIES SIMPÁTRICAS DE *Senna* Mill.  
(LEGUMINOSAE) EM ÁREA DE CAATINGA NO PARQUE NACIONAL DO  
CATIMBAU, BUÍQUE, PERNAMBUCO**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Área de Concentração Ecologia Vegetal, da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de mestre em Biologia Vegetal.

Aprovada em 28/02/2013

**BANCA EXAMINADORA:**

---

Dra. Ariadna Valentina de Freitas e Lopes (Orientadora) – UFPE

---

Dra. Laís Angélica de Andrade Pinheiro Borges – UFPB

---

Dra. Isabel Cristina Sobreira Machado – UFPE

Dedico este trabalho à minha família, que sempre estive do meu lado me dando amor incondicional e apoio constante para que eu tornasse realidade mais um sonho.

## AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer a todos que durante mais uma etapa da minha vida me ajudaram, me ensinaram e me acompanharam, em especial:

À minha orientadora, Prof<sup>ª</sup> Dr<sup>ª</sup> Ariadna Valentina Lopes, por sua amizade, paciência, dedicação e carinho dispensados na realização deste estudo e pelo estímulo constante e confiança de me orientar desde a iniciação científica.

À minha família e em especial aos meus pais Eliane e Edvan (*in memorian*), meus avós Gilvete e José (*in memorian*) e minhas irmãs Edvania e Michele por todo incentivo e amor durante todas as etapas da minha vida.

Aos Integrantes do Laboratório de Biologia Floral e Reprodutiva – Polinizar, especialmente às minhas amigas Ana Carolina, Shirlei Ferreira, Marcela Wooley e Jéssica Luíza e ao meu amigo Oswaldo Cruz Neto pelo companheirismo em laboratório e em campo e incentivo às minhas pesquisas.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pelas bolsas de Mestrado concedidas em diferentes etapas do curso.

Ao MCT/CNPq e ao CNPq/ICMBio pelo apoio financeiro através de projetos de pesquisa aprovados, respectivamente, no Edital MCT/CNPq N° 06/2008 - Jovens Pesquisadores (processo n° 567739/2008-2) e na Chamada CNPq/ICMBio - N° 13/2011 (processo n° 552054/2011-9).

## RESUMO

O estudo das interações plantas/ polinizadores, incluindo biologia floral, fenologia e sistemas de reprodução tem sido de grande importância para diversas linhas de pesquisa, como interações de competição e facilitação entre espécies em sincronia de floração. A análise da morfologia floral, a exemplo o polimorfismo estilar, tem auxiliado a entender como este podem otimizar o sucesso reprodutivo feminino e masculino da flor mesmo sob sincronia de floração. Portanto, a dissertação teve por objetivo investigar a biologia floral, ecologia da polinização e reprodutiva de espécies simpátricas do gênero *Senna* Mill. (Leguminosae) e discutir estes dados à luz da sobreposição de floração tendo em vista quais vantagens a enantioestilia, pode promover para espécies sobre efeito de partilha de polinizadores. Competição e/ou facilitação foram investigadas nestas espécies. O estudo foi conduzindo em Caatinga no Parque Nacional do Catimbau, Buíque, PE, onde foram realizadas observações e coletas de campo para avaliar a fenologia, morfologia das flores, recursos florais, viabilidade polínica, razão pólen-óvulo, comportamento dos visitantes florais e sistema de reprodução, utilizando para isso metodologia apropriada. Deposição de pólen impróprio no estigma foi verificada. As espécies apresentam flores de pólen, de coloração amarela, antese diurna e enantioestilia monomórfica. Abelhas de médio-grande porte foram os polinizadores das espécies com a deposição de pólen para polinização ocorrendo de forma direta e indireta (polinização por ricochete) no dorso do visitante floral em áreas específicas do polinizador. Sistema reprodutivo xenógamo autoincompatível foi observado em três das quatro espécies estudada, com apenas uma autocompatível. Pouco a nenhum grão de pólen potencialmente impróprio foi observado no estigma das espécies, o que conseqüentemente não levou ao entupimento/congestionamento (“*clogging*”) do estigma. Assim, a enantioestilia somada à autoincompatibilidade e ao modo de polinização garante formação de frutos por xenogamia para três espécies de *Senna* aqui estudadas, permitindo concluir que a sobreposição de floração e partilha de polinizadores sejam estratégias vantajosas de facilitação, aumentando o sucesso reprodutivo destas espécies. Em relação à espécie autocompatível, esta apresentou deslocamento do pico de intensidade de floração para fora do período de sincronia de floração com a finalidade de evitar danos provocados pela partilha de polinizadores e competição pelo serviço de polinização.

**Palavras-chave:** Autoincompatibilidade; Competição; Enantioestilia; Partilha de polinizadores; Simpatría

## ABSTRACT

The study of the interactions between plants and their pollinators, including floral biology, phenology and reproductive systems aspects has been of great importance for studies of various lines of research, including to understand competition and facilitation interactions among species in flowering synchrony. Furthermore, analysis of floral morphology and performance of polymorphisms, including polymorphisms styler has helped to understand how this can optimize the male and female reproductive success of flower even to species in flowering synchrony. Therefore, the thesis aimed to investigate the floral biology, pollination and reproductive ecology of sympatric species the genus *Senna* Mill. (Leguminosae) and discuss these data in light of overlapping flowering in the viewpoints of advantages which enantiostyly, styler polymorphism resulting deflection of the stylus left or right side, can promote for species under effect pollinators sharing. Both interactions of competition and/or facilitation were investigated in these species. The study was carried in Caatinga Catimbau National Park, Buíque, PE, where observations in the field were made and collected to assess the phenology, morphology of flowers, floral resources, pollen viability, pollen-ovule ratio, behavior of floral visitors and breeding system, using appropriate methodology for this. Furthermore, a check on the occurrence of improper deposition of pollen on the stigma was made. The species have pollen flowers, yellow-colored, diurnal anthesis and enantiostyly monomorphic. Bees medium-large were the pollinator species with deposition of pollen for pollination occurring directly and indirectly (pollination by ricochet) on the back of floral visitor in specific areas of pollinator. Xenogamous self-incompatible reproductive system was observed in three of the four species studied, with only one self-compatible. Little to no potentially inappropriate pollen grain was observed on the stigma of the species, which consequently did not lead to stigma clogging. Thus enantiosty added to the self-incompatibility and method of pollination ensures formation of three fruits per xenogamy to *Senna* species studied here, allowing to conclude that the overlap of flowering and sharing pollinators are advantageous strategies for facilitating increasing the reproductive success of these species. Regarding to the autocompatible specie, this showed the flowering intensity peak displacement out of flowering synchrony period in order to avoid damages caused by the pollinators sharing and competition for pollination service.

**Key-words:** Autoincompatibility, competition, enantiostily, facilitation, pollinator sharing, buzz pollination, sympatry

## SUMÁRIO

1	<b>INTRODUÇÃO</b> .....	09
2	<b>FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA</b> .....	11
2.1	ADAPTAÇÕES FLORAIS ASSOCIADAS À MELITOFILIA COM ENFOQUE NA ENANTIOSTILIA.....	11
2.2	MORFOLOGIA FLORAL E BIOLOGIA REPRODUTIVA DE SENNA MILL.: UMA SÍNTESE.....	12
2.3	SINOPSE DAS IMPLICAÇÕES DA SINCRONIA DE FLORAÇÃO NA BIOLOGIA REPRODUTIVA DE ESPÉCIES SIMPÁTRICAS.....	13
2.4	REFERÊNCIAS .....	15
3	<b>CAPÍTULO 1. MANUSCRITO À SER ENVIADO AO PERIÓDICO BIOTROPICA. Biologia Reprodutiva de Espécies Simpátricas de <i>Senna Mill.</i> (Leguminosae) em Caatinga</b> .....	21
	<b>ANEXO</b> .....	59

## 1 INTRODUÇÃO

As interações entre plantas e seus polinizadores são imprescindíveis na manutenção e evolução de espécies e comunidades vegetais. O estudo destes aspectos tem sido de grande importância para estudos de diversas linhas de pesquisa, incluindo para se entender interações de competição e facilitação entre espécies em sincronia de floração. O presente estudo investigou a biologia floral, a ecologia da polinização e as estratégias reprodutivas de quatro espécies simpátricas do gênero *Senna* Mill. (*Senna* cf. *acuruensis*; *S. cana*; *S. spectabilis* e *S. splendida*) em uma área de Caatinga no Parque Nacional do Catimbau, local de pesquisa do respectivo trabalho que abrange três municípios do interior do estado de Pernambuco, de forma a elucidar o tipo de interação interespecífica e os mecanismos apresentados por estas espécies em sincronia de floração e sob efeito de partilha de polinizadores. Vale ressaltar que a espécie *Senna* cf. *acuruensis* é endêmica de Caatinga e que espécies deste gênero tem sido colocadas entre as plantas mais conspícuas e que mais contribuem para constituir a paisagem característica desse ecossistema.

A dissertação está estruturada em duas partes principais: 1) fundamentação teórica e 2) capítulo detalhado a seguir. Estes tópicos são seguidos por uma conclusão, resumo e abstract na parte final do trabalho. A fundamentação teórica está subdividida em três partes que abordam em sequência: 1) as adaptações florais associadas à melitofilia com enfoque na enantioestilia, 2) uma síntese da morfologia floral e biologia reprodutiva de espécies do gênero *Senna* Mill (Leguminosae) e 3) uma sinopse das implicações da sincronia de floração na biologia reprodutiva de espécies em simpatria. O capítulo intitula-se: “Biologia reprodutiva de espécies simpátricas de *Senna* Mill. (Leguminosae) em Caatinga”, onde são abordados: 1) a fenologia reprodutiva destas espécies; 2) aspectos florais, incluído morfologia, sistema sexual, razão pólen/óvulo e viabilidade polínica; 3) sistema de polinização, como espécies visitantes e comportamento de visitas; e a 4) biologia reprodutiva, com a classificação do sistema reprodutivo das quatro espécies quanto à presença de autoincompatibilidade e eficácia reprodutiva. Os dados são discutidos à luz da sobreposição de floração das espécies, tendo em vista os seguintes pontos-chave: 1) intensidade de sobreposição de floração; 2) partilha de polinizadores; 3) deposição de pólen impróprio no estigma e 4) possíveis vantagens da enantioestilia, com enfoque na partilha de polinizadores. O capítulo foi escrito em formato de artigo e será enviado ao periódico internacional *Biotropica*.

Na parte final, a conclusão descreve resumidamente os principais achados da biologia reprodutiva e ecologia da polinização das espécies, relacionando-os aos pontos-chave descritos acima, com enfoque na enantiofilia e partilha de polinizadores. Na sequência um resumo e um abstract de todo o trabalho incluindo introdução, metodologia, resultados e sua relevância são apresentados.

## 2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

### 2.1 ADAPTAÇÕES FLORAIS ASSOCIADAS À MELITOFILIA COM ENFOQUE NA ENANTIOSTILIA

Dentre os vetores bióticos de polinização, os insetos da ordem Hymenoptera, em especial as abelhas destacam-se como sendo os agentes de polinização mais representativos das angiospermas (Proctor *et al.* 1996, Machado & Lopes 2003, 2004). Acredita-se que estes insetos, as abelhas, tenham se diversificado juntamente com as angiospermas (Endress 1994, Proctor *et al.* 1996, Raven *et al.* 2007), com abelhas promovendo uma explosiva irradiação e diversificação das fanerógamas, estando as flores no centro desta diversidade (Endress 1994).

Deste modo, entre as espécies melitófilas é possível distinguir conjuntos de características florais específicas relacionadas a diferentes grupos de abelhas (Endress 1994, Proctor *et al.* 1996). Contudo, duas arquiteturas florais adaptadas a esta síndrome merecem destaque, com estas diferindo principalmente quanto ao tipo de recurso floral e à polimorfismos de hercogamia (separação espacial do grão de pólen do estigma para evitar a autopolinização). Os polimorfismos pertencem a uma mesma classe de hercogamia (recíproca) de acordo com Webb & Loyd (1986) e são conhecidos como heterostilia e enantiostilia. Ambos funcionam de maneira similar para evitar mecanicamente autopolinizações, contudo são extremamente diferentes (Barrett 2003).

Flores de espécies heterostílicas, as quais apresentam dois ou mais morfos florais com posição recíproca das anteras e estigmas, frequentemente são actinomorfas, tubulares e oferecem néctar como recurso floral (Barrett 2002a; 2003), sendo polinizadas por insetos de médio porte (Endress 1994) de língua longa ocorrendo deposição do pólen no corpo e na probóscide do polinizador (Barrett 2002a; 2003), como por exemplo, em abelhas do gênero Euglossinae. Por outro lado, flores enantiostílicas (o estilete mostra-se deslocado para a direita ou para esquerda no mesmo ou em diferentes indivíduos) (Endress 1994, Barrett *et al.* 2000), geralmente são flores de pólen *sensu* Vogel (1978), não tubulares e exibem uma divisão funcional de trabalho entre as anteras de polinização e de alimentação (heteranteria) (Barrett 2003, Barrett *et al.* 2000). Este tipo floral, na maioria das vezes, possui anteras poricidas (descência através de poros ou curtas fendas apicais), cuja coleta de pólen pelas abelhas é efetuada através da vibração de seus músculos, caracterizando a síndrome de polinização por

vibração também chamada “*buzz-pollination*” (Buchmann & Hurley 1978, Buchmann 1983). Assim, em flores enantiostílicas a deposição do pólen para fertilização é feito nas laterais e no dorso do corpo das abelhas (Barrett 2003, Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1988), de grande porte como em leguminosas do gênero *Senna* polinizadas por espécies de *Xylocopa* (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1988, Machado & Lopes 1998, Manente-Balestieri & Machado 1999, Souza *et al.* 2012).

A enantiostilia tem sido reconhecida a mais de um século (Todd 1882) e tem envolvido, independentemente, pelo menos 10 famílias de angiospermas (Barrett 2002a, b; Barrett *et al.* 2000, Jesson & Barrett 2003, Jesson 2002). Este polimorfismo estilar tem sido intensamente investigado pelos pesquisadores S.C.H. Barrett e L.K. Jesson que exploraram a origem (Jesson & Barrett 2003, Jesson *et al.* 2003), o desenvolvimento (Jesson *et al.* 2003), a manutenção (Jesson 2002), a evolução (Barrett *et al.* 2000, Jesson 2002) e a eficiência (Jesson & Barrett 2002; 2005) da enantiostilia. Com base em suas pesquisas, estes autores tem sugerido que este polimorfismo floral é um exemplo de convergência evolutiva de plantas polinizadas por abelhas como uma solução para promover uma transferência de pólen eficiente e maior precisão na polinização (Barrett 2003, Jesson & Barrett 2002). Dessa forma, a enantiostilia tem sido associada diretamente à melitofilia, como um mecanismo para promover polinizações cruzadas intermorfo em espécies hermafroditas.

## 2.2 MORFOLOGIA FLORAL E BIOLOGIA REPRODUTIVA DE SENNA MILL.: UMA SÍNTESE

O gênero *Senna* (Leguminosae, Cesalpinioideae, Cassieae) é pantropical com cerca de 300 espécies, a maioria ocorrendo no continente americano (Lewis *et al.* 2005, Marazzi *et al.* 2008). Até 1982, as espécies desse gênero eram incluídas em *Cassia sensu lato*, quando o gênero foi dividido em três: *Cassia sensu stricto* L., *Senna* Mill. e *Chamaecrista* Moench, por Irwin & Barneby (1982) compondo a subtribo Cassiinae. A segregação foi baseada em diferenças na morfologia das flores, com foco no androceu, corola e arquitetura floral onde espécies de *Senna* distinguem de *Cassia* pelos filetes retos, mais curtos ou até duas vezes o comprimento das anteras, além das anteras basifixas e pela presença de nectários extraflorais na maioria das espécies. Por outro lado, *Senna* difere de *Chamaecrista* principalmente pela ausência de bractéolas (excepcionalmente presentes em *Senna*), pelo androceu zigomorfo e pelos legumes que podem ser indeiscentes (Irwin & Barneby 1982).

As flores do gênero *Senna* geralmente são amarelas exibindo características típicas de espécies melitófilas polinizadas por vibração (Endress 1994, Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1988). Apresentam estigma puntiforme (“*point-tipped*”) geralmente em forma de câmara margeado por tricomas, androceu heterântero (estames diferindo em tamanho e função) com anteras tubulares de deiscência poricida, oferecendo pólen como recurso floral (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1988, Owens & Lewis 1989, Endress 1994, Marazzi *et al.* 2006, 2007, Marazzi *et al.* 2008). Em adição algumas espécies são enantiostílicas com deflexão de todo o pistilo para a direita ou esquerda podendo estas ocorrer no mesmo (enantiostilia monomórfica) ou em diferentes (enantiostilia dimórfica) indivíduos (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1988, Marazzi *et al.* 2006, 2007, Marazzi *et al.* 2008). Assim, espécies de *Senna* têm sido descritas como melitófilas sendo polinizadas por abelhas de médio a grande porte como espécies dos gêneros *Xilocopa*, *Bombus*, *Centris*, *Epicharis* e *Melipona*, que coletam pólen por vibração (Dulberger 1981, Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1988, Manente-Balestieri & Machado 1999, Borges *et al.* 2002, Laporta 2005, Souza *et al.* 2012). Além de apresentarem características de flores polinizadas por vibração (“*buzz-pollination*”) como heteranteria e ausência de nectários que estão diretamente associadas à enantiostilia algumas espécies apresentam outras estratégias peculiares como polinização por ricochete (Westerkamp 2004) com deposição de pólen de forma direta (Dutra *et al.* 2009) ou indireta (Costa *et al.* 2007) através de uma modificação na corola que exhibe uma pétala cuculada por onde o pólen é ricocheteado para a região dorsal do polinizador.

Quanto ao sistema reprodutivo, à exceção da ocorrência de apomixia em *Senna artemisioides* (Randell 1970) as espécies podem apresentar autocompatibilidade como *S. reticulata* (Snow & Roubick 1987), *S. silvestris* (Carvalho & Oliveira 2003), e *Senna spectabilis* (Manente-Balestieri & Machado 1999), no entanto a maioria é autoincompatível necessitando de um vetor de pólen para formação de frutos (Fontanelle 1979, Dulberger 1981, Leite & Machado 2010).

### 2.3 SINOPSE DAS IMPLICAÇÕES DA SINCRONIA DE FLORAÇÃO NA BIOLOGIA REPRODUTIVA DE ESPÉCIES SIMPÁTRICAS

Apesar da polinização ser um mutualismo ecológico bem conhecido que envolve angiospermas e visitantes florais, este pode ser alterado se espécies em simpatria apresentam floração sincronizada, o que pode levar a partilha ou competição pelo serviço de polinização

(Waser 1978, Mitchell *et al.* 2009). Até mesmo para espécies autoincompatíveis, como a maioria das espécies de *Senna*, a partilha e/ou competição por vetores de pólen pode afetar diretamente o sucesso reprodutivo uma vez que a deposição de pólen interespecífico ocorre devido ao comportamento inconstante do polinizador prejudicando a produção de sementes, mesmo quando não há limitação de polinizadores (Levin & Anderson 1970, Waser 1983, Feinsinger *et al.* 1986, Brown & Mitchell 2001).

Este tipo de competição é baseado na qualidade de visitas e corresponde a uma de duas formas de competição por polinização segundo Waser (1983). A primeira chamada “competição pela preferência do polinizador” (ou competição por visitas *sensu* Campbell & Motten 1985), atua quando uma espécie de planta atrai os visitantes florais de outra espécie diminuindo o número de visitas desta e conseqüentemente reduzindo o seu sucesso reprodutivo. A segunda é denominada “competição através da transferência de pólen interespecífico”, atua quando há deposição de pólen impróprio no estigma, seja por meio de um vetor de polinização animal ou até mesmo pelo vento, visto que este mecanismo de competição ao contrario do primeiro opera mesmo quando o numero de visitantes não é diretamente limitado (Waser 1983). Ambos os mecanismos de interação, quantitativo e qualitativo, são parcialmente, mas não totalmente independentes e, portanto, o número e a qualidade das visitas podem afetar ambas as transferências de pólen coespecífico e heteroespecífico (Mitchell *et al.* 2009).

O movimento frequente do polinizador entre espécies em simpatria pode levar a substancial perda de pólen e redução de pólen para cruzamentos (Mitchell *et al.* 2009). A perda de pólen é algo comum na maioria das plantas entomófilas mesmo na ausência de competidores devido à ineficiência do polinizador (Holsinger & Thomson 1994, Johnson *et al.*, 2005, Morales & Traveset, 2008). Esta ineficiência dentre muitos outros fatores inclui perda passiva durante o transporte (Thomson, 2003), remoção ativa pelo mecanismo de limpeza do polinizador (Harder, 1990) e deposição de pólen sobre flores da mesma planta (Rademaker *et al.* 1997). Assim, de acordo com estes fatores Mitchell *et al.* (2009) tem sugerido que a probabilidade de que o pólen alcance estigmas de outros coespecíficos é muito baixa de forma que sobre efeitos de competição por polinização as oportunidades são multiplicadamente menores.

A deposição de pólen impróprio no estigma reduz o sucesso reprodutivo por vários caminhos (Brown & Mitchell 2001), seja por alelopatia do pólen (Thomson *et al.* 1981), entupimento/congestionamento ("clogging") do estigma (Shore & Barrett 1984), fechamento do estigma (Waser & Fugate 1986), entupimento estilar (Palmer *et al.* 1989) e inibição estilar (Cruzan 1990, 1993). Além disso, entre espécies taxonomicamente relacionadas, especialmente

congenéricas a partilha de polinizadores e consequente deposição de pólen heteroespecífico podem resultar no fluxo gênico entre espécies e consequentemente na formação de híbridos mal adaptados de baixo ou nenhum sucesso reprodutivo ou mesmo em híbridos com alto potencial invasivo como consequência da importação de capacidades adaptativas de uma espécie na outra (Waser 1983, Scheffler & Dale 1994, Bing *et al.* 1996, Brown & Mitchell 2001, Mitchell *et al.* 2009), este último ocorrendo quando envolve hibridização entre espécies nativas e invasoras. Assim, a hibridização tem efeitos negativos sobre o sucesso reprodutivo feminino por causa da perda de óvulos e esforço maternal em suportar e nutrir o híbrido que posteriormente pode sobreviver e crescer e passa a competir com a planta mãe (Rathcke 1983).

Não menos importante, a competição por visitas, por sua vez, pode interferir no número de polinizadores e de visitas às flores e levar indivíduos de plantas ao isolamento reprodutivo (Murcia 1995). Entretanto, um aumento no “*display*” floral pela sincronia de floração de espécies coocorrentes pode aumentar o número total de polinizadores atraídos à comunidade e assim aumentar o número *per capita* de visitas de uma ou mais espécies resultando em facilitação (Rathcke 1983, Feldman *et al.* 2004, Ghazoul 2006, Mitchell *et al.* 2009). A facilitação apesar de aumentar o número de visitas ainda sim reduz a sua qualidade, de maneira que pode então não demonstrar uma facilitação reprodutiva geral (Mitchell *et al.* 2009). Concluindo, a sincronia de floração de espécies em simpatria pode resultar em competição pelo serviço de polinização e ter, portanto, um efeito negativo no sucesso reprodutivo das espécies competidoras através dos vários mecanismos descritos anteriormente (*e.g.* Campbell & Motten 1985, Brown & Mitchell 2001) ou ter um efeito positivo através da facilitação (*e.g.* Ghazoul 2006) ou mesmo ter uma implicação neutra com nenhuma espécie tendo algum efeito sobre o sucesso reprodutivo de outra espécie na comunidade (*e.g.* Rathck 1988, Armbruster & McGuire 1991, McGuire & Armbruster, 1991, Feinsinger 1987).

## 2.4 REFERÊNCIAS

- ARMBRUSTER, W.S.; MCGUIRE, A.D. Experimental assessment of reproductive interactions between sympatric *Aster* and *Erigeron* (Asteraceae) in interior Alaska. **American Journal of Botany**, v. 78 p. 1449-1457, 1991.
- BARRETT, S.C.H. The evolution of plant sexual diversity. **Nature Reviews Genetics**, v. 3, p. 274-284, 2002a.
- BARRETT, S.C.H. The evolution of plant sexual diversity. **Nature**, v. 3, p. 273-274, 2002b.

- BARRETT, S.C.H. Mating strategies in flowering plants: the outcrossing–selfing paradigm and beyond. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, v. 358, p. 991-1004, 2003.
- BARRETT, S.C.H.; JESSON, L.K.; BAKER, A.M. The evolution and function of stilar polymorphisms in flowering plants. **Annals of Botany**, v. 85. p. 253-265, 2000.
- BING, D.J.; DOWNEY, R.K.; RAKOW, G.F.W. Assessment of transgene escape from *Brassica rapa* (*B. campestris*) into *B. nigra* or *Sinapis arvensis*. **Plant Breed**, v. 115, p. 1-4, 1996.
- BORGES, M.S.; VIANA, B.F. & NEVES, E.L. Aspectos da estratégia reprodutiva de duas espécies co-ocorrentes de *Senna* (K. Bauhin) P. Miller (Caesalpinioideae), nas dunas interiores do Médio São Francisco, Ibiraba, Bahia. **Sitientibus**, v. 2, p. 49-54, 2002.
- BROWN, B.J.; MITCHELL, R.J. Competition for pollination: effects of pollen of an invasive plant on seed set of a native congener. *Oecologia*, v. 129, p. 43-49, 2001.
- BUCHMANN, S.L. Buzz pollination in angiosperms. p. 73-113. *In*: JONES, C.E. & LITTLE, R.J. (Eds.). **Handbook of Experimental Pollination**. Van Nostrand Reinhold, New York, 1983.
- BUCHMANN, S.L.; HURLEY, J.P. A biophysical model for buzz pollination in Angiosperms. **Journal of Theoretical Biology**, v. 72, p. 639-657, 1978.
- CAMPBELL, D.R.; MOTTEN, A.F. The mechanism of competition for pollination between two forest herbs. **Ecology**, v. 66, p. 554-563, 1985.
- CARVALHO, D.A.; OLIVEIRA, P.E. Biologia reprodutiva e polinização de *Senna sylvestris* (Vell.) H.S. Irwin & Barneby (Leguminosae, Caesalpinioideae). **Revista Brasileira de Botânica**, v. 26, p. 319-328, 2003.
- COSTA, C.B.N.; LAMBERT, S.M.; BORBA, E.L.; QUEIROZ, L.P. Postzygotic reproductive isolation between sympatric taxa in the *Chamaecrista desvauxii* complex (Leguminosae-Caesalpinioideae). **Annals of Botany**, v. 99, p. 625-635, 2007.
- CRUZAN, M.B. Pollen-pollen and pollen-style interactions during pollen tube growth in *Erythronium grandiflorum* (Liliaceae). **American Journal of Botany**, v.77, p. 116-122, 1990.
- CRUZAN, M.B. Analysis of pollen-style interactions in *Petunia hybrida*; the determination of variance in male reproductive success. **Sex Plant Reprod**, v.6, p. 275-281, 1993.
- DULBERGER, R. The floral biology of *Cassia didymobotrya* and *C auriculata* (Caesalpinioideae). **American Journal of Botany**, v. 68, p. 1350-1360, 1981.

- DUTRA, V.F.; VIEIRA, M.F.; GARCIA, F.C.P.; LIMA, H.C. Fenologia reprodutiva, síndromes de polinização e dispersão em espécies de Leguminosae dos campos rupestres do Parque Estadual do Itacolomi, Minas Gerais, Brasil. **Rodriguesia**, v. 60, p. 371-387, 2009.
- ENDRESS, P.K. **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**. Cambridge. Cambridge University Press, 1994.
- FEINSINGER, P. Effects of plant species on each other's pollination: is community structure influenced? **Trends in Ecology and Evolution**, v. 5, p. 123-126, 1987.
- FEINSINGER, P.; MURRAY, K.G.; KINSMAN, S.; BUSBY, W.H. Floral neighborhood and pollination success in four hummingbird pollinated cloud forest plant species. **Ecology**, v. 67, p. 449-464, 1986.
- FELDMAN, T.S.; MORRIS, W.F.; WILSON, W.G. When can two plant species facilitate each other's pollination? **Oikos**, v. 105, p. 197-207, 2004.
- FONTANELLE, G.B. Contribuição ao estudo de biologia floral de *Cassia silvestris* Vell.: considerações anatômicas. **Leandra**, v. 8, p. 49-84, 1979.
- GHAZOUL, J. Floral diversity and the facilitation of pollination. **Journal of Ecology**, v. 94, p. 295-304, 2006.
- GOTTSBERGER, G.; SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. Evolution of flower structures and pollination in neotropical *Cassiinae* (Caesalpiaceae) species. **Phyton (Austria)**, v. 28, p. 293-320, 1988.
- HARDER, L.D. Behavioural responses by bumble bees to variation in pollen availability. **Oecologia**, v. 85, p. 41-47, 1990.
- HOLSINGER, K.E.; THOMSON, J.D. Pollen discounting in *Erythronium grandiflorum*: mass-action estimates from pollen transfer dynamics. **American Naturalist**, v. 144, p. 799-812, 1994.
- IRWIN, H.S.; BARNEBY, R.C. The American *Cassiinae*. A synoptical revision of Leguminosae tribe *Cassieae* subtribe *Cassiinae* in the New World. Mem. New York Bot. Gard, 1982.
- JESSON, L. K. The evolution and functional significance of enantiostyly in flowering plants. PhD thesis, University of Toronto, Canada, 2002.
- JESSON, L.K.; BARRETT, S.C.H. Solving the puzzle of mirror-image flowers. **Nature**, v. 417, p. 707, 2002.

- JESSON, L.K.; BARRETT, S.C.H. The comparative biology of mirror-image flowers. **International Journal of Plant Sciences**, v. 164, p. 237-249, 2003.
- JESSON, L.K.; BARRETT, S.C.H. Experimental tests of the function of mirror-image flowers. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 85, p. 167-179, 2005.
- JESSON, L.K.; KANG, J.; WAGNER, S.L.; BARRETT, S.C.H.; DENGLER, N.G. The development of enantiostyly. **American Journal of Botany**, v. 90, p. 183-195, 2003.
- JOHNSON, S.D.; NEAL, P.R.; HARDER, L.D. Pollen fates and the limits on male reproductive success in an orchid population. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 86, p. 175-190, 2005.
- LAPORTA, C. Floral biology and reproductive system of enantiostylous *Senna corymbosa* (Caesalpinaceae). **Revista de Biología Tropical**, v. 53, p. 49-61, 2005.
- LEITE, A.V.L.; MACHADO, I.C. Reproductive biology of woody species in Caatinga, a dry forest of northeastern Brazil. **Journal of Arid Environments**, v. 74, p. 1374-1380, 2010.
- LEVIN, D.A.; ANDERSON, W.W. Competition for pollinators between simultaneously flowering species. **American Naturalist**, v. 104, p. 455-467, 1970.
- LEWIS, G.P.; SCHRIRE, B.; MACHINDER, B.; LOCK, M. **Legumes of the World**. Surrey, Royal Botanic Gardens, 2005.
- MACHADO, I.C.; LOPES, A.V. Síndromes de polinização. In: MACHADO, I.C.; LOPES, A.V., & PÔRTO, K. (Orgs.). **Reserva Ecológica de Dois Irmãos: Estudos em um remanescente de Mata Atlântica em área urbana**. SECTMA (Secretaria de Ciência, Tecnologia e Meio Ambiente). Editora Universitária-UFPE, Recife, 1998.
- MACHADO, I.C.; LOPES, A.V. Recursos florais e sistemas de polinização e sexuais em Caatinga. p. 515-563. In: LEAL, I.R.; TABARELLI, M. & SILVA, J.M.C. (Eds.). **Ecologia e conservação da caatinga**. Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2003.
- MACHADO, I.C.; LOPES, A.V. Floral traits and pollination systems in the Caatinga a Brazilian Tropical Dry Forest. **Annals of Botany**, v. 94, p. 365-376, 2004.
- MANENTE-BALESTIERI, F.C.D.L.; MACHADO, V.L.L. Entomofauna visitante das flores de *Cassia spectabilis* (L.) DC. (Leguminosae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, v. 28, p. 429-437, 1999.
- MARAZZI, B.; ENDRESS, P.K.; QUEIROZ, L.P.; CONTI, E. Phylogenetic relationships within *Senna* (Leguminosae, Cassiinae) based on three chloroplast regions: patterns in the evolution of floral symmetry and extrafloral nectaries. **American Journal of Botany**, v. 93, p. 288-303, 2006.

- MARAZZI, B.; CONTI, E.; ENDRESS, P.K. Diversity in anthers and stigmas in the buzz-pollinated genus *Senna* (Leguminosae, Cassiinae). **International Journal of Plant Sciences**, v. 168, p. 371-391, 2007.
- MARAZZI, B.; ENDRESS, P.K. Patterns and development of floral asymmetry in *Senna* (Leguminosae, Cassiinae). **American Journal of Botany**, v. 95, p. 22-40, 2008.
- MCGUIRE, A.D.; ARMBRUSTER, W.S. An experimental test for reproductive interactions between two sequentially blooming *Saxifraga species* (Saxifragaceae). **American Journal of Botany**, v. 78, p. 214-219, 1991.
- MITCHELL, R.J.; FLANAGAN, R.J.; BROWN, B.J.; WASER, N.M.; KARRON, J.D. New frontiers in competition for pollination. **Annals of Botany**, v. 103, p. 1403-1413, 2009.
- MORALES, C.L.; TRAVESET, A. Interspecific pollen transfer: magnitude, prevalence and consequences for plant fitness. **Critical Reviews in Plant Sciences**, v. 27, p. 221-238, 2008.
- MURCIA, C. Forest fragmentation and the pollination of neotropical plants. p. 19–36. *In*: SCHELHAS, J. & GREENBERG, R. (Eds.). **Forest patches in tropical landscapes**. London: Island Press, 1995.
- OWENS, S.J.; LEWIS, G.P. Taxonomic and functional implications of stigma morphology in species of *Cassia*, *Chamaecrista*, and *Senna* (Leguminosae: Caesalpinioideae). **Plant Systematic Evolution**, v. 163, p. 93-105, 1989.
- PALMER, M., TRAVIS, J.; ANTONOVICS, J. Temporal mechanisms influencing gender expression and pollen flow within a self-incompatible perennial, *Amiatium muscaetoxica* (Liliaceae). **Oecologia**, v. 78, p. 231-236, 1989.
- PROCTOR, M.; YEO, P.; LACK, A. **The natural history of pollination**. Oregon. Editora Timber Press, 1996.
- RADEMAKER, M.C.; DE JONG, T.J.; KLINKHAMER, P.G.L. Pollen dynamics of bumblebee visitation on *Echium vulgare*. **Functional Ecology**, v. 11, p. 54-563, 1997.
- RANDELL, B.R. Adaptations in the genetic system of Australian arid-zone *Cassia* species. **Australian Journal of Botany**, v. 18, p. 77-97, 1970.
- RATHCKE, B. Competition and facilitation among plants for pollination. p. 305-329. *In*: REAL, L. (Ed.). **Pollination biology**. New York, NY: Academic Press, 1983.
- RATHCKE, B. Interactions for pollination among coflowering shrubs. **Ecology**, v. 69, p. 446–457, 1988.
- RAVEN, P. H.; EVERT, R.F.; EICHHORN, S. E. **Biologia Vegetal**. 7 ed. New York: Editora Guanabara Koogan, 2007.

- SCHEFFLER, J.A.; DALE, P.J. Opportunities for gene transfer from transgenic oilseed rape (*Brassica napus*) to related species. **Transgenic Res**, v. 3, p. 263-278, 1994.
- SHORE, J.; BARRETT, S.C.H. The effect of pollination intensity and incompatible pollen on seed set in *Turnera ulmifolia* (Turneraceae). **Canadian Journal Botany**, v. 62, p. 1298-1303, 1984.
- SNOW, A.A.; ROUBIK, D.W. Pollen deposition and removal by bees visiting two tree species in Panama. **Biotropica**, v. 19, p. 57-63, 1987.
- SOUZA, I.M.; COUTINHO, K.; FUNCH, L.S. Estratégias fenológicas de *Senna cana* (Nees & Mart.) H.S. Irwin & Barneby (Fabaceae: Caesalpinioideae) como mecanismo eficiente para atração de polinizadores. **Acta Botanica Brasilica**, v. 26, p. 435-443, 2012.
- THOMSON, J.D. When is it mutualism? **American Naturalist**, v. 162, p. s1-s9, 2003.
- THOMSON, J.D.; ANDREWS, B.J.; PLOWRIGHT, R.C. The effect of a foreign pollen on ovule development in *Diervilla lonicera* (Caprifoliaceae). **New Phytol**, v. 90, p. 777-783, 1981.
- TODD, J.E. On the flowers of *Solanum rostratum* and *Cassia chamaecrista*. **American Naturalist**, v. 16, p. 281-287, 1882.
- VOGEL, S. Evolutionary shifts from reward to deception in pollen flowers. p. 89-96. In: Richards, A.J. (Ed.). **The pollination of flowers by insects**. London. Academic Press, 1978.
- WASER, N.M. Competition for pollination and floral character differences among sympatric plant species: a review of evidence. p. 277-293. In: JONES, C.E. & LITTLE, R.J. (Eds.). **Handbook of experimental pollination biology**. New York, NY: Van Nostrand Reinhold, 1983.
- WASER, N.M.; FUGATE, M.L. Pollen precedence and stigma closure: a mechanism of competition for pollination between *Delphinium nelsonii* and *Ipomopsis aggregata*. **Oecologia**, v. 70, p. 573-577, 1986.
- WEBB, C.J.; LLOYD, D.G. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms II. Herkogamy. **New Zealand Journal of Botany**, v. 24, p. 163-178, 1986.
- WESTERKAMP, C. Ricochet pollination in cassias – and how bees explain enantiostyly. p. 225-230. In: FREITAS, B.M.; PEREIRA, J.O.P. (Eds.). **Solitary bees: conservation, rearing and management for pollination**. Imprensa Universitária, Fortaleza, Brazil, 2004.

### 3 CAPÍTULO 1. MANUSCRITO À SER ENVIADO AO PERIÓDICO BIOTROPICA

Biologia reprodutiva de espécies simpátricas de *Senna* Mill. (Leguminosae) em Caatinga

Elivania Conceição Barral<sup>1</sup> & Ariadna Valentina Lopes<sup>2\*</sup>

1. Mestranda do Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Pernambuco, Brasil.
2. Universidade Federal de Pernambuco, Departamento de Botânica, Laboratório de Biologia Floral e Reprodutiva, Rua Prof. Nelson Chaves s/n, 50372-970Recife, Pernambuco, Brasil.

\*Autor para correspondência: avflop@ufpe.br

## RESUMO

Espécies hermafroditas representam *ca.* 72% das angiospermas. Uma vez que flores com este sistema sexual teriam grandes chances de autofertilização, o posicionamento das estruturas reprodutivas é crucial para otimizar o sucesso reprodutivo (feminino e masculino) da flor. Portanto, diversos mecanismos para evitar autopolinizações evoluíram, dentre eles a enantioestilia. Várias abordagens têm sido dadas a este polimorfismo estilar, contudo uma abordagem das vantagens que a enantioestilia pode promover para espécies sobre efeito de partilha de polinizadores não está disponível. O estudo teve por objetivo investigar a biologia floral, ecologia da polinização e reprodutiva de espécies simpátricas de *Senna* tendo em vista o papel da enantioestilia sobre a partilha de polinizadores. A morfologia, recursos florais, viabilidade polínica e razão pólen-óvulo foram analisadas. O comportamento dos visitantes florais foi descrito e o sistema de reprodutivo foi investigado, incluindo uma verificação sobre a ocorrência de deposição de pólen impróprio no estigma. As espécies apresentam flores de pólen, de coloração amarela, antese diurna e enantioestilia monomórfica. Abelhas de médio-grande porte foram os polinizadores das espécies com a deposição de pólen para polinização ocorrendo de forma direta e indireta no dorso do visitante floral. Sistema reprodutivo xenógamo autoincompatível foi observado em três espécies das quatro espécies estudada, com apenas uma autocompatível. A enantioestilia somada à autoincompatibilidade e ao modo de polinização garante formação de frutos por xenogamia para três espécies de *Senna* aqui estudadas, permitindo que a sobreposição de floração e partilha de polinizadores sejam estratégias vantajosas (de facilitação), aumentando o sucesso reprodutivo destas espécies.

Palavras-chave: Autoincompatibilidade, competição, enantioestilia, facilitação, sucesso reprodutivo masculino, partilha de polinizadores, polinização por vibração, simpatria

## INTRODUÇÃO

Espécies bissexuais, homóicas ou hermafroditas possuem flores perfeitas com estames e pistilos funcionais e representam ca. 72% das angiospermas (Cruden & Lloyd 1995; Richards 1997). Esta condição prevalece na maioria das ordens, incluindo aquelas que parecem menos derivadas ou mais próximas de seu ancestral (Richards 1997). Entretanto, este tipo de sistema sexual apresenta chances elevadas de autofecundação (Bawa 1979) e, portanto, o posicionamento dos órgãos sexuais nestas plantas é crucial para que se otimize, simultaneamente, o sucesso reprodutivo, i.e. "*fitness*", tanto feminino quanto masculino da flor (Barrett *et al.* 2000).

Devido à interferência pólen-estigma em espécies hermafroditas ser um problema geral da arquitetura floral, a seleção tem evitado essa interferência entre as funções feminina e masculina (Webb & Lloyd 1986) e conseqüentemente a autofecundação, de maneira que mecanismos que reduzem seus efeitos são comuns (*sensu* Barrett *et al.* 2000). Dentre estes mecanismos podemos citar a enantioestilia, um tipo de hercogamia recíproca (Webb & Lloyd 1986) que produz flores imagem através de uma assimetria floral, na qual o estilete é deflexionado para direita ou para esquerda em relação ao eixo central da flor (Webb & Lloyd 1986, Endress 2001, Barrett 2002; 2003, Barrett *et al.* 2000). Duas formas distintas de enantioestilia podem ser reconhecidas: 1) a enantioestilia monomórfica, um polimorfismo estilar somático onde os morfotipos florais ocorrem num mesmo indivíduo e 2) a enantioestilia dimórfica, verdadeiro polimorfismo genético na qual a população é composta por indivíduos que produzem apenas flores para direita e indivíduos que produzem apenas flores para esquerda (Barrett *et al.* 2000).

Este polimorfismo estilar está frequentemente associado com outras características florais incluindo heteranteria, especialização das anteras, coleta de pólen por vibração e ausência de nectários (Graham & Barrett 1995, Barrett *et al.* 2000) e tem múltiplas origens (Jesson & Barrett 2003, Jesson *et al.* 2003) envolvendo independentemente pelo menos 10 famílias de angiospermas incluindo mono e dicotiledôneas (Barrett 2002 a,b; Jesson & Barrett 2003). Assim, tem sido sugerido que a enantioestilia é uma estratégia reprodutiva convergente para promover uma máxima eficiência na transferência de pólen e maior precisão na polinização de espécies polinizadas por abelhas (Jesson & Barrett 2002c, Barrett 2003), uma vez que a antera de polinização e o estigma tocam lados opostos no polinizador em cada morfo floral (Dulberger 1981, Webb & Lloyd 1986, Jesson *et al.* 2003). Além disso, muitos estudos

tem testado e/ou mostrado a eficiência da enantioestilia como um mecanismo para reduzir autopolinizações e fecundações por geitonogamia de maneira funcionalmente análoga a heterostilia (Dulberger 1981, Fenster 1995, Barrett *et al.* 2000, Barrett 2002b, Jesson & Barrett 2005, Laporta 2005, Almeida 2012). Esta eficiência também pode ser vista na enantioestilia somática quando comparadas a espécies de estilete reto e quando o tamanho do “*display*” floral é reduzindo ou simula a enantioestilia dimórfica (Fenster 1995, Jesson & Barrett 2002c, Tang & Huang 2005).

Há muito a enantioestilia foi descoberta (Todd 1882) e diversas abordagens tem sido dada ao seu estudo, entre elas: 1) a eficiência desse polimorfismo estilar em reduzir autopolinizações e geitonogamia, descrito acima (*e.g.*, Fenster 1995, Jesson & Barrett 2002c; 2005, Laporta 2005, Tang & Huang 2005, Almeida *et al.* 2012), 2) investigações sobre as estratégias e direcionamento da deposição de pólen (*e.g.*, Dulberger 1981, Dutra *et al.* 2009, Westerkamp 2004; Costa *et al.* 2007) e 3) a evolução, desenvolvimento e manutenção desse polimorfismo estilar (*e.g.*, Barrett *et al.* 2000, Jesson & Barrett 2003, Jesson *et al.* 2003, Jesson & Barrett 2002a, b, c). Entretanto, nenhuma perspectiva tem sido dada à enantioestilia para espécies que estão sobre efeito de sobreposição de floração e partilha de polinizadores. Assim, o estudo teve por objetivo descrever a biologia floral, a ecologia da polinização e a biologia reprodutiva de quatro espécies simpátricas do gênero *Senna* Mill. (Leguminosae) tendo em vista as possíveis vantagens que a enantioestilia pode promover ao sucesso reprodutivo dessas espécies sob efeito de sobreposição de floração e partilha de polinizadores.

## MÉTODOS

ÁREA E ESPÉCIES DE ESTUDO. – O estudo foi realizado no Parque Nacional do Catimbau (PARNA, 8°32'14" S, 37°14'42" W), que abrange cerca de 62500 ha, envolvendo três municípios, Buíque, Tupanatinga e Ibimirim, do estado de Pernambuco. A região apresenta diferentes tipos vegetacionais variando entre Caatinga arbustiva, típica das regiões semiáridas, a campos rupestres (Rodal *et al.* 1998). A altitude no Parque Nacional do Catimbau é em média 798 m (CPTEC/INPE 2011) e a precipitação anual é cerca de 600 mm, apresentando temperatura média de 26 °C (Rodal *et al.* 1998, Bezerra *et al.* 2009) e período de chuvas entre janeiro e junho (Queiroz 2009).

As espécies pertencem ao gênero *Senna* Mill. (Fabaceae, Cesalpinioideae, Cassieae) que apresenta distribuição pantropical e *ca.* de 300 espécies, a maioria ocorrendo no continente

americano (Lewis 2005), das quais 80 ocorrem nos domínios fitogeográficos do Brasil (Souza & Bortoluzzi 2012). O gênero é floristicamente importante na caatinga e muitas de suas espécies estão entre as plantas mais conspícuas e as que mais contribuem para constituir a paisagem característica desse ecossistema (Queiroz 2009). Na Caatinga ocorrem 41 espécies (Lista de Espécies da Flora do Brasil 2012), dentre as quais 1) *Senna cf. acuruensis*, 2) *S. cana*, 3) *S. spectabilis var. excelsa* e 4) *S. splendida var. gloriosa* são objeto do presente estudo. *Senna cf. acuruensis* é endêmica de Caatinga, as demais ocorrendo não só em Caatinga, mas também em áreas de Cerrado, Mata Atlântica (*Senna spectabilis var. excelsa*) e Amazônia (*Senna cana*) (Souza & Bortoluzzi 2012). Estas espécies de *Senna* apresentam porte de arbustivo a pequena árvore e flores semelhantes quanto à coloração e morfologia. As quatro espécies apresentam sistema sexual hermafrodita e flores de pólen que são polinizadas por abelhas de grande porte (Machado & Lopes 2004, Machado *et al.* 2006, Souza *et al.* 2012). Duas destas espécies, *Senna cana* e *S. spectabilis* já foram estudadas quanto à fenologia e a biologia reprodutiva em áreas de Caatinga na Bahia e na Paraíba, respectivamente (Leite & Machado 2010, Souza *et al.* 2012). Ambas apresentam floração anual e sistema reprodutivo autoincompatível segundo os autores (Leite & Machado 2010, Souza *et al.* 2012), sendo este mecanismo identificado como autoincompatível de ação tardia para *Senna spectabilis* (Leite & Machado 2010).

**BIOLOGIA FLORAL.** – Aspectos da biologia floral foram registrados para ambos os morfotipos florais a partir de diferentes indivíduos distribuídos na área de estudo para as quatro espécies estudadas. A morfologia floral, tamanho, coloração, número de flores por inflorescência e período de antese foram avaliados. Flores previamente ensacadas foram utilizadas na análise da receptividade estigmática (usando solução de permanganato de potássio a 0,25%, Robinsohn 1924), na emissão de odor (segundo Dafni *et al.* 2005), na localização de osmóforos (usando solução de vermelho neutro à 1 %, Vogel 1990) e na presença de pigmentos que absorvem luz ultravioleta (colocando-se flores em atmosfera de hidróxido de amônio, Scogin *et al.* 1977). A razão pólen-óvulo foi analisada a partir de dez botões em pré-antese segundo Cruden (1977) utilizando Câmara de Neubauer (Maêda 1985) para estimar o número de grãos de pólen por flor, os quais foram identificados como viáveis e inviáveis durante a contagem para calcular a viabilidade polínica.

**SISTEMA DE POLINIZAÇÃO.** – O comportamento dos visitantes florais foi descrito a partir de observações em campo durante a frequência de visitas. Os visitantes foram classificados quanto

ao modo de coleta de pólen (vibratório, mordedor e coletor *sensu* Wille 1963) e quanto ao tamanho em pequenos (comprimento < 12 mm) ou médio-grandes ( $\geq$  12 mm) *sensu* Frankie *et al.* (1983). De acordo com a eficiência de polinização as abelhas visitantes foram classificadas como: (1) polinizadores efetivos quando em todas as visitas houve contato com ambas as estruturas reprodutivas; (2) polinizadores ocasionais quando ocasionalmente houve contato com o estigma; ou (3) pilhadores quando o recurso floral foi coletado sem haver contato com a região estigmática. A frequência de visitas foi obtida a partir de 105 h de observações em plantas focais no período entre 0500 h e 1700 h. Deste total de observações 30 h foram dedicadas à espécie *Senna cf. acuruensis*, 24 h à *S. cana*, 27 h à *S. spectabilis var. excelsa* e 24 h à *S. splendida var. gloriosa*. Alguns visitantes florais foram capturados, identificados e registrados por fotografia. Espécimes-testemunho foram depositados na coleção entomológica do Laboratório de Biologia Floral e Reprodutiva, da Universidade Federal de Pernambuco.

SISTEMA REPRODUTIVO. – Experimentos de polinização controlada foram feitos para avaliar a formação de frutos por agamospermia, autogamia e xenogamia segundo metodologia descrita por Radford *et al.* (1974). Os tratamentos incluem: (1) agamospermia; (2) autopolinização espontânea, com isolamento das flores para impedir a intervenção de polinizadores; (3) autopolinização manual, com flores recebendo pólen da mesma flor; e (4) polinização cruzada manual, com flores recebendo pólen de outros indivíduos. As flores foram ensacadas durante a fase de pré-antese para impedir a ação de visitantes florais e emasculadas nos tratamentos de agamospermia e polinização cruzada manual para evitar a transferência de pólen endógeno para o estigma. Flores marcadas e expostas a visitantes florais foram utilizadas para estimar a produção de frutos sob condições naturais (controle). A eficácia reprodutiva foi determinada de acordo com Zapata & Arroyo (1978) através da razão entre as porcentagens de frutos formados por polinizações naturais e por polinizações cruzadas manuais e o índice de autoincompatibilidade (IAI ou ISI em inglês) foi calculado segundo Bullock (1985) através da razão entre a porcentagem de frutos formados por autogamia e a de frutos formados por xenogamia. A partir da razão pólen/óvulo foi determinado o índice de cruzamento (IC ou OCI em inglês) *sensu* Cruden (1977).

SOBREPOSIÇÃO DE FLORAÇÃO E PARTILHA DE POLINIZADORES. – Observações mensais foram realizadas para acompanhamento da fenologia reprodutiva com o intuito apenas de verificar a ocorrência de sobreposição de fenofases durante o período de estudo da biologia reprodutiva.

As observações foram, portanto, durante um ano, no período entre outubro de 2011 a setembro de 2012. Um total de 49 indivíduos, dos quais 10 de *Senna cf. acuruensis*, 16 de *S. cana*, 12 de *S. spectabilis* e 11 de *S. splendida*, foram marcados para registro das fenofases de floração e frutificação utilizando-se o método semi-quantitativo de Fournier (1974) para estimar a intensidade de cada fenofase. O padrão fenológico reprodutivo foi identificado de acordo com Newstrom *et al.* (1994).

A forma e o tamanho dos grãos de pólen foram analisados em microscopia óptica (MO) com material polínico preparado pelo método padrão de acetólise (Erdtman 1960) e descritos segundo a nomenclatura de Punt *et al.* (2007). O tamanho de grãos não acetolisados também foram medidos. Este procedimento foi realizado para todas as espécies de *Senna* com a finalidade de auxiliar na identificação dos grãos de pólen em lâminas contendo pistilos coletados em campo durante o período de antese e fixados em ácido acético glacial. A confecção das lâminas contendo pistilos para contagem e identificação de carga polínica na região do estigma foi usada como uma medida de sucesso reprodutivo para verificar a deposição de pólen impróprio e obstrução do estigma das espécies de *Senna* por outra(s) espécie(s) simpátrica(s) deste gênero, com ocorrência no Parque Nacional do Catimbau. Em seguida, a carga polínica imprópria no estigma foi categorizada de acordo com uma classificação proposta aqui considerando o número médio de óvulos que a espécie apresenta, em: (1) pólen impróprio no estigma em quantidade igual ou superior à média de óvulos da espécie, e (2) pólen impróprio no estigma em quantidade menor que a média de óvulos da espécie. A partilha de polinizadores e possíveis visitas em sequência a diferentes plantas de *Senna* foram registradas durante a frequência de visitas.

ANÁLISES ESTATÍSTICAS. – Testes estatísticos foram aplicados com auxílio do programa BioEstat 5.0 (Ayres *et al.* 2007) para constatar diferenças significativas nos resultados. A normalidade dos dados foi verificada, com uso do teste Lilliefors e a normalidades dos resíduos com uso do teste de Kolmogorov-Smirnov nas análises de variância. O Teste-t e a ANOVA foram usados para dados paramétricos e Mann-Whitney e Kruskal-Wallis quando não paramétricos. Estes testes foram usados para verificar diferenças significativas quanto aos resultados obtidos na morfometria dos verticilos entre os morfotipos florais de cada espécie e para medidas de tamanho dos grãos de pólen entre as espécies. Por fim, o teste  $X^2$  foi aplicado para averiguar diferenças nas polinizações controladas por espécie.

## RESULTADOS

BIOLOGIA FLORAL. – Flores com deflexão do estilete para direita e para esquerda foram observadas num mesmo indivíduo nas espécies de *Senna* e nenhuma diferença foi encontrada no comprimento do estilete e estames de polinização (ver descrição do androceu a seguir) entre os morfotipos florais para as três espécies analisadas (Tabela 1). As espécies assemelham-se quanto à morfologia floral e apresentam inflorescências racemosas com flores hermafroditas, enantioestílicas, conspícuas de coloração amarela e antese diurna. As inflorescência são compostas e homogêneas formadas por unidades menores com *ca.* 5 a 10 flores, formando cachos de corimbos ou de umbelas (Tabela 2). Apenas 1 a 3 flores destas subunidades das inflorescências estão em antese, a exceção de *Senna spectabilis* que apresenta *ca.* 2-4 flores em antese. As peças dos verticilos florais não são uniformes e apresentam diferenças no comprimento, largura ou morfologia (Tabela 3). O cálice é pentâmero composto por duas sépalas menores internas e três sépalas maiores externas que pode ter coloração igual ou diferente ao da corola (Tabela 2, Tabela 3). As espécies apresentam flores com pétalas de cor amarela e corola assimétrica devido à enantioestilia e ao dimorfismo do androceu em *Senna acuruensis*, *S. spectabilis* e *S. splendida* e apenas devido à deflexão do estilete em *S. cana*. Além disso, a corola apresenta uma das pétalas abaxiais acentuadamente arqueada (cuculada), do lado oposto ao estilete, que abriga dois dos estames de polinização em *Senna acuruensis*, *S. spectabilis* e *S. splendida* (Fig. 1). *Senna cana* apresentou pétalas semelhantes em forma e tamanho e um estame de polinização foi observado em cada uma das pétalas abaxiais, que se mostram levemente curvada (Fig. 1; Tabela 3). O androceu é diplostêmone e heterântero com estames diferindo em morfologia e função, sendo composto por três estaminódios adaxiais, quatro estames curtos centrais de alimentação e três estames longos abaxiais de polinização, todos com anteras de deiscência poricida desde poros a pequenas fendas apicais. Os estames de polinização encontram-se dispostos em dois estames com filetes e anteras maiores voltados em direção contrária ao estigma e um estame menor voltado para o pistilo em *Senna acuruensis*, *S. spectabilis* e *S. splendida* (Fig. 1; Tabela 2). *Senna cana* ao contrário das outras espécies apresenta dois longos estames de polinização de mesmo tamanho um voltado para direita e outro para esquerda e um estame menor em posição mediana em relação aos outros dois estames abaxiais (Fig. 1). O número de grãos de pólen por antera diferiu entre os tipos de estames, contendo os estames centrais (alimentação) menor quantidade de pólen em relação aos estames abaxiais (polinização) (Tabela 4). O gineceu é elevado por um ginóforo que varia de tamanho

de acordo com a espécie (Tabela 3). O ovário e o estilete são similares e curvos com estigma em forma de câmara (*sensu* Owens e Lewis 1989) margeada por tricomas curtos.

A antese para todas as espécies teve início pouco antes do amanhecer estando às flores completamente abertas com estigma receptivo e anteras deiscentes por volta das 0430-0500 h. As flores permanecem na inflorescência por *ca.* 2-5 dias (Tabela 2), contudo são viáveis apenas durante as primeiras 24 h quando ainda contem grãos de pólen nas anteras. Um perfume suave adocicado ou cítrico dependendo da espécie é emitido pelas flores durante a antese, a exceção de *Senna splendida* var. *gloriosa* que não apresentou odor perceptível (Tabela 2). Áreas de odor foram detectadas no receptáculo, sépalas e/ou pétalas dependendo da espécie de *Senna* (Tabela 2). A presença de pigmentos que absorvem luz ultravioleta foi localizada por toda corola, androceu e gineceu, mostrando uma área de reflexão nos filetes apenas em *S. acuruensis* (Tabela 2). As espécies não possuem nectários na flor, apenas nectários extraflorais presente na base dos pares de folíolos, diferindo em posição, forma e número de acordo com a espécie de *Senna* (ver Queiroz 2009, Melo *et al.* 2010 para revisão). As flores são do tipo estandarte, melitófilas (*sensu* Feagri & Pijl 1979) e oferecem pólen como único recurso floral aos polinizadores. Alta razão pólen/óvulo e alta viabilidade polínica foram observadas em todas as espécies, não havendo diferenças entre os estames de polinização e de alimentação (Tabela 4).

SISTEMA DE POLINIZAÇÃO. – Vespas, borboletas, dípteras, coleópteros, formigas e aracnídeos foram observados nos indivíduos de *Senna*, mas apenas abelhas, pertencentes às famílias Apidae e Halictidae, foram verdadeiros visitantes florais. As abelhas possuem de pequeno a grande porte e apresentaram modo de coleta de pólen vibratório, mordedor ou coletor (Tabela 5). Durante as visitas o pólen foi depositado na porção ventral através das anteras de alimentação, na região lateral e/ou dorsal do corpo da abelha pelas anteras de polinização e/ou pétala cuculada. No entanto, apenas o pólen depositado na região lateral/dorsal promoveu a polinização. Abelhas de médio-grande porte coletaram pólen vibrando as anteras e abordaram as flores de forma frontal agarrando todas ou parte das estruturas reprodutivas. Estas abelhas foram classificadas como polinizadores ocasionais ou efetivos dependendo da espécie de *Senna* que visitaram (Tabela 5). As abelhas de tamanho menor apresentaram comportamento vibratório (*e.g.*, *Augochloropsis* cf.), mordedor (*e.g.*, *Trigona* cf. *spinipes*) ou coletor (*e.g.*, *Plebeia* cf.) e durante as visitas coletaram pólen sem ter contato com o estigma, comportando-se como pilhadores de pólen (Tabela 5).

As visitas ocorreram principalmente pela manhã, tendo início por volta 0500-0600 h e decresceram após as 1100 h tornando-se escassas às 1700 h. Os polinizadores efetivos mais frequentes foram: a espécie *Xylocopa cf. grisescens* para *Senna cf. acuruensis*, *S. spectabilis* e *S. splendida* e a espécie *Centris cf. fuscata* para *S. cana* (Fig. 2). Estas abelhas abordaram as flores frontalmente e durante as visitas sempre contataram o estigma dorsalmente no tórax (*S. acuruensis*), na região limítrofe entre o tórax e o abdômen (*S. spectabilis*) e no abdômen (*S. splendida*) ou latero-dorsalmente (*S. cana*), seja no momento da vibração e/ou durante a abordagem ou saída às flores. As abelhas *Xylocopa sp.*, *Bombus sp.* e *Centris cf. fuscata* foram polinizadores ocasionais para três das espécies estudadas (*Senna acuruensis*, *S. spectabilis* e *S. splendida*), com exceção de *Xylocopa sp.* que foi considerada um polinizador efetivo para *S. spectabilis*. Dentre os visitantes pilhadores de pólen, *Trigona cf. spinipes* foi a espécie mais frequente e a que mais provocou danos as flores. Estas pequenas abelhas abordaram flores e botões fazendo furos nas pétalas causando sérios danos às estruturas florais reprodutivas, destruindo completamente os estames e, por vezes, danificando os estiletos na região estigmática de flores que foram previamente visitadas. *Augochloropsis cf.*, foi a única espécie com modo de coleta de pólen por vibração classificada como pilhadora e apresentou comportamento de visita peculiar vibrando de 1-2 anteras de alimentação ou apenas uma antera de polinização por vez em cada visita as flores de *Senna*. Duas espécies de visitantes florais foram classificadas como pilhadores coletores de pólen, *Tetragonisca cf.* e *Plebeia sp.*. Estas abelhas caminhavam por toda flor coletando o pólen depositado nas pétalas e anteras após a visita de abelhas capazes de vibrar.

SISTEMA REPRODUTIVO. – Resultados dos tratamentos das polinizações controladas revelaram que *Senna acuruensis*, *S. spectabilis* e *S. splendida* são autoimcompatíveis e *S. cana* é autocompatível, apresentando, respectivamente, índices de autoincompatibilidade maiores que 0,25 e, no caso de *S. cana*, menor que 0,25 (IAI ou ISI em inglês, Bullock 1985) (Tabela 6). A formação de frutos ocorreu principalmente por xenogamia, e uma baixa produção de frutos por agamospermia e autogamia foi observada em *S. cana* e *S. splendida* (Tabela 6). Três espécies, *S. cf. acuruensis*, *S. cana* e *S. splendida* apresentaram alto índice de eficácia reprodutiva, enquanto que *S. spectabilis* apresentou índice igual 0,38 (Tabela 6). O índice de cruzamento (IC) equivalente a 4, que corresponde a um sistema reprodutivo do tipo xenogâmico foi encontrado para todas as espécies (Tabela 4).

SOBREPOSIÇÃO DE FLORAÇÃO E PARTILHA DE POLINIZADORES. – *Senna cf. acuruensis* e *S. splendida* floresceram continuamente ao longo do ano e apresentaram dois picos de intensidade de floração (Fig. 3). As outras duas espécies tiveram um único evento de floração com duração de oito meses para *S. cana* (fevereiro/2011 a setembro/2012) e cinco meses para *S. spectabilis* (janeiro/2012 a maio/2012), ambas apresentando apenas um pico de intensidade para esta fenofase (Fig. 3). Frutos jovens foram registrados praticamente ao longo de todo o período de pesquisa para *S. cf. acuruensis* e *S. splendida*, ocorrendo, entretanto, momentos breves e esporádicos de ausência de frutos imaturos (Fig. 3). Para as espécies *S. cana* e *S. spectabilis* os frutos jovens foram produzidos em um determinado período do ano, com seu desenvolvimento iniciando dois meses após o início de floração, em meados de abril e março, atingindo maior intensidade em julho de 2012 (20%) e maio de 2012 (31%), respectivamente, (Fig. 3). Já com relação aos frutos maduros, estes foram registrados de forma contínua com curtos períodos sem esta fenofase para *Senna cf. acuruensis* e *S. splendida* e durante 8 meses consecutivos para *Senna cana* e *S. spectabilis* (Fig. 3).

As espécies apresentaram um período de sobreposição de floração que ocorreu durante os meses de fevereiro a maio de 2012 e durante este período foi registrado pico de intensidade de floração para três das quatro espécies de *Senna*, *S. cf. acuruensis*, *S. spectabilis* e *S. splendida*. No período em que floresceram simultaneamente, a espécie *Xilocopa cf. grisescens*, abelha de grande porte foi o polinizador efetivo mais frequente compartilhado pelas espécies de *Senna*. As abelhas *Bombus* sp. e *Centris cf. fuscata* também visitaram as espécies de *Senna* durante a sobreposição de floração, como polinizadores ocasionais de *Senna cf. acuruensis*, *S. spectabilis* e *S. splendida* e polinizadores efetivos de *S. cana*. Também foram registradas visitas em sequência a flores de espécies diferentes de *Senna* que se encontravam próximas na área de estudo.

O procedimento acetolítico mostrou semelhanças quanto à morfologia dos grãos de pólen que apresentaram em geral simetria radial, forma prolato-esferoidal, 3-colpos com ectoaberturas longas, mas não fundidas nos polos (Fig. 4). As medidas dos grãos não acetolisados apresentaram diferenças estatísticas significativas ( $H_{0,05} = 128$ ;  $gl = 3$ ;  $p < 0.0001$ ), classificando as espécies *Senna cf. acuruensis* e *S. splendida*, respectivamente, com o menor ( $24.75 \pm 2.37 \mu\text{m}$ ) e o maior ( $32.04 \pm 2.70 \mu\text{m}$ ) grão de pólen em relação às outras espécies de *Senna*. *Senna cana* e *S. spectabilis* não diferiram estatisticamente quanto às dimensões dos grãos de pólen, que apresentaram tamanho intermediário em relação às outras *Senna* com  $28.54 \pm 2.65 \mu\text{m}$  e  $28.16 \pm 1.71 \mu\text{m}$ , respectivamente. Apesar de diferenças estatísticas serem

encontradas, houve sobreposição na variação do tamanho dos grãos de pólen das espécies estudadas. Assim a identificação dos grãos de pólen nos pistilos se baseou nos tamanhos extremos (mínimo e máximo) dos grãos, de modo a identificar potenciais grãos impróprios nos estigmas. Poucos a nenhum grão de pólen impróprio foi encontrado nos estigmas das espécies de *Senna*, sendo classificados na segunda categoria proposta na metodologia como pólen impróprio no estigma em quantidade menor que a média de óvulos da espécie (Tabela 7). De acordo com as dimensões destes grãos impróprios foram encontrados potenciais grãos das espécies de *Senna* e de outras espécies não identificadas. Vale ressaltar que estes grãos potencialmente interespecíficos não estavam germinando, ao contrário da maioria dos potenciais grãos coespecíficos.

## DISCUSSÃO

As espécies apresentaram características morfológicas típicas do gênero *Senna* (e.g. Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1988, Owens & Lewis 1989, Endress 1994, Marazzi *et al.* 2006; 2007, Marazzi *et al.* 2008) inclusive as que estão diretamente associadas à enantiostilia observada nestas espécies. Em adição as espécies apresentaram flores imagem verdadeiras com deflexão de todo o pistilo para a direita ou para a esquerda e estames de polinização que se encontram em posições recíprocas e que não diferiram no tamanho entre os morfotipos florais. Além disso, ambos os morfos são encontrados no mesmo indivíduo, caracterizando a enantiostilia monomórfica, uma das duas formas distintas deste polimorfismo estilar (*sensu* Barrett *et al.* 2000). A enantiostilia é conhecida há mais de um século (Todd 1882) e está diretamente relacionada às características florais descritas para as espécies de deste estudo, principalmente quanto à ausência de nectários, especialização das anteras e coleta de pólen por vibração (Graham & Barrett 1995, Barrett *et al.* 2000, Barrett 2003). Assim a síndrome melitófila (*sensu* Feagri & Pijl 1979) observadas nestas espécies está ligada a este polimorfismo floral e à presença de anteras poricidas, uma vez que este tipo de deiscência depende exclusivamente de abelhas capazes de vibrar para promover a polinização (Buchman 1983). Outra característica típica do gênero ligada ao sistema de polinização é o estigma “*point-tipped*” margeado por tricomas que dá entrada para uma câmara cônica (afunilada) onde ficam armazenados os grãos de pólen. Esta morfologia peculiar é chamada de estigma em forma de câmara segundo Owens & Lewis (1989) e de acordo com estes autores os tricomas tem um papel importante na polinização e podem agir como um pente fino que remove o pólen do corpo

da abelha na região que entra em contato com estigma, sendo talvez tão eficiente quanto maior for o número de tricomas.

A presença de uma divisão de trabalho no androceu em estames de alimentação e polinização, comum em flores de pólen (*sensu* Vogel 1978), possui um importante papel na polinização nas espécies de *Senna* aqui estudadas em adição a outro atributo da corola, a pétala cuculada. Em consequência a estas características morfológicas (heteranteria e pétala cuculada), duas estratégias de polinização foram observadas. A primeira envolve a deposição direta do pólen, da antera ao corpo do polinizador através da vibração dos estames de alimentação que é transmitida aos estames de polinização; e a segunda envolve a deposição indireta do pólen através da pétala cuculada que funciona como um prolongamento dos estames, sendo responsável pela deposição do pólen no corpo do polinizador por um mecanismo conhecido como polinização por ricochete (Westerkamp 2004). Polinização por ricochete tem sido há muito observada (*e.g.*, Todd 1882 em *Chamaecrista fasciculata*, Delgado & Souza 1977 em *Senna multijuga* e Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1988 em *Chamaecrista hispidula*), mas minuciosamente descrita e denominada por Westerkamp (2004) que considera este mecanismo de polinização como um tipo especial de apresentação secundária de pólen, uma vez que envolve outras partes florais além dos estames, que depositada o pólen em locais específicos no corpo do polinizador em espécies da subtribo Cassiinae.

Ambos os mecanismos de polinização, direto e indireto, promoveram a deposição de pólen para fertilização em áreas específicas (torác, área limítrofe tórax-abdômen ou abdômen dependendo da espécie visitada) no corpo das abelhas de médio-grande porte pertencentes aos gêneros *Xylocopa* sp., *Bombus* sp. e *Centris* sp., todas comumente observadas em espécies de *Senna* (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1988, Manente-Balestieri & Machado 1999, Borges *et al.* 2002, Laporta 2005, Souza *et al.* 2012). A deposição de pólen em áreas específicas nos polinizadores confirma uma tendência a polinizações cruzadas atribuídas a enantioestilia que resulta do posicionamento recíproco das anteras de polinização e do estigma tocando lados opostos no corpo do polinizador promovendo uma transferência de pólen mais eficiente e precisa reduzindo assim, a probabilidade de autopolinizações dentro da flor e intramorfos (Dulberger 1981, Fenster 1995, Barrett 2002c, Jesson & Barrett 2002c, Jesson *et al.* 2003).

A eficiência em reduzir autopolinização e fecundação por geitonogamia é amplamente aceita e melhor observada na enantioestilia dimórfica do que na enantioestilia somática, visto que ambos os morfos se encontram no mesmo indivíduo o que aumenta as chances de geitonomia (Harder & Barrett 1995, Barrett 2010). Entretanto, estudos tem indicado que a enantioestilia

monomórfica tem evoluído de flores com estilete reto e quando comparadas a estas (de estilete reto) podem reduzir autopolinizações devido ao aumento na precisão da transferência de pólen (Jesson & Barrett 2002c, Jesson *et al.* 2003) ou quando o tamanho do “*display*” floral é reduzido ou simula a enantiostilia dimórfica (Fenster 1995, Tang & Huang 2005). Assim, a enantiostillia parece ser eficaz nas espécies *Senna cf. acuruensis*, *S. spectabilis* e *S. splendida* já que as populações destas espécies tenderam a apresentar poucas flores por inflorescência e/ou maior proporção de flores de um único morfo em cada indivíduo diminuindo a probabilidade de geitonomia e os posteriores danos da autofecundação como depressão endogâmica e perda de pólen. Em *Senna cana*, ao contrário das outras espécies a enantiostilia parece não ser eficaz, pois apresenta estames que depositam pólen para fertilização em ambos os lados do polinizador e dessa forma induzindo autopolinizações durante uma única visita dos polinizadores, não impedindo uma interferência entre as funções feminina e masculina da flor que deveriam ser minimizadas pela enantiostilia segundo Webb & Lloyd (1986).

Além da enantiomorfia, *Senna cf. acuruensis*, *S. spectabilis* e *S. splendida* apresentaram sistema reprodutivo autoincompatível segundo o índice de autoincompatibilidade de Bullock (1985), formando frutos principalmente por polinizações cruzadas. Dentro do gênero este mecanismo é comum à maioria das espécies (Marazzi *et al.* 2007), embora sistemas autocompatíveis e um apomítico tenham sido descritos (Snow & Roubick 1987, Randell 1970, Carvalho & Oliveira 2003, Laporta 2005). *Senna cana* mostrou-se autocompatível e formou frutos por agamospermia e autopolinizações manuais. Esta espécie foi estudada por Souza *et al.* (2012) e, ao contrário do observado no presente estudo, apresentou autoincompatibilidade. Não apenas quanto ao sistema reprodutivo, mas outras diferenças foram observadas entre este trabalho e o de Souza *et al.* (2012) no que diz respeito ao processo de abertura floral, período de antese, polinizadores e outros atributos florais como odor e pigmento ultravioleta. Esta espécie apresenta cinco variedades e é possível que provavelmente se tratem de variedades diferentes, uma vez que muitas diferenças foram observadas entre os estudos.

Vale ressaltar que *S. splendida* é uma espécie preferencialmente alógama, apesar de ter uma baixa formação de frutos por autopolinizações ou agamospermia. De acordo com o índice de autoincompatibilidade proposto por Bullock (1985), o sistema reprodutivo da espécie é definido como autoincompatível com pequeno grau de agamospermia. Neste tipo de sistema reprodutivo, poucos frutos podem ser formados por autogamia, desde que o índice, feito pela razão entre frutos formados por autopolinização manual e polinizações cruzadas, não exceda 0.25. Além disso, observou-se que apesar da espécie não ter mecanismos fisiológicos que

impeçam totalmente que se formem frutos por agamospermia, autopolinização espontânea e por autopolinização manual, estes tratamentos tiveram um baixo sucesso reprodutivo (apenas 6 frutos de um total de 106 flores) e muitos desses frutos são abortados por depressão endogâmica. Em adição, estes tratamentos não diferiram estatisticamente entre si, mas diferiram estatisticamente de polinizações cruzadas, a partir da qual se obteve um sucesso reprodutivo de 59,25% (ver tabela de cruzamentos).

Todas as espécies apresentaram sistema reprodutivo xenógamo segundo o índice de cruzamento de Cruden (1977) e alta viabilidade polínica, comum em espécies autoincompatíveis (Richard 1985), apesar de *Senna cana* ter baixa formação de frutos por agamospermia (3%) e também por autopolinização espontânea (17%) e autopolinização manual (55%). Espécies xenógamas, segundo Cruden (1977), reproduzem-se, preferencialmente, por polinizações cruzadas e a maioria requerer um polinizador para reprodução, como observado aqui, mas que exceções ocorrem principalmente quando tais espécies florescem num dado momento e/ou em locais onde os polinizadores são incertos.

A eficácia reprodutiva é um indicativo da eficiência dos polinizadores (Zapata & Arroyo 1978), sendo, portanto considerada alta em três espécies de *Senna*. A alta eficácia reprodutiva indica que houve alta disponibilidade de pólen e que a fecundidade foi limitada pelos recursos da planta mãe (Wilson *et al.* 1994, Knigth *et al.* 2005). *Senna spectabilis* ao contrário das outras espécies de *Senna* apresentou baixa eficácia reprodutiva, entretanto dificilmente o baixo percentual de frutos formados naturalmente nesta espécie reflita baixa eficiência de polinizadores. Uma possível causa disto é que apesar de a espécie apresentar longas inflorescências com *ca.* 100 flores (num racemo inteiro) e muitos frutos jovens se formarem, poucos alcançam a maturidade (ver fenologia de frutos deiscentes) e quando maduros permanecem na planta mãe por um longo período (5 a 8 meses). Assim, a baixa produção de frutos formados em condições naturais parece estar realmente relacionada com o aborto de frutos jovens e ao longo período de dispersão dos frutos.

Em nível populacional, foi observado padrão de floração: (1) contínuo em *Senna cf. acuruensis* e *S. splendida*; e (2) anual estendido (> 5 meses) em *S. cana* e anual intermediário (1-5 meses) em *S. spectabilis* segundo classificação proposta Newstrom *et al.* (1994). Quanto à fenofase de frutificação foram observados os mesmos padrões, contínuo para *Senna cf. acuruensis* e *S. splendida* e anual para *S. cana* e *S. spectabilis* quando são considerados ambos os frutos, jovens e maduros (*sensu* Newstrom *et al.* 1994). Padrões de floração e/ou de frutificação anual também foram observados em outras espécies de *Senna* (*e.g.*, Borges *et al.*

2002, Silva *et al.* 2002, Dutra *et al.* 2009, Leite & Machado 2010, Souza *et al.* 2012), assim como são comuns em espécies da Caatinga (*e.g.*, Barbosa *et al.* 1989, Machado *et al.* 1997, Griz & Machado 2001, Amorim *et al.* 2009), ecossistema onde as espécies deste estudo ocorrem. Porém, padrão contínuo pode não ser comum sob condições semiáridas (Machado *et al.* 1997), mas pode ocorrer para algumas espécies sob condições especiais tais como *Ziziphus joazeiro*, *Aspidospermas pyrifolium*, que produziram flores e frutos ao longo de um ano em um estudo realizado no Ceará (Pereira *et al.* 1989).

As espécies apresentaram um período de sobreposição de floração durante fevereiro a maio de 2012 e durante este período foi registrado pico de intensidade de floração para *Senna cf. acuruensis*, *S. spectabilis* e *S. splendida*, com exceção à *S. cana* que apresentou um pico de intensidade deslocado das demais espécies entre os meses de junho a julho de 2012. A sobreposição de floração era esperada, uma vez que a sincronia é uma estratégia conhecida para espécies lenhosas da Caatinga (Machado *et al.* 1997) e conduziu a partilha de três polinizadores, *Xilocopa cf. grisescens*, *Centris cf. fuscata* e *Bombus* sp., comum às quatro espécies.

A sincronia de floração geralmente tem sido vista como uma estratégia que conduz à partilha e/ou competição por polinizadores (*e.g.*, Levin & Anderson 1970, Waser 1983, Sakai 2000, Fonseca *et al.* 2008), podendo resultar em hibridização, redução do sucesso reprodutivo e perda de pólen entre espécies taxonomicamente relacionadas (Rathcke 1983, Waser 1983, Campbell & Motten 1985, Brown & Mitchell 2001). Entretanto, neste estudo as semelhanças morfológicas, de hábitat e outros atributos florais como período de antese, presença de pigmentos ultravioleta e recurso floral parecem ser vantajosa para as espécies autoincompatíveis *Senna cf. acuruensis*, *S. spectabilis* e *S. splendida* através da formação e retenção de uma “imagem de procura” alimentar por parte de polinizadores em comum (*sensu* Thomson 1980), devido ao aumento no "*display*" floral e, conseqüentemente, um aumento na atração dos polinizadores, podendo aumentar a formação natural de frutos e, portanto, o sucesso reprodutivo destas espécies. Isso pode ser confirmado a partir do pico de intensidade de frutos verdes dentro do período de sobreposição de floração das espécies autoincompatíveis e pelo deslocamento do pico de intensidade de floração de *Senna cana* que apresentou sistema reprodutivo autocompatível e enantioestilia não eficaz. Facilitação tem sido proposta em assembleias de espécies florescendo sincronicamente por alguns autores (*e.g.*, Schemske 1981, Thomson 1981, Rathcke 1983, Feldman *et al.* 2004, Ghazoul 2006), e descrita como de grande importância para espécies especializadas que necessitam de um vetor para polinização (Ghazoul 2006). Assim, a sincronia de floração pode ser vista como estratégia vantajosa como uma

interação de facilitação para espécies *Senna cf. acuruensis*, *S. spectabilis* e *S. splendida* e desvantajosa para *S. cana* como um período de intensa competição entre esta e as demais espécies.

Não apenas o sistema autocompatível, mas também a enantiomorfia pode desempenhar um importante papel durante a partilha de polinizadores. Alguns autores tem indicado que as flores tem frequentemente recebido pólen de outras espécies devido ao comportamento de forrageio inconstante do polinizador (*e.g.*, Waser 1978; 1983, Ganders 1979, Schemske 1981, Rathcke 1983, Feinsinger *et al.* 1986, Jennersten *et al.* 1988, Arroyo & Dafni 1993, Murphy & Aarssen 1995, Brown & Mitchell 2001) e esta transferência de pólen interespecífico pode resultar na redução do sucesso reprodutivo através de mecanismos semelhantes aos da autofecundação como entupimento/congestionamento ("*clogging*") e fechamento do estigma e entupimento/congestionamento e inibição estilar (Shore & Barrett 1984, Harder & Barrett 1995, Proctor *et al.* 1996, Sage *et al.*, 1999). Além disso, a má qualidade das visitas em espécie sob competição também pode afetar enormemente o sucesso reprodutivo masculino no que diz respeito à diversidade de doadores e distância de dispersão de pólen e ao grau de parentesco do pólen coespecífico que chega aos pistilos, devido aos polinizadores visitarem menos indivíduos de uma das espécies competidoras e mais flores dentro de um mesmo indivíduo (Mitchell *et al.* 2009). Assim, pelo fato de a enantiosilia ser um mecanismo que reduz as autopolinizações e polinizações por geitonogamia (Barrett *et al.* 2000, Jesson & Barrett 2002c) e ser eficaz para três das espécies deste estudo, permitindo que os visitantes florais efetivos sejam os mesmos entre estas espécies sem promover o entupimento do estigma por deposição de pólen interespecífico (ver a seguir), é indicada neste estudo como um mecanismo reprodutivo valioso para espécies que apresentam sobreposição de floração e partilha de seus polinizadores quando este polimorfismo é eficaz

Este polimorfismo estilar, de fato, diminuiu os danos proporcionados pela partilha de polinizadores, principalmente os relacionados à deposição de pólen interespecífico e de coespecífico com alto grau de parentesco, através da deposição de pólen em áreas específicas do corpo do polinizador aumentando a eficiência na transferência de pólen, impedindo ou minimizando os custos associados à deposição de pólen endógeno e impróprio no estigma. Em adição, as poucas flores por inflorescência e/ou a maior proporção de um dos morfotipos florais dentro do indivíduo, observada nas espécies aqui investigadas, pode garantir maior exportação

de pólen de baixo grau de parentesco para estigmas coespecíficos e, portanto, maior diversidade de doadores e maior distância de dispersão dos grãos de pólen.

A eficiência da enantiostilia nas espécies estudadas foi constatada neste estudo através da análise dos pistilos que apresentaram de poucos (< 3%) a nenhum grão de pólen potencialmente interespecífico no estigma, sendo a totalidade ou a maioria dos grãos potencialmente coespecíficos. Além disso, o fato da maioria dos grãos de pólen coespecíficos terem germinado nos respectivos pistilos indica que não houve alelopatia do pólen por parte dos grãos interespecíficos (*e.g.*, Thomson *et al.* 1981, Brown & Mitchell 2001). Em adição a este resultado, o fato dos grãos interespecíficos nos pistilos serem ausentes ou raros, juntamente com o fato de nenhum dos grãos interespecíficos terem germinado nos pistilos, evitou, conseqüentemente, o entupimento/congestionamento ("*clogging*" *sensu* Yeo 1975) e inibição estilar e possíveis hibridizações. Realmente, nenhum registro de hibridização é conhecido para estas espécies.

A enantiostilia somada à autoincompatibilidade e ao modo de polinização promove uma descendência com alta variabilidade genética através da formação de frutos por xenogamia para as espécies de *Senna* aqui estudadas, permitindo que a sobreposição de floração e partilha de polinizadores seja uma estratégia vantajosa (de facilitação) aumentando o sucesso reprodutivo destas espécies. Para *Senna cana* a falta de uma enantiostilia eficaz e presença de autocompatibilidade parece ser uma força seletiva para o deslocamento do pico de intensidade de floração com a finalidade de evitar danos provocados pela partilha de polinizadores e competição pelo serviço de polinização.

## AGRADECIMENTOS

À Ana Carolina Galindo da Costa e à Shirlei Mestre Ferreira (UFPE), pelo auxílio durante as observações de campo; ao CNPq e à CAPES, pelas bolsas de Mestrado concedidas à E.C. Barral em diferentes etapas do curso. Ao MCT/CNPq e ao CNPq/ICMBio pelo apoio financeiro através de projetos de pesquisa aprovados, respectivamente, no Edital MCT/CNPq N° 06/2008 - Jovens Pesquisadores (processo n° 567739/2008-2) e na Chamada CNPq/ICMBio - N° 13/2011 (processo n° 552054/2011-9).

## LITERATURA CITADA

- ALMEIDA, N.M., CASTRO, C.C., LEITE LIMA, A.V., NOVO, R.R. AND I.C. MACHADO 2012. Enantiostyly in *Chamaecrista ramosa* (Fabaceae-Caesalpinioideae): floral morphology, pollen transfer dynamics and breeding system. *Plant Biology* 00: 1-7.
- AMORIM, I.L., SAMPAIO, E.V.S.B., AND E.L. ARAÚJO. 2009. Fenologia de espécies lenhosas da Caatinga do Seridó, RN. *Revista Árvore* 33: 491-499.
- ARROYO, J., AND A. DAFNI. 1993. Interspecific pollen transfer among co-occurring heteromorphic and homomorphic species. *Isr. J. Bot.* 41: 225-232.
- AYRES, M., AYRES-JR., M., AYRES, D. L., AND A.S. SANTOS. 2007. *BioEstat 5.0: Aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas*. Instituto de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá – IDSM/MCT/CNPq, Belém.
- BARBOSA, D.C.A., BARBOSA, M.C.A., AND L.C.M. LIMA. 2003. Fenologia de espécies lenhosas da caatinga. In: I.R. Leal, M. Tabarelli and Silva J.M.C. (Eds.). *Ecologia e conservação da caatinga*, pp. 657-693. Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
- BARRETT, S.C.H. 2002a. The evolution of plant sexual diversity. *Nature Rev. Genet.* 3: 274-284.
- BARRETT, S.C.H. 2002b. Sexual interference of the floral kind. *Heredity* 88: 154-159.
- BARRETT, S.C.H. 2003. Mating strategies in flowering plants: the outcrossing–selfing paradigm and beyond. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 358: 991-1004.
- BARRETT, S.C.H. 2010. Darwin’s legacy: the forms, function and sexual diversity of flowers. *Phil. Trans. R. Soc. B* 365: 351-368.
- BARRETT, S.C.H., JESSON, L.K., AND A.M. BAKER. 2000. The evolution and function of stylar polymorphisms in flowering plants. *Annual of Botany* 85: 253-265.
- BAWA, K.S. 1979. Breeding systems of trees in a tropical wet forest. *N.Z. J. Bot.* 17: 521-524.
- BEZERRA, E.S., LOPES, A.V. E MACHADO, I.C. 2009. Biologia reprodutiva de *Byrsonima gardnerana* A. Juss. (Malpighiaceae) e interações com abelhas *Centris* (Centridini) no Nordeste do Brasil. *Revista Brasil. Bot.* 32: 95-108.
- BORGES, M.S., VIANA, B.F. E E.L. NEVES 2002. Aspectos da estratégia reprodutiva de duas espécies co-correntes de *Senna* (K. Bauhin) P. Miller (Caesalpinaceae), nas dunas interiores do Médio São Francisco, Ibiraba, Bahia. *Sitientibus* 2: 49-54.
- BROWN, B.J., AND R.J. MITCHELL. 2001. Competition for pollination: effects of pollen of an invasive plant on seed set of a native congener. *Oecologia* 129: 43-49.
- BUCHMANN, S.L. 1983. Buzz pollination in angiosperms. In: C.E. Jones and Little, R.J. (Eds.). *Handbook of Experimental Pollination*, pp. 73-113. Van Nostrand Reinhold, New York.

- BULLOCK, S.H. 1985. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 17: 287-301.
- CAMPBELL, D.R., AND A.F. MOTTEN. 1985. The mechanism of competition for pollination between two forest herbs. *Ecology* 66: 554-563.
- CARVALHO, D.A., AND P.E. OLIVEIRA. 2003. Biologia reprodutiva e polinização de *Senna sylvestris* (Vell.) H.S. Irwin & Barneby (Leguminosae, Caesalpinioideae). *Rev. Bras. Bot.* 26: 319-328.
- COSTA, C.B.N., LAMBERT, S.M., BORBA, E.L., AND L.P. QUEIROZ. 2007. Postzygotic reproductive isolation between sympatric taxa in the *Chamaecrista desvauxii* complex (Leguminosae-Caesalpinioideae). *Ann. Bot.* 99: 625-635.
- CRUDEN, R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31: 32-46.
- CRUDEN, R.W., AND R.M. LLOYD. 1995. Embryophytes have equivalent sexual phenotypes and breeding systems: Why not a common terminology to describe them? *Am. J. Bot.* 82: 816-825.
- DAFNI, A., KEVAN, P.G., AND B.C. HUSBAND. 2005. *Practical pollination biology*. Cambridge. Cambridge University Press.
- DELGADO A.S., AND M.S. SOUZA. 1977. Biologia floral del género *Cassia* en la region de Los Tuxtlas, Veracruz. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 37: 5-45.
- DULBERGER, R. 1981. The floral biology of *Cassia didymobotrya* and *C. auriculata* (Caesalpinaceae). *Am. J. Bot.* 68:1350-1360.
- DUTRA, V.F., VIEIRA, M.F., GARCIA, F.C.P., AND H.C. LIMA. 2009. Fenologia reprodutiva, síndromes de polinização e dispersão em espécies de Leguminosae dos campos rupestres do Parque Estadual do Itacolomi, Minas Gerais, Brasil. *Rodriguesia* 60: 371-387.
- ENDRESS, P.K. 1994. *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. Cambridge. Cambridge University Press.
- ENDRESS, P. 2001. Evolution of floral symmetry. *Current Opinion in Plant Biology* 4: 86-91.
- ERDTMAN, G. 1960. The acetolysis method. A revised description. *Sven. Bot. Tidskr.* 39: 561-564.
- FAEGRI, K., AND VAN DER. L. PIJL. 1979. *The principles of pollination ecology*. Oxford. Pergamon Press.

- FEINSINGER, P., MURRAY, K.G., KINSMAN, S., AND W.H. BUSBY. 1986. Floral neighborhood and pollination success in four hummingbird-pollinated cloud forest plant species. *Ecology* 67: 449-464.
- FELDMAN T.S., MORRIS, W.F., AND W.G. WILSON. 2004. When can two plant species facilitate each other's pollination? *Oikos* 105: 197-207.
- FENSTER, C.B. 1995. Mirror image flowers and their effect on outcrossing rate in *Chamaecrista fasciculata* (Leguminosae). *Am. J. Bot.* 82: 46-50.
- FONSECA, R.B.S., FUNCH, L.S., AND E.L. BORBA. 2008. Reproductive phenology of *Melocactus* (Cactaceae) species from Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. *Rev. Bras. Bot.* 31: 237-244.
- FOURNIER, L.A. 1974. Un metodo cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24: 422-423.
- FRANKIE, G.W., HABER, W.A., OPLER, P.A., AND K.S. BAWA. 1983. Characteristics and organization of the large bee pollination system in the Costa Rican dry forest. In: C.E. Jones & R.J. Little (Eds.). *Handbook of experimental pollination biology*, pp. 411-447.
- GANDERS, F.R. 1979. The biology of heterostyly. *N.Z. J. Bot.* 17: 607-635.
- GHAZOUL, J. 2006. Floral diversity and the facilitation of pollination. *Journal of Ecology* 94: 295-304.
- GOTTSBERGER, G., AND I. SILBERBAUER-GOTTSBERGER. 1988. Evolution of flower structures and pollination in neotropical Cassiinae (Caesalpinaceae) species. *Phyton (Austria)* 28: 293-320.
- GRAHAM, S.W., AND S.C.H. BARRETT. 1995. Phylogenetic systematic of the Pontederiales: implications for breeding-system evolution. In: P.J. Rudall, P.J. Cribb, D.F. Cutler & Humphries C.J. (Eds.). *Monocotyledons: systematics and evolution*, pp. 415-441. Kew: Royal Botanic Gardens.
- GRIZ, L.M.S., AND I.C.S. MACHADO. 2001. Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil. *J. Trop. Ecol.* 17: 303-321.
- HARDER, L.D., AND S.C.H. BARRETT. 1996. Pollen dispersal and mating patterns in animal-pollinated plants. In: D.G., Lloyd and Barrett S.C.H. (Eds.). *Floral biology: Studies on floral evolution in animal-pollinated plants*, pp. 140-190. New York: Chapman & Hall.
- JENNERSTEN, O., BERG, L., AND C. LEHMAN. 1988. Phenological differences in pollinator visitation, pollen deposition and seed set in the sticky catchfly, *Viscaria vulgaris*. *J. Ecol.* 76: 1111-1132.

- JESSON, L.K., AND S.C.H. BARRETT 2002a. Enantiostyly in *Wachendorfia* (Haemodoraceae): The influence of reproductive systems on the maintenance of the polymorphism. *Am. J. Bot.* 89: 253-262.
- JESSON, L.K., AND S.C.H. BARRETT 2002b. The genetics of mirror-image flowers. *Proc. R. Soc. Lond. B* 269: 1835-1839.
- JESSON, L.K., AND S.C.H. BARRETT 2002c. Solving the puzzle of mirror image flowers. *Nature* 417: 707.
- JESSON, L.K., AND S.C.H. BARRETT. 2003. The comparative biology of mirror-image flowers. *Int. J. Plant Sci.* 164: S237-S249.
- JESSON, L.K., KANG, J., WAGNER, S.L., BARRETT, S.C.H., AND N.G. DENGLER. 2003. The development of enantiostyly. *Am. J. Bot.* 90: 183-195.
- JESSON, L.K., AND S.C.H. BARRETT. 2005. Experimental tests of the function of mirror-image flowers. *Biol. J. Linn. Soc.* 85: 167-179.
- KNIGHT, T.M., STEETS, J.A., VAMOSI, J.C., MAZER, S.J., BURD, M., CAMPBELL, D.R., DUDASH, M.R., JOHNSTON, M.O., MITCHELL, R.J., AND T. ASHMAN. 2005. Pollen limitation of plant reproduction: pattern and process. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 36: 467-497.
- LAPORTA, C. 2005. Floral biology and reproductive system of enantiostylous *Senna corymbosa* (Caesalpinaceae). *Rev. Biol. Trop.* 53: 49-61.
- LEITE, A.V.L., AND I.C. MACHADO. 2010. Reproductive biology of woody species in Caatinga, a dry forest of northeastern Brazil. *J. Arid Environ.* 74: 1374-1380.
- LEVIN, D.A., AND W.W. ANDERSON. 1970. Competition for pollinators between simultaneously flowering species. *Am. Nat.* 104: 345-354.
- LEWIS, G.P., SCHRIRE, B., MACHINDER, B., AND M. LOCK. 2005. *Legumes of the World*. Surrey, Royal Botanic Gardens.
- MAÊDA, J.M. 1985. Manual para uso da câmara de Neubauer para contagem de pólen em espécies florestais. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. Departamento de Silvicultura. Seropédica.
- MACHADO, I.C., BARROS, L.M., AND V.S.B. SAMPAIO. 1997. Phenology of Caatinga species at Serra Talhada, PE, northeastern Brasil. *Biotropica* 29: 57-68.
- MACHADO, I.C. E A.V. LOPES 2004. Floral traits and pollination systems in the Caatinga, a Brazilian Tropical Dry Forest. *Ann. Bot.* 94: 365-376.

- MACHADO, I.C., LOPES, A.V., AND M. SAZIMA. 2006. Plant Sexual Systems and a Review of the Breeding System Studies in the Caatinga, a Brazilian Tropical Dry Forest. *Ann. Bot.* 97: 277-287.
- MANENTE-BALESTIERI, F.C.D.L., AND V.L.L. MACHADO. 1999. Entomofauna visitante das flores de *Cassia spectabilis* (L.) D C. (Leguminosae). *An. Soc. Entomol. Brasil* 28: 429-437.
- MARAZZI, B., ENDRESS, P.K., PAGANUCCI DE QUEIROZ, L., AND E. CONTI. 2006. Phylogenetic relationships within *Senna* (Leguminosae, Cassiinae) based on three chloroplast regions: patterns in the evolution of floral symmetry and extrafloral nectaries. *Am. J. Bot.* 93: 288-303.
- MARAZZI, B., CONTI, E., AND P.K. ENDRESS. 2007. Diversity in anthers and stigmas in the buzz-pollinated genus *Senna* (Leguminosae, Cassiinae). *Int. J. Plant Sci.* 168: 371-391.
- MARAZZI, B., AND P.K. ENDRESS. 2008. Patterns and development of floral asymmetry in *Senna* (Leguminosae, Cassiinae). *Am. J. Bot.* 95: 22-40.
- MELO, Y., CÓRDULA, E., MACHADO S.R., AND M. ALVES. 2010. Morfologia de nectários em Leguminosae *sensu lato* em áreas de caatinga no Brasil. *Acta bot. bras.* 24: 1034-1045.
- MITCHELL, R.J., FLANAGAN, R.J., BROWN, B.J., WASER, N.M., AND J.D. KARRON. 2009. New frontiers in competition for pollination. *Ann. Bot.* 103: 1403-1413.
- MURPHY, S.D., AND L.D. AARSEN. 1995. Reduced seed set in *Elytrigia repens* caused by allelopathic pollen from *Phleum pratense*. *Can. J. Bot.* 73:1417-1422.
- NEWSTROM, L.E., FRANKIE, G.W., AND 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.
- OWENS, S.J., AND G.P. LEWIS. 1989. Taxonomic and functional implications of stigma morphology in species of *Cassia*, *Chamaecrista*, and *Senna* (Leguminosae: Caesalpinioideae). *Plant. Syst. Evol.* 163: 93-105.
- PEREIRA, R.M.A., ARAÚJO FILHO J.A., LIMA, R.V., PAULINO F.D.G., LIMA A.O.N., AND Z.B. ARAÚJO. 1989. Estudos fenológicos de algumas espécies lenhosas e herbáceas da caatinga. *Ciência Agronômica* 20: 11-20.
- PROCTOR, M., YEO, P., AND A. LACK. 1996. The natural history of pollination. Oregon. Editora Timber Press.
- PUNT, W., HOEN, P.P., BLACKMORE, S., NILSSON, S., AND A. LE THOMAS. 2007. Glossary of pollen and spores terminology. *Review of Paleobotany and Palynology* 143: 1-81.

- QUEIROZ, L.P. 2009. Leguminosas da Caatinga. Universidade Estadual de Feira de Santana. Feira de Santana. Royal Botanic Gardens, Kew and Associacao Plantas do Nordeste.
- RADFORD, A.E., DICKINSON, W.C., MASSEY, J.R., AND C.R. BELL. 1974. Vascular plant systematic, pp. 891. Harper & Row Publishers, New York.
- RANDELL, B.R. 1970. Adaptations in the genetic system of Australian arid-zone *Cassia* species. *Aust. J. Bot.* 18: 77-97.
- RATHCKE, B. 1983. Competition and facilitation among plants for pollination In: L. Real (Ed.) *Pollination biology*, pp. 305-329. Academic Press, New York.
- RICHARDS, A.J. 1997. *Plant breeding systems*. London. George Allen & Unwin Ltd.
- ROBINSON, I. 1924. Die farbungsreaktion der narbe, stigmatochromie, als morfo-biologische Blütenuntersuchungsmethode. *Sitzungsberichten Akademischer Wissenschaft Wien, Mathematics, Abteilung 133*: 180-213.
- RODAL, M.J.N., ANDRADE, K.V.A., SALES, M.F., AND A.P.S. GOMES. 1998. Fitossociologia do componente lenhoso de um refúgio vegetacional no município de Buíque, Pernambuco. *Rev. Brasil. Biol.* 58: 517-526.
- SAGE, T.L., STRUMAS, F., COLE, W.W., AND S.C.H. BARRETT. 1999. Differential ovule development following self- and cross-pollination: The basis of self-sterility in *Narcissus triandrus* (Amaryllidaceae). *Am. J. Bot.* 86: 855-870.
- SAKAI, S. 2000. Reproductive phenology of gingers in a lowland mixed dipterocarp forest in Borneo. *J. Trop. Ecol.* 16: 337-354.
- SCHEMSKE, D.W. 1981. Floral convergence and pollinator sharing in two bee-pollinated tropical herbs. *Ecology* 62: 946-954.
- SCOGIN, R., YOUNG, D.A. AND C.E. JONES 1977. Anthochlor pigments and pollination biology: II. The ultraviolet patterns of *Coreopsis gigantea* (Asteraceae). *Bull. Torrey Bot. Club* 104: 155-159.
- SHORE, J., AND S.C.H. BARRETT. 1984. The effect of pollination intensity and incompatible pollen on seed set in *Turnera ulmifolia* (Turneraceae). *Can J. Bot.* 62: 1298-1303.
- SILVA, A.L.G., ORMOND, W.T., AND M.C.B. PINHEIRO. 2002. Biologia de floral e reprodutiva de *Senna australis* (Vell.) Irwin & Barneby (Fabaceae, Caesalpinioedae). *Boletim do Museu Nacional* 121: 1-11.
- SNOW, A.A., AND D.W. ROUBIK. 1987. Pollen deposition and removal by bees visiting two tree species in Panama. *Biotropica* 19: 57-63.

- SOUZA, V.C., AND R.L.C. BORTOLUZZI. 2012. *Senna*. In: Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2012/FB023149>).
- SOUZA, I.M., COUTINHO, K., AND L.S. FUNCH. 2012. Estratégias fenológicas de *Senna cana* (Nees & Mart.) H.S. Irwin & Barneby (Fabaceae: Caesalpinioideae) como mecanismo eficiente para atração de polinizadores. *Acta Botanica Brasilica* 26: 435-443.
- TANG, L.-L., AND S.-Q. HUANG. 2005. Variation in daily floral display and the potential for geitonogamous pollination in two monomorphic enantiostylous *Monochoria* species. *Pl. Syst. Evol.* 253: 201-207.
- TODD, J. E. 1882. On the flowers of *Solanum rostratum* and *Cassia chamaecrista*. *Am. Nat.* 16: 281-287.
- THOMSON, J.D. 1980. Skewed flowering distributions and pollinator attraction. *Ecology* 61: 572-579.
- THOMSON, J.D. 1981. Spatial and temporal components of resource assessment by flower-feeding insects. *J. Anim. Ecol.* 50: 49-59.
- VOGEL, S. 1978. Evolutionary shifts from reward to deception in pollen flowers. In: A. J. Richards (Ed.). *The pollination of flowers by insects* London. Academic Press. Pp. 89-96.
- WASER, N.M. 1978. Competition for hummingbird pollination and sequential flowering in two Colorado wildflowers. *Ecology* 59:934-944.
- WASER, N.M., AND M.V. PRICE. 1983. Optimal and actual outcrossing in plants, and the nature of plant-pollinator interaction. In C.E. Jones and Little R.J. (Eds.). *Handbook of experimental pollination biology*, 341-359. New York: Van Nostrand Reinhold.
- WEBB, C.J., AND D.G. LLOYD. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in Angiosperms. II. Hecogamy. *N.Z. J. Bot.* 24: 163-178.
- WESTERKAMP, C. 2004. Ricochet pollination in cassias – and how bees explain enantiostyly. In: B.M., Freitas and Pereira J.O.P. (Eds.). *Solitary bees: conservation, rearing and management for pollination*, pp. 225–230. Imprensa Universitária, Fortaleza, Brazil.
- WILLE, A. 1963. Behavioural adaptations of bees for pollen collecting from *Cassia* flowers. *Rev. Biol. Trop.* 11: 205-210.
- WILSON, P., THOMPSON, J.D., AND M.L. STANTON. 1994. Beyond floral *Batemanian*: gender biases in selection for pollination success. *Am. Nat.* 143: 283-96.
- YEO, P. 1974. Some aspects of heterostyly. *New Phytol* 75: 147-153.
- ZAPATA, T.R., AND M.T.K. ARROYO. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica* 10: 221-230.

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1

Teste-t ( $\alpha= 0.05$ ) para características morfológicas entre os morfotipos florais de três espécies de *Senna* Mill. (Leguminosae) em área de Caatinga no Parque Nacional do Catimbau, Buíque, Pernambuco. EPO 1= estame de polinização 1; EPO2= estame de polinização 2; EPO3= estame de polinização 3; PD= pistilo com deflexão para a direita; PE= pistilo com deflexão para a esquerda.

Direita x Esquerda	<i>Senna acuruensis</i>			<i>Senna cana</i>			<i>Senna splendida</i>		
	T	gl	P	T	Gl	P	t	gl	P
EPO 1 x EPO 3	0.5708	16	0.5760	1.4335	9	0.1854	-1.6586	11	0.1253
EPO 2 x EPO 2	-1.3620	16	0.1920	1.6847	9	0.1263	-1.2067	11	0.2528
EPO 3 x EPO 1	-2.9114	16	0.1002*	2.2385	9	0.0519	-1.7455	11	0.1086
PD x PE	0.5980	16	0.5582	0.8223	9	0.4321	0.1110	11	0.9136

Tabela 2

Atributos florais de quatro espécies de *Senna* (Leguminosae) em área de Caatinga no Parque Nacional do Catimbau, Buíque, Pernambuco.

Atributos	<i>Senna cf. acuruensis</i>	<i>Senna cana</i>	<i>Senna spectabilis var. excelsa</i>	<i>Senna splendida var. gloriosa</i>
Coloração (cálice)	Verde	Amarelo	Amarelo	Verde
Nº inflorescência/racemo	6±2	-	10±2	5±2
Nº flores/inflorescência	6±2	5±2	10±2	6±2
Senescência (≈dias)	3	3	2	5
Odor	Cítrico	Cítrico	Adocicado	-
Osmóforos	Pétalas abaxiais	Base das sépalas	-	-
Absorção/Reflexão UV	Absorve/Refl	Absorve	-	Absorve

Tabela 3

Morfometria dos verticilos florais de espécies simpátricas de *Senna* Mill. (Leguminosae), no Parque Nacional do Catimbau, Buíque, Pernambuco. N= número de peças florais; Comp. = comprimento em milímetros; X±DP = média e desvio padrão.

Verticilo (N)	<i>Senna acuruensis</i>		<i>Senna cana</i>		<i>Senna spectabilis</i> *		<i>Senna splendida</i>	
	Comp. mm	Largura mm	Comp. mm	Largura mm	Comp. mm	Largura mm	Comp. mm	Largura mm
	X±DP	X±DP	X±DP	X±DP	X±DP	X±DP	X±DP	X±DP
Sépalas externas (2)	4.08±0.81 <sup>a</sup>	2.76±0.77 <sup>a</sup>	4.91±1.23 <sup>a</sup>	2.66±0.34	3-5	-	17.41±2.76 <sup>a</sup>	5.78±1.10
Sépalas internas (3)	7.62±1.54 <sup>b</sup>	6.58±1.64 <sup>b</sup>	10.65±2.26 <sup>b</sup>	7.52±1.54 <sup>b</sup>	6-10	-	21.48±2.95 <sup>b</sup>	10.00±1.51
Corola								
Pétalas adaxiais (3)	18.18±3.12	7.94±2.14	19.83±2.65 <sup>a</sup>	14.62±1.80 <sup>a</sup>	18-30	-	32.58±3.76 <sup>a</sup>	21.68±3.42 <sup>a</sup>
Pétalas abaxiais (2)	22.40±4.24	16.6±3.26	20.88±3.33 <sup>a</sup>	14.64±1.38 <sup>a</sup>	22-38	-	32.89±3.46 <sup>a</sup>	15.70±2.47 <sup>b</sup>
Androceu								
Estaminódios (3)								
Antera	1.21±0.35	-	1.87±0.43	-	-	-	2.27±0.51	-
Filete	2.91±0.69	-	2.41±0.44	-	-	-	2.20±0.53	-

Estame	4.05±0.67	-	4.23±0.60	-	-	-	4.37±0.76	-
Estames centrais (4)								
Antera	5.14±0.54	-	4.89±0.52	-	-	-	8.09±1.07	-
Filete	2.54±0.65	-	2.48±0.73	-	-	-	3.56±0.69	-
Estame	7.20±0.61	-	7.04±0.93	-	-	-	10.52±1.17	-
Estames abaxiais (3)								
PO1	12.97±1.04 <sup>a</sup>	-	15.82±2.16 <sup>a</sup>	-	-	-	23.49±1.92 <sup>a</sup>	-
PO2	13.54±1.64 <sup>a</sup>	-	10.47±1.30 <sup>b</sup>	-	-	-	22.68±1.32 <sup>a</sup>	-
PO3	10.39±1.08 <sup>b</sup>	-	16.09±2.13 <sup>a</sup>	-	-	-	15.84±1.53 <sup>b</sup>	-
Gineceu								
Estilete	2.03±0.44	-	7.97±1.16	-	-	-	3.87±0.70	-
Ovário	13.39±2.57	-	12.63±2.21	-	-	-	21.55±4.93	-
Ginóforo	2.60±0.51	-	3.62±0.65	-	-	-	26.58±5.95	-
Pistilo (1)	14.28±3.01	-	18.71±2.39	-	-	-	22.99±4.91	-

---

\*Queiroz (2009)

Tabela 4

Características gerais do androceu, incluindo viabilidade polínica e razão pólen/óvulo (PO) de três espécies de *Senna*. (Nº médio de óvulos por flor= 41 em *Senna acuruensis*; 20 em *S. cana*; 171 em *S. splendida*).

Espécie	Nº de estames	Nº de grãos de pólen/antera	Viabilidade polínica	Nº de grãos de pólen/flor	Razão P/O	IC*
<i>Senna cf. acuruensis</i>						
Estame polinização	3	84,167.00	96.28%	252,500.00	61,585.36	4
Estames alimentação	4	61,250.00	97.88%	245,000.00	5,975.60	4
Total	7	-	-	497500.00	12,134.14	4
<i>Senna cana</i>						
Estame polinização	3	131,875.00	82.95%	395,625.00	19,781.25	4
Estames alimentação	4	87,083.00	82.08%	348,332.00	17,416.60	4
Total	7	-	-	743,957.00	37,197.85	4
<i>Senna splendida</i>						
Estame polinização	3	377,812.00	89.99%	1,133,436.00	6,628.28	4
Estames alimentação	4	181,562.00	93.63%	726,248.00	4,247.06	4
Total	7	-	-	1,859,684.00	10,875.34	4

\*Índice de Cruzamento *sensu* Cruden (1977)

Tabela 5

Comprimento do corpo (em mm) e comportamento dos visitantes florais de quatro espécies de *Senna* (Leguminosae) no Parque Nacional do Catimbau, Buíque, Pernambuco. Visitantes florais classificados de acordo com Michener 2000. D= dorsal; V= ventral; L= lateral; PE= Polinizador efetivo; PO= Polinizador ocasional; PI= Pilhador; 1= *Senna acuruensis*; 2=*Senna cana*; 3= *Senna spectabilis*; 4= *Senna splendida*.

Abelha visitante	Local de deposição de pólen de cada spp de <i>Senna</i>	Modo de coleta†	Resultado da visita em cada spp. de <i>Senna</i>	Comprimento médio do corpo (mm)
<b>Apidae</b>				
<b>Bombini</b>				
<i>Bombus</i> sp.**	D <sup>1,2,3,4</sup> , L <sup>2,3</sup> , V <sup>1,2,3,4</sup>	Vibratório	PO <sup>1,3,4</sup> , PE <sup>2</sup>	18
<b>Centridini</b>				
<i>Centris</i> cf. <i>fuscata</i> **	D <sup>1,2,3</sup> , L <sup>1,2</sup> , V <sup>1,2,3,4</sup>	Vibratório	PO <sup>1,3,4</sup> , PE <sup>2</sup>	17
<b>Meliponini</b>				
<i>Plebeia</i> sp.*	-	Coletor	PI <sup>4</sup>	8
<i>Tetragonisca</i> cf.*	-	Coletor	PI <sup>1,2,3,4</sup>	7
<i>Trigona</i> cf. <i>spinipes</i> *	-	Mordedor	PI <sup>1,2,3,4</sup>	
<b>Xilocopini</b>				
<i>Xylocopa</i> cf. <i>frontalis</i> **	D <sup>1,3,4</sup> , V <sup>1,2,3,4</sup>	Vibratório	PE <sup>1,3,4</sup>	≥ 18
<i>Xylocopa</i> cf. <i>griseocens</i> **	D <sup>1,2,3,4</sup> , V <sup>1,2,3,4</sup>	Vibratório	PE <sup>1,2,3,4</sup>	≥ 18
<i>Xylocopa</i> sp.**	D <sup>1,3,4</sup> , L <sup>3</sup> , V <sup>1,2,3,4</sup>	Vibratório	PE <sup>3</sup> , PO <sup>1,4</sup>	≥ 12
<b>Halictidae</b>				
<b>Augochlorini</b>				
<i>Augochloropsis</i> cf.*	-	Vibratório	PI <sup>1,2,3,4</sup>	7

† *sensu* Wille 1963; \* abelhas pequenas; \*\* abelhas médio-grandes *sensu* Frankie *et al.* 1983

Tabela 6

Sistema reprodutivo de espécies de *Senna* em área de Caatinga no Parque Nacional do Catimbau, Buíque, Pernambuco. (IAI†= índice de autoincompatibilidade; AC: autocompatível; AI: autoincompatível). Sist. Reprod.= sistema reprodutivo de acordo com valor de IAI *sensu* Bullock (1985).

Tratamentos	<i>Senna cf.</i> <i>acuruensis</i>	<i>Senna cana</i>	<i>Senna</i> <i>spectabilis</i>	<i>Senna</i> <i>splendida</i>
Fl/Fr (%)				
Agamospermia	34/0 (0)	33/1 (3.03) <sup>a</sup>	30/0 (0)	34/1 (2.94) <sup>a</sup>
Autopolinização espontânea	82/0 (0)	34/6 (17.64) <sup>a</sup>	100/0 (0)	51/2 (3.92) <sup>a</sup>
Autopolinização manual	35/0 (0)	20/11 (55) <sup>b</sup>	20/0 (0)	21/3 (14.28) <sup>a</sup>
Polinização Cruzada	37/20 (54.05) <sup>a</sup>	33/26 (78.78) <sup>b</sup>	38/26 (68.42) <sup>a</sup>	27/16 (59.25) <sup>b</sup>
Controle	43/29 (67.44) <sup>a</sup>	25/15 (60) <sup>b</sup>	20/5 (25) <sup>b</sup>	33/17 (51.51) <sup>b</sup>
Eficácia reprodutiva*	1.24	0.76	0.36	0.86
IAI†	0	0.77	0	0.24
Sist. Reprod.	AI	AC	AI	AI

†Índice de autoincompatibilidade *sensu* Bullock (1985); \*Eficácia reprodutiva *sensu* Zapatta & Arroyo (1978)

Tabela 7

Medidas em  $\mu\text{m}$  de grãos de pólen não acetolisados e quantidade de grãos impróprios e potencialmente coespecíficos no estigma de quatro espécies simpátricas de *Senna* Mill. (Leguminosae) no Parque Nacional do Catimbau, Buíque, Pernambuco. ( $H_{0,05} = 128$ ;  $gl = 3$ ;  $p < 0.0001$ ). 2= pólen impróprio no estigma em quantidade menor que a média de óvulos que a espécie apresenta.

Atributos (N° lâminas/ média grãos por lâmina)	<i>Senna acuruensis</i>	<i>Senna cana</i>	<i>Senna spectabilis</i>	<i>Senna splendida</i>
Tamanho	24.75 $\pm$ 2.37 <sup>a</sup>	28.54 $\pm$ 2.65 <sup>b</sup>	28.16 $\pm$ 1.71 <sup>b</sup>	32.04 $\pm$ 2.70 <sup>c</sup>
Varição/ N° grãos medidos	20-30/60	22.5-32.5/60	25-32.5/60	27.5-35/60
Coespecífico	(15/130)	-	(18/115)	(10/215)
Interespecífico tipo <i>Senna</i>	(1/4)	-	(1/2)	(0/0)
Interespecífico não <i>Senna</i>	(1/8)	-	(1/2)	(1/3)
Impróprio tipo*/ média %	2/2.9	-	2/2.45	2/1

\* Categoria de carga polínica imprópria no estigma de acordo com uma classificação proposta aqui considerando o número médio de óvulos que a espécie apresenta

### Legendas das figuras

FIGURA 1. Flores das espécies de *Senna spectabilis* (A), *S. acuruensis* (B), *S. splendida* (C) e *S. cana* (D) (Leguminosae) exibindo a pétala cuculada (seta) e androceu heterântero mostrando estames de alimentação (Ea) e estames de polinização (Ep).

FIGURA 2. Frequência de visitas das espécies *Senna acuruensis*, *S. cana*, *S. spectabilis* e *S. splendida* (Leguminosae) em área de Caatinga no Parque Nacional do Catimbau, Buíque, Pernambuco.

FIGURA 3. Fenologia de floração incluindo emissão de botões (A) e flores (B) e frutificação de frutos verdes (C) e maduros (D) de *Senna cf. acuruensis*, *S. cana*, *S. spectabilis* e *S. splendida* (Leguminosae) referentes aos meses de Outubro de 2011 a Setembro de 2012, espécies simpátricas no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil.

FIGURA 4. Grãos de pólen de quatro espécies simpátricas de *Senna* Mill. (Leguminosae) no Parque Nacional do Catimbau, Buíque, Pernambuco, Brasil. *Senna acuruensis*, vista polar e vista equatorial de *Senna cana* (A), *Senna spectabilis* (B) e *Senna splendida* (C).

Figura 1

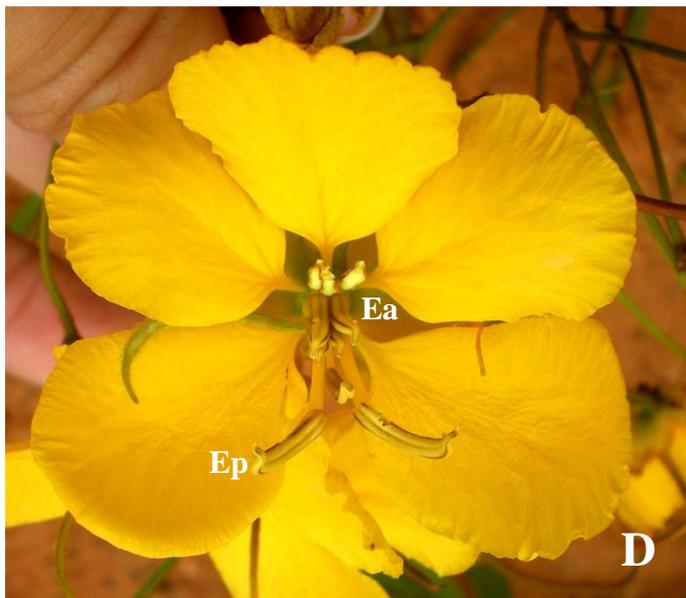
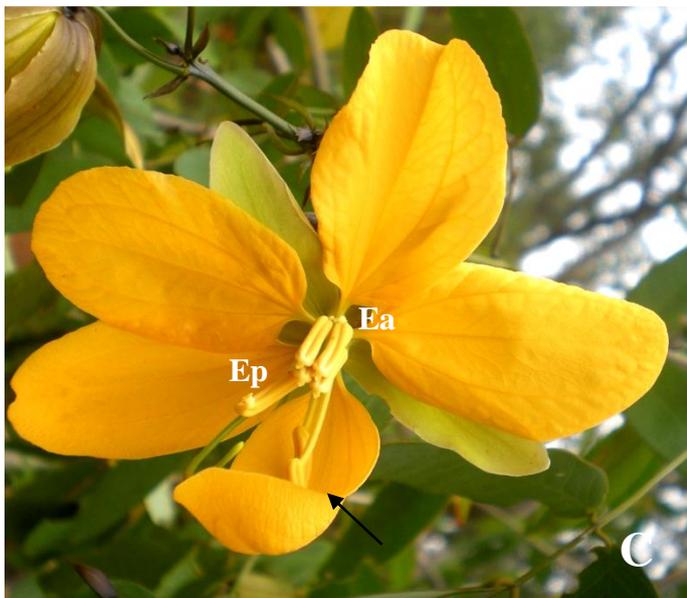
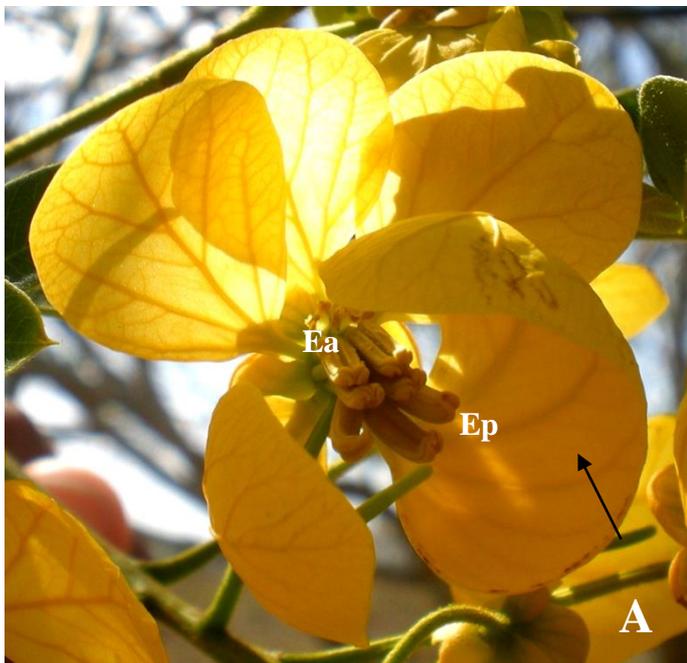


Figura 2

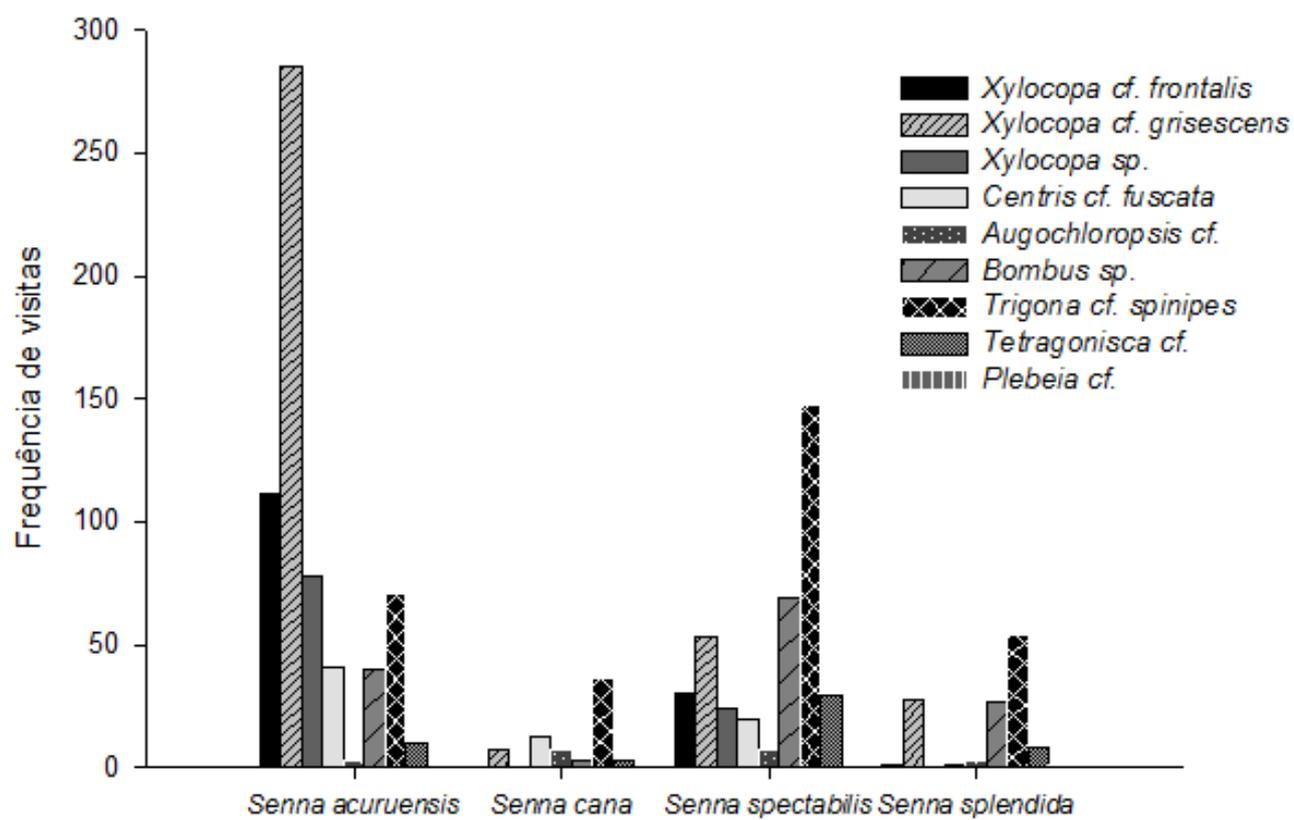


Figura 3

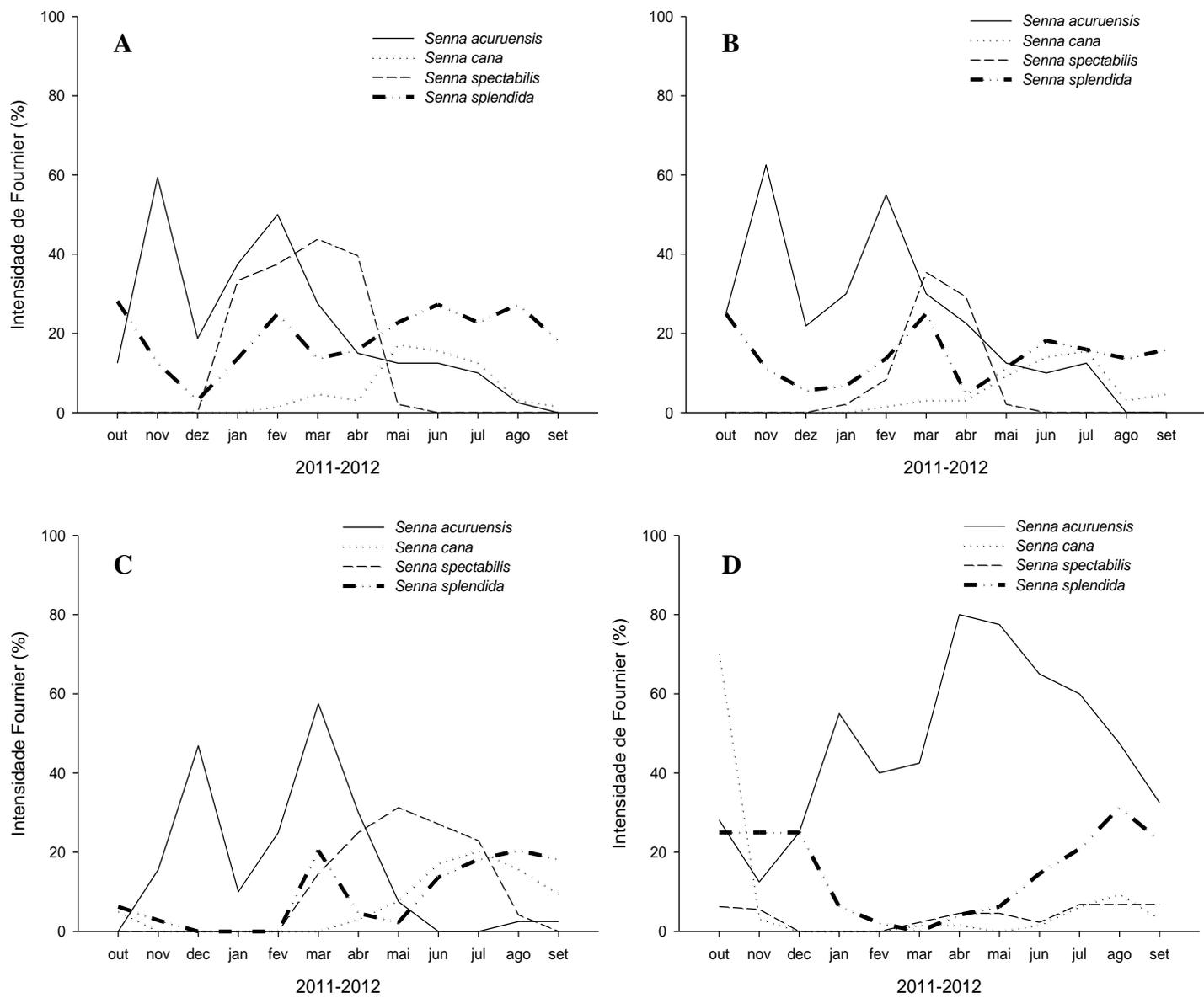
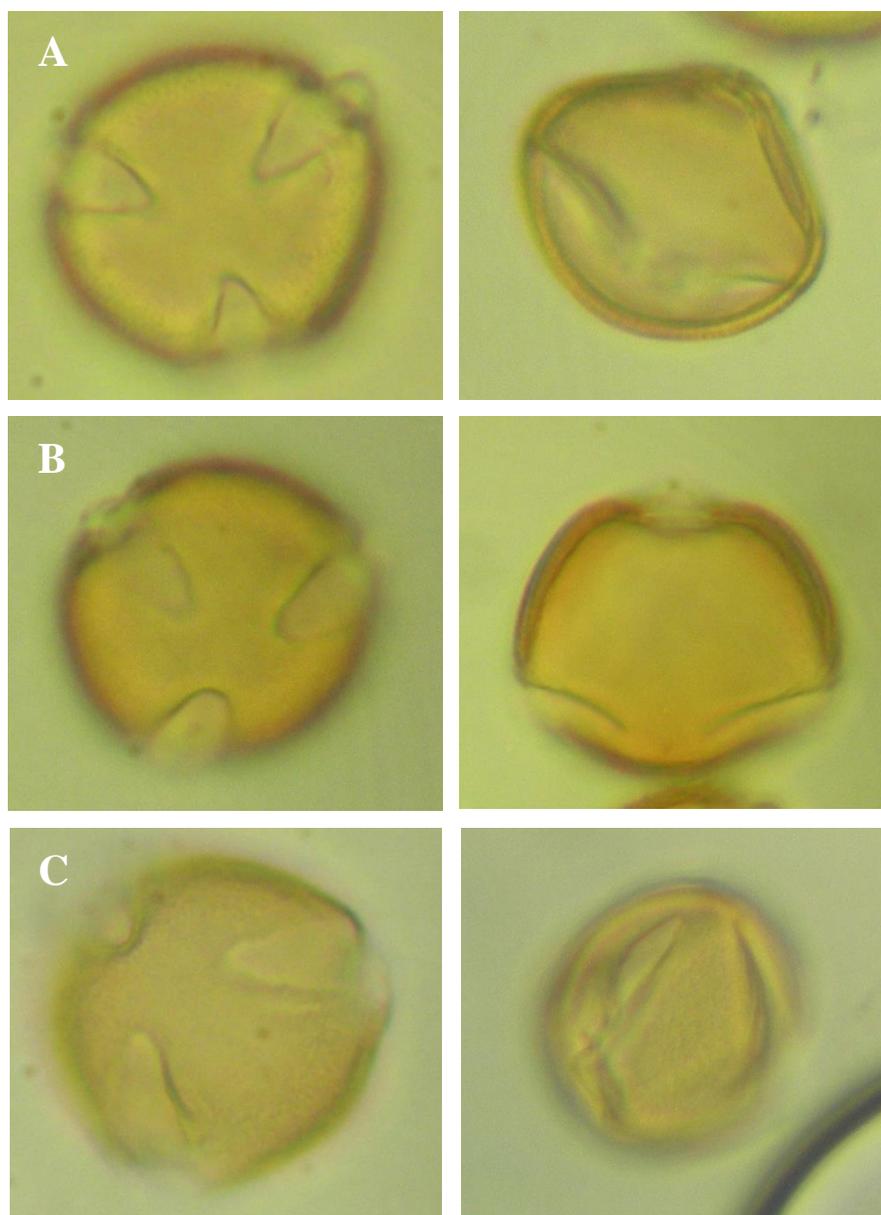


Figura 4



## ANEXO

### NORMAS PARA PUBLICAÇÃO NO PERIÓDICO BIOTROPICA

#### BIOTROPICA

Author Guidelines

Categories of manuscripts

Preparing your manuscript

Submitting your manuscript

Accepted manuscripts

Download the manuscript template here

Biotropica is a leading source of original research on the ecology, conservation, and management of all tropical ecosystems, and on the evolution, behavior, and population biology of tropical organisms. Manuscripts for consideration in Biotropica may cover any aspect of tropical biology and conservation, but be of general interest to the global community of tropical biologists, with contents of lasting value and significance.

#### IS YOUR MANUSCRIPT SUITABLE?

The number of submissions to Biotropica far exceeds the number of papers that we can publish. As a result, we must be very selective in what we choose to send out to review, and many manuscripts are rejected without review based on an evaluation of suitability by the Editors. Before submitting your manuscript to Biotropica please consider the following:

- Does your manuscript address a topic of broad general interest?
- Can you clearly describe the novelty of your study?
- Does it test clearly defined hypotheses and is advancing an ecological, evolutionary, or conservation concept of broad relevance?
- Will your study be relevant to readers in other tropical regions?

As normas completas para publicação podem ser acessadas em:

<[http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/\(ISSN\)1744-7429/homepage/ForAuthors.html](http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)1744-7429/homepage/ForAuthors.html)>