

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

ISADORA SCHULZE DE ALBUQUERQUE

**SISTEMAS DE POLINIZAÇÃO EM PLANTAS AQUÁTICAS DO GÊNERO
Eleocharis (L.) Roem. & Schult. (CYPERACEAE)**

RECIFE

2021

ISADORA SCHULZE DE ALBUQUERQUE

**SISTEMAS DE POLINIZAÇÃO EM PLANTAS AQUÁTICAS DO GÊNERO
Eleocharis (L.) Roem. & Schult. (CYPERACEAE)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Centro de Biociências, área de concentração Ecologia e conservação, linha de pesquisa ecologia de Populações e Comunidades da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.

Orientadora: Profa. Dra. Isabel Cristina Machado
Coorientadora: Dra. Ana Carolina Galindo da Costa

RECIFE
2021

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

Albuquerque, Isadora Schulze de
Sistemas de polinização em plantas aquáticas do gênero *Eleocharis* (L.) Roem. & Schult. / Isadora Schulze der Albuquerque. - 2021.

61 f. : il.

Orientadora: Profa. Dra. Isabel Cristina Machado.

Coorientadora: Dra. Ana Carolina Galindo da Costa.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, Recife, 2021.

Inclui referências.

1. Botânica. 2. Plantas – Reprodução. 3. Fertilização de plantas. I. Machado, Isabel Cristina (orientadora). II. Costa, Ana Carolina Galindo da (coorientadora). III. Título.

631.53

CDD (22.ed.)

UFPE/CB-2021-222

ISADORA SCHULZE DE ALBUQUERQUE

**“SISTEMAS DE POLINIZAÇÃO EM PLANTAS AQUÁTICAS DO GÊNERO
ELEOCHARIS (L.) ROEM. & SCHULT. (CYPERACEAE)”**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, Centro Acadêmico de Biociências, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre(a) em Biologia Vegetal. Área de concentração: Ecologia e Conservação.

Aprovado em: 26/02/2021.

BANCA EXAMINADORA

Prof^ª. Dr^ª. ISABEL CRISTINA SOBREIRA MACHADO (Orientadora)
Universidade Federal de Pernambuco

Prof^º. Dr^ª. SUZANA MARIA DOS SANTOS COSTA (Examinadora Externa)
Universidade Federal de Lavras

Prof. Dr. VINICIUS LOURENÇO GARCIA DE BRITO (Examinador Externo)
Universidade Federal de Uberlândia

*Dedico este trabalho à minha mãe Eliane, que
sempre acreditou, investiu em mim e sempre me
incentivou a estudar e seguir meus sonhos.*

Obrigada por tudo

AGRADECIMENTOS

Primeiramente quero agradecer a Deus por ter criado esse planeta com tanta diversidade biológica, fazendo com que eu me apaixonasse pela biologia.

Agradeço à minha família, especialmente minha mãe que sempre me apoiou e incentivou minhas decisões acadêmicas com muito amor e carinho.

À minha orientadora Profa. Dra. Isabel Cristina Machado por me proporcionar um lugar no laboratório polinizar desde 2014 e sempre me incentivar e auxiliar minha pesquisa.

À minha Coorientadora, Dra. Ana Carolina Galindo da Costa, que desde 2014 esteve comigo me ensinando a biologia floral e compartilhando um pouco do seu amor por Cyperaceae e Poaceae comigo, além de me acompanhar em vários campos e sempre ajudar em tudo.

A todos os integrantes do polinizar que de alguma forma me ajudaram, mas principalmente a Diego Centeno que esteve sempre me incentivando na minha pesquisa, me auxiliando em análises estatísticas e me acompanhando na vida, a Ms. Thatiany Teixeira Bezerra, que me apresentou a RPPN Nossa Senhora do Oiteiro de Maracaípe, local de coleta do presente trabalho, me acolheu em sua casa e foi minha companheira de campo e ao Me. Edivaldo R. M. Junior, que me auxiliou nas análises dos modelos de visão para abelhas e moscas.

A Gabriel Dutra, juntamente a sua família, Iraciara, Valter, Igor e Guilherme que me acolheram em sua casa sempre com muito carinho para eu conseguir ir à campo. A Ivan Anjos que se dispôs de bom grado a me auxiliar em diversas idas a campo.

Ao Dr. William Wayt Thomas, que identificou todas as espécies de *Eleocharis* coletadas nesse trabalho. Ao Dr. Taciano de Moura Barbosa, que ajudou na identificação da mosca Fanniidae coletada nesse trabalho.

A Profa. Dra. Suzana Maria dos Santos Costa, Prof. Dr. Vinicius Lourenço Garcia de Brito, Profa. Dra. Emilia Cristina Pereira Arruda, Prof. Dr. Artur Campos Dália Maia que se dispuseram gentilmente a participar da banca avaliadora.

A todos os meus colegas da Pós-Graduação em Biologia Vegetal e a secretaria, em especial à Felipe que sempre esteve disposto a esclarecer minhas dúvidas burocráticas.

Aos meus colegas de graduação que trago até hoje: Kaio, Ellen, Egry, Tatá, Rodri, Layse e Lua, e também ao meu companheiro Lucas, nos quais sempre me ajudaram a manter minha sanidade mental, principalmente neste momento de pandemia de Covid-19 e me incentivaram a finalizar a dissertação.

E ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico CNPq, que financiou toda minha pesquisa durante os dois anos de mestrado na Pós-Graduação.

*“Deixe-se acreditar
Nada vai te acontecer
Tudo pode ser
Nada vai acontecer, não tema
Esse é o reino da alegria“
- Mombojó*

RESUMO

Angiospermas ancestrais eram polinizadas por insetos, porém em alguns grupos, como Cyperaceae, ocorreu adaptação à polinização pelo vento devido principalmente as condições ambientais instáveis e oscilação na diversidade de polinizadores. No entanto, a readaptação à entomofilia ocorreu em alguns representantes desse grupo, como em *Rhynchospora*, *Cyperus* e *Eleocharis*, que apresentam atributos florais atrativos para polinizadores, tais como coloração das estruturas diferente das partes vegetativas e emissão de odor. Em algumas situações pode ocorrer a ambofilia, que é uma condição intermediária na qual ambos os vetores (vento e insetos) podem atuar juntos no sucesso reprodutivo da planta. Além disso, em outros grupos vegetais, como em Orchidaceae, a água também pode ser um vetor abiótico atuando na polinização direta ou indiretamente. Portanto, o objetivo do trabalho foi verificar quais vetores de polinização estão envolvidos no sucesso reprodutivo de *Eleocharis mutata* e *E. geniculata* (Cyperaceae), auxiliando na compreensão sobre a transição entre sistemas de polinização nesse grupo. Para testar a ocorrência e efetividade dos diferentes vetores foi analisada a biologia floral, realizados experimentos de exclusão seletiva de vetores de polinização, registrado e analisado o comportamento de visitantes florais, e feitas análises de reflectância floral e emissão de compostos orgânicos voláteis (COV's) florais. Foi observado que ambas as espécies possuem atributos florais relacionados à anemofilia, como exposição das estruturas reprodutivas, alta razão pólen-óvulo e protoginia. Em *E. mutata*, o vento contribuiu mais para o sucesso reprodutivo, enquanto em *E. geniculata*, flores expostas à água em condições naturais obtiveram maior taxa de sucesso reprodutivo. Foram registrados insetos visitando flores de *E. mutata*, enquanto *E. geniculata* não apresentou visitantes florais no período de observação. As flores de ambas espécies demonstraram serem visíveis e distinguíveis do fundo nos modelos de visão de Hymenoptera e Diptera. Em *E. mutata* foi registrado a emissão de COV's florais, enquanto que em *E. geniculata*, não foram detectados compostos florais diferentes dos encontrados nas partes vegetativas. Sugere-se dois novos sistemas de polinização em Cyperaceae, i) *E. mutata* as flores em fase feminina atraem enganosamente os visitantes florais e ii) em *E. geniculata*, a água pode ser um possível vetor de pólen, aumentando o sucesso reprodutivo da espécie. Nossos resultados colaboram para o entendimento do sistema de polinização em *Eleocharis*, esclarecendo o papel de cada vetor no sucesso reprodutivo e auxiliando na compreensão sobre a transição entre sistemas.

Palavras-chave: Ambofilia; anemofilia; atrativos florais; chuva; entomofilia; hidrofilia.

ABSTRACT

Ancestral angiosperms were pollinated by insects, but in some groups, such as Cyperaceae, adaptation to wind pollination occurred mainly due to unstable environmental conditions and oscillation in the diversity of pollinators. However, re-adaptation to entomophilia occurred in some representatives of this group, such as in *Rhynchospora*, *Cyperus* and *Eleocharis*, which have attractive floral attributes for pollinators, such as coloration of structures different from vegetative parts and odor emission. In some situations, ambophily can occur, which is an intermediate condition in which both vectors (wind and insects) can act together in the reproductive success of the plant. In addition, in other plant groups, such as Orchidaceae, water can also be an abiotic vector acting in direct or indirect pollination. Therefore, the objective of the work was to verify which pollination vectors are involved in the reproductive success of *Eleocharis mutata* and *E. geniculata* (Cyperaceae), helping to understand the transition between pollination systems in this group. To test the occurrence and effectiveness of the different vectors, floral biology was analyzed, experiments of selective exclusion of pollination vectors were carried out, the behavior of floral visitors was recorded and analyzed, and analyzes of floral reflectance and emission of volatile organic compounds (VOCs) were carried out. It was observed that both species have floral attributes related to anemophily, such as exposure of reproductive structures, high pollen-egg ratio and protogyny. In *E. mutata*, the wind contributed more to reproductive success, while in *E. geniculata*, flowers exposed to water in natural conditions had a higher rate of reproductive success. Insects were recorded visiting flowers of *E. mutata*, while *E. geniculata* did not present floral visitors during the observation period. The flowers of both species were shown to be visible and distinguishable from the background in the Hymenoptera and Diptera vision models. In *E. mutata* floral VOCs were recorded, while in *E. geniculata*, floral compounds other than those found in vegetative parts were not detected. Two new pollination systems are suggested in Cyperaceae, i) *E. mutata* the flowers in the female stage deceptively attract floral visitors and ii) in *E. geniculata*, water can be a possible pollen vector, increasing the reproductive success of the species. Our results contribute to the understanding of the pollination system in *Eleocharis*, clarifying the role of each vector in reproductive success and helping to understand the transition between systems.

Keywords: Ambophil; anemophily; entomophilia; floral attractions; hydrophily; rain.

SUMÁRIO

| | |
|--|----|
| 1 INTRODUÇÃO | 11 |
| 2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA | 13 |
| 2.1 SISTEMA DE POLINIZAÇÃO EM PLANTAS AQUÁTICAS..... | 13 |
| 2.2 TRANSIÇÃO ENTRE SISTEMAS DE POLINIZAÇÃO: ANEMOFILIA, ENTOMOFILIA E AMBOFILIA | 15 |
| 2.3 ATRATIVOS E SINALIZAÇÃO FLORAL PARA INSETOS, COM ÊNFASE EM HYMENOPTERA E DIPTERA..... | 19 |
| 3 REFERÊNCIAS | 22 |
| 4 ARTIGO 1 - POLINIZAÇÃO ABIÓTICA E BIÓTICA EM <i>ELEOCHARIS</i> (L.) ROEM. & SCHULT.: EVIDÊNCIAS DE NOVAS ESTRATÉGIAS DE POLINIZAÇÃO EM CYPERACEAE | 27 |
| 5 CONCLUSÕES | 60 |
| 6 ANEXO A – NORMAS PARA PUBLICAÇÃO NO PERIÓDICO PLANT BIOLOGY | 61 |

1 INTRODUÇÃO

O entendimento sobre a transição entre sistemas de polinização, como por exemplo, de anemofilia (polinização pelo vento) para entomofilia (polinização por insetos), é fundamental para a compreensão de quais atributos estão relacionados à evolução das Angiospermas. Geralmente atributos florais atrativos como coloração das estruturas reprodutivas diferente das partes vegetativas e emissão de odor estão relacionados à readaptação de representantes de grupos anemófilos para o sistema de polinização por insetos. Contudo, poucos se sabe sobre como estes atributos podem ser percebidos pelos visitantes florais e qual o papel dos diferentes vetores de pólen no sucesso reprodutivo destas plantas.

Nesta dissertação, utilizando como modelo duas espécies da família Cyperaceae, pertencentes ao gênero *Eleocharis* (L.) Roem. & Schult., buscamos analisar quais atributos florais destas espécies estão relacionados à anemofilia e à entomofilia. Além disso, verificamos qual vetor de pólen é mais eficiente no sucesso reprodutivo das espécies e analisamos o papel da água no sucesso reprodutivo de uma espécie aquática. Também descrevemos o papel da cor e do odor na atração de insetos, auxiliando no conhecimento dos sistemas e na compreensão sobre a transição entre sistemas de polinização nesse grupo.

Organizamos a dissertação em uma fundamentação teórica e um capítulo, constituído por um manuscrito a ser submetido para publicação. A fundamentação teórica está subdividida em três partes. Na primeira parte, abordamos aspectos acerca da polinização em plantas aquáticas, destacando a polinização pela água. Na segunda parte, foi apresentada a condição de transição entre sistemas de polinização, mais especificamente a anemofilia, entomofilia e ambofilia, relatando exemplos em Poales. A terceira parte inclui o papel da atratividade e sinais florais para insetos e como estes os interpretam.

No manuscrito intitulado “Polinização abiótica e biótica em *Eleocharis* (L.) Roem. & Schult.: evidências de novas estratégias de polinização em Cyperaceae”, nós exploramos quais atributos florais de duas espécies de *Eleocharis* (*E. mutata* (L.) Roem. & Schult e *E. geniculata* (L.) Roem. & Schult) estão relacionados à anemofilia, entomofilia ou ambofilia. Também indicamos a contribuição dos vetores de pólen (abióticos e bióticos) para o sucesso reprodutivo destas espécies, destacando uma possível contribuição da água para o sucesso reprodutivo de *E. geniculata*. Registramos quais são e como os visitantes interagem com as flores e quais atributos estão relacionados à atratividade floral para esses insetos. Evidenciamos um possível caso de polinização por engano em *E. mutata*, cujas flores em fase feminina e masculina são

visualmente semelhantes e o perfume floral emitido por elas pode estar associado a esse sistema. Este estudo servirá como base e irá auxiliar futuras pesquisas sobre a transição entre sistemas de polinização, especialmente entre anemofilia, entomofilia e ambofilia em diversas famílias de Angiospermas. Este manuscrito será submetido para publicação ao periódico *Plant Biology* (Fator de impacto: 2.167; Percentil Scopus: 82%; Qualis– A2).

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 SISTEMA DE POLINIZAÇÃO EM PLANTAS AQUÁTICAS

Macrófitas aquáticas possuem grande capacidade de adaptação, e por isso podem ocorrer em diversos ambientes, como fitotelmos, fontes termais, cachoeiras, lagos, lagoas, brejos, rios, riachos, corredeiras, ambientes salobros e salgados, incluindo a restinga, além de suportar grande períodos de secas (ESTEVES, 1998). Dentre esses ambientes, a vegetação da restinga ocorre adjacente ao oceano nas planícies costeiras arenosas quaternárias (AMARAL *et al.*, 2008; ALMEIDA JR. *et al.*, 2009), onde cerca de 30% das plantas nesse ambiente são anemófilas e dentre as plantas entomófilas, a maioria são visitadas por moscas, seguido por abelhas (GOTTSBERGER, CAMARGO e SILBERBAUER-GOTTSBERGER, 1988).

Angiospermas aquáticas evoluíram em momentos diferentes a partir de ancestrais terrestres de origens genéticas e ecológicas muito distintas. Além disso, se adaptaram à vida totalmente aquática em diferentes formas de vida, classificadas de acordo com o grau de adaptação ao meio aquático: emersas, com folhas flutuantes, submersas enraizadas, submersas livres e flutuantes (ESTEVES, 1998, DU e WANG, 2014). A forma de reprodução desse grupo pode ser através da reprodução assexual, na qual inclui formação de sementes sem fertilização e propagação vegetativa ou pode ser através da reprodução sexual, na qual inclui a polinização abiótica (hidrofilia e anemofilia) ou biótica, que geralmente se dá por insetos (PHILBRICK e LES, 1996, SOBRAL-LEITE *et al.*, 2011).

A hidrofilia corresponde ao sistema de polinização através da água, seja da chuva, água doce ou salgada e ocorre em cerca de 3% das famílias de angiospermas, incluindo duas famílias de eudicotiledôneas e nove de monocotiledôneas (WILLMER, 2011; RECH, BERGAMO e FIGUEIREDO, 2014). Esse sistema surgiu a partir de flores entomófilas ou anemófilas, uma condição que apareceu várias vezes independentemente (LES *et al.*, 1997; PHILBRIC, 1991; WILLMER, 2011; DU e WANG, 2014). Flores hidrófilas não são necessariamente aquáticas, porém são altamente adaptadas à polinização pela água (ENDRESS, 1994; ACKERMAN, 2000; RECH, BERGAMO e FIGUEIREDO, 2014). Tais adaptações incluem o tamanho pequeno e inconspícuo, o perianto reduzido e a ocorrência das funções femininas e masculinas separadas espacialmente ou temporalmente (ENDRESS, 1994; ACKERMAN, 2000; RECH, BERGAMO e FIGUEIREDO, 2014). As flores hidrófilas geralmente possuem apenas um único carpelo com um óvulo, estigmas expostos, bífidos e rígidos. Produzem grande quantidade de

grãos de pólen, frequentemente agrupados, com forma e tamanho variando de acordo com o mecanismo de polinização, podendo ser esférico, elipsóide, reniforme e filiforme com exina reduzida (ENDRESS, 1994; ACKERMAN, 2000; RECH, BERGAMO e FIGUEIREDO, 2014).

Características e formas de dispersão do pólen através da água revelam adaptações a diferentes mecanismos específicos de polinização, como: **1) epi-hidrofilia**, na qual o pólen é transportado na superfície da água em duas dimensões e pode ocorrer transferência de i) pólen seco, onde flores estaminadas flutuam ou são liberadas abaixo d'água e flutuam até a superfície, e as flores pistiladas flutuam presas por longos pedúnculos e em dado momento ambas estruturas se encostam; ou pode ocorrer a transferência de ii) pólen molhado, quando o pólen ou anteras são liberados diretamente na água a partir de flores emersas ou submersas (FAEGRI e PIJL, 1979; COX, 1988; ENDRESS, 1994; ACKERMAN, 2000; WILLMER, 2011; DU e WANG, 2014; RECH, BERGAMO e FIGUEIREDO, 2014; MUSUNURI *et al.*, 2017; TAYLOR, ALTRICHTER e AEILTS, 2018). Em flores onde a transferência de pólen é molhada, há adaptações que auxiliam na flutuação do pólen, como pólen hidrofóbico reniforme, filamentosos ou ornamentado, que podem formar agregados para aumentar o contato com o estigma. Além disso, geralmente as flores femininas possuem propriedades hidrofóbicas capazes de criar um menisco na superfície da água, auxiliando na captura de pólen (FAEGRI e PIJL, 1979; COX, 1988; ENDRESS, 1994; WILLMER, 2011; RECH, BERGAMO e FIGUEIREDO, 2014; TAYLOR, ALTRICHTER e AEILTS, 2018; TAYLOR *et al.*, 2020); **2) hipo-hidrofilia**, na qual o pólen é transportado abaixo da superfície da água em três dimensões, estando as flores submersas (FAEGRI e PIJL, 1979; DU e WANG, 2014; TAYLOR, ALTRICHTER e AEILTS, 2018; TAYLOR *et al.*, 2020). Os grãos de pólen são hidrofóbicos, filamentosos ou esféricos e podem formar agregados para aumentar o contato com o estigma, além da morfologia do estigma formar redemoinhos, aumentando a eficiência de captura do pólen (FAEGRI e PIJL, 1979; WILLMER, 2011; RECH, BERGAMO e FIGUEIREDO, 2014). As anteras também podem estar localizadas acima dos estigmas, fazendo com que ocorra um mecanismo denominado “chuva” de pólen (ACKERMAN, 2000). Cox (1988) constatou que tanto na epi quanto na hipo-hidrofilia existe a sincronização da floração com as correntes de água, demonstrando o quão específico é este sistema; **3) ombrofilia**, ou polinização pela chuva, na qual as gotas de chuva ao atingirem a antera transportam o pólen para o estigma da mesma ou de flores próximas e pode ser interpretado como uma segurança reprodutiva em períodos de chuva, quando os insetos são raros ou ausentes (FAEGRI e PIJL, 1979; RECH, BERGAMO e

FIGUEIREDO, 2014; DU e WANG, 2014). Em *Cattleya gracilis* (Pabst) Van den Berg, as flores expostas à chuva produziram significativamente mais frutos em relação às que estavam protegidas da chuva, além de fazer com que os grãos de pólen germinassem formando uma massa filiforme (FAN *et al.*, 2019). Suetsugu (2019) constatou que a autopolinização pela chuva contribuiu significativamente na formação de frutos de *Liparis kumokiri*, uma vez que esta espécie parece ser incapaz de realizar autopolinização autônoma. A hidroautogamia ainda pode ser considerado um sistema de transição entre anemofilia e hidrofília, no qual o pólen é transportado na superfície da água da antera de uma flor para o estigma da mesma flor através de bolhas de ar (LES *et al.*, 1997; DU e WANG, 2014). Por outro lado, a exposição das estruturas reprodutivas a água, principalmente a chuva, pode afetar as interações planta-polinizador. A chuva tem o potencial de comprometer a morfologia floral, degradar o pólen, diminuindo sua viabilidade, diluir o néctar, remover os compostos orgânicos voláteis florais e alterar o comportamento dos polinizadores (MAO e HUANG, 2009; LAWSON e RANDS, 2019; DOMINGOS-MELO *et al.*, 2020).

Dentre as adaptações que permitem as angiospermas sobreviverem nesse meio aquático, destacamos adaptações para flutuação, como redução de tecidos de sustentação (colênquima e esclerênquima) e desenvolvimento de tecido esponjoso (aerênquima), que permitem a manutenção das estruturas reprodutivas viáveis. (ESTEVES, 1998). No caso de virem a ser submersas, possuem flores com grãos de pólen e estigmas hidrófilos para que estes continuem viáveis após serem expostos à água (FAEGRI e PIJL, 1979; ACKERMAN, 2000).

2.2 TRANSIÇÃO ENTRE SISTEMAS DE POLINIZAÇÃO: ANEMOFILIA, ENTOMOFILIA E AMBOFILIA

Evidências fósseis propõem que as angiospermas surgiram próximo ao início do Cretáceo, enquanto dados moleculares apontam que esse início ocorreu muito antes, no Triássico (van der KOOI e OLLERTON, 2020). Considerando o surgimento das angiospermas no Cretáceo, sugere-se que estas eram inicialmente polinizadas por insetos (FAEGRI e PIJL, 1979; ENDRESS, 1994; van der KOOI e OLLERTON, 2020), porém ao considerar a origem das angiospermas no Triássico, este grupo de plantas pode ter sido inicialmente polinizado tanto por insetos como pelo vento, indicando uma origem complexa (van der KOOI e OLLERTON, 2020).

Entretanto, em alguns grupos de plantas onde a entomofilia era a condição plesiomórfica houve pressão seletiva sob atributos favoráveis para polinização pelo vento, indicando que a polinização pelo vento é uma condição secundária nas angiospermas (FAEGRI e PIJL, 1979; ENDRESS, 1994; CULLEY, WELLER e SAKAI, 2002; FRIEDMAN e BARRETT, 2009a; COSTA e MACHADO, 2012). Em geral, plantas anemófilas apresentam flores simples e pequenas organizadas em numerosas inflorescências, de cores claras ou esverdeadas, sem nectários e emissão de voláteis florais, estames com filete longo e pendente, anteras com grande quantidade de pólen seco, estigma exposto plumoso, bífido e pegajoso e número reduzido de óvulos (geralmente um) (ENDRESS, 1994; FRIEDMAN e BARRETT, 2008; FRIEDMAN e BARRETT, 2009a; COSTA e MACHADO, 2012; RECH, BERGAMO e FIGUEIREDO, 2014). Além disso, as diferentes arquiteturas das inflorescências manipulam o fluxo de ar, favorecendo a remoção e captura de pólen (FRIEDMAN e HARDER, 2004; FRIEDMAN e BARRETT, 2009a). Tais atributos florais foram selecionados devido ao ambiente ser instável, com alta velocidade do vento, altitude elevada, baixa umidade relativa do ar, baixa precipitação, flutuação, declínio ou perda total na abundância de polinizadores e habitat onde o transporte de pólen não era obstruído por quaisquer vegetações ou outra barreira física (ENDRESS, 1994; CULLEY, WELLER e SAKAI, 2002; FRIEDMAN e BARRETT, 2008; RECH, BERGAMO e FIGUEIREDO, 2014; RECH *et al.*, 2016). Além disso, podemos destacar que ancestrais entomófilos apresentavam flores autocompatíveis, unissexuadas, e se hermafroditas, separadas temporalmente e/ou espacialmente, além de inflorescências e flores com estruturas reprodutivas expostas (CULLEY, WELLER e SAKAI, 2002; FRIEDMAN e BARRETT, 2009b).

Este sistema de polinização anemófilo surgiu pelo menos 65 vezes e aproximadamente 10% das espécies de angiospermas dependem do vento como vetor de pólen (FRIEDMAN e BARRETT, 2008; FRIEDMAN e BARRETT, 2009a). Em Poales, representantes de famílias como Sparganiaceae (COOK, 1988), Restionaceae (CULLEY, WELLER e SAKAI, 2002), Ecdeicoleaceae (BRIGGS e TINKER, 2014), Centrolepidaceae (COOKE, 1998), Anarthriaceae (BRIGGS, MARCHANT e PERKINS, 2014), Cyperaceae, Juncaceae, Thurniaceae, Thyphaceae e Poaceae (WOLOWSKI e FREITAS, 2015) são consideradas anemófilas com ancestrais entomófilos (LINDER e RUDAL, 2005; WOLOWSKI e FREITAS, 2015).

A readaptação à entomofilia em espécies pertencentes a grupos essencialmente anemófilos pode ter ocorrido devido à 1) Proximidade espacial e/ou temporal entre o gineceu e androceu, 2) coloração atrativa de partes vegetativas e/ou reprodutivas e 3) eventualmente

emissão de voláteis florais (MAGALHÃES *et al.*, 2005; WRAGG e JOHNSON, 2011; COSTA e MACHADO, 2012; SCHULZE-ALBUQUERQUE *et al.*, 2020). Há diversos estudos em Cyperaceae que apontaram insetos visitando e polinizando espécies desta família, tais como os registros para *Rhynchospora ciliata* (Vahl) Kük. e *R. pubera* (Vahl) Boeckeler (LEPPIK, 1955; COSTA e MACHADO, 2012; COSTA, THOMAS e MACHADO, 2017; COSTA *et al.*, 2018), *Cyperus obtusiflorus* Vahl e *C. sphaerocephalus* Vahl (WRAGG e JOHNSON, 2011) e *Eleocharis elegans* (Kunth) Roem. & Schult (MAGALHÃES *et al.*, 2005). Saunders (2018) elaborou uma revisão bibliográfica que retrata registros de insetos visitando flores anemófilas e concluiu que 55% das espécies que pertenciam a ordem Poales (Cyperaceae e Poaceae) são visitadas por *Apis* spp. e moscas da família Syrphidae. Vossler, Tellería e Cunningham (2010) encontraram pólen de *Eleocharis* R.Br. spp. no corpo da abelha *Geotrigona argentina*, indicando que esta espécie pode estar utilizando o pólen de espécies de *Eleocharis* como recurso.

Para atração desses insetos polinizadores, estímulos visuais e olfatórios são essenciais (MAGALHÃES *et al.*, 2005; COSTA e MACHADO, 2012; COSTA, THOMAS e MACHADO, 2017). Alguns desses estímulos já foram associados com a atração de polinizadores em Cyperaceae, onde foi registrado que a coloração branca das brácteas involucrais (COSTA e MACHADO, 2012; COSTA, THOMAS e MACHADO, 2017), a coloração amarela ou branca das brácteas florais (WRAGG e JOHNSON, 2011; COSTA, THOMAS e MACHADO, 2017) e a coloração branca das anteras (MAGALHÃES *et al.*, 2005; COSTA e MACHADO, 2012) são atrativos florais para insetos polinizadores. Assim como estímulos olfativos já foram registrados por Wragg e Johnson (2011) em *Cyperus obtusiflorus* e *C. sphaerocephalus*, onde foi constatado que estas espécies emitem compostos orgânicos voláteis (COV's) florais semelhantes aos emitidos por flores entomófilas em geral (benzenoides, monoterpênicos). De maneira semelhante, Magalhães *et al.* (2005) registraram para *Eleocharis elegans* emissão de COV's florais (sesquiterpenos, alcanos e éster).

Insetos que são atraídos por flores de famílias tipicamente anemófilas geralmente consomem seu único recurso, o pólen, o qual é produzido em abundância (ENDRESS, 1994; RECH, BERGAMO e FIGUEIREDO, 2014; SCHULZE-ALBUQUERQUE *et al.*, 2020). O pólen de flores anemófilas também pode ser consumido em períodos onde há escassez de flores que geralmente são polinizadas por insetos, auxiliando na manutenção de recursos para polinizadores, disponibilizando um recurso alternativo, como visto para as flores do cânhamo (*Cannabis sativa* L.) (FLICKER, POVEDA e GRAB, 2019). Estes insetos, além de

consumirem e transferirem diretamente o pólen de uma flor para outra, também podem auxiliar indiretamente na transferência de pólen através do vento, uma vez que o movimento vibratório no momento da visita, juntamente com as características morfológicas da antera e do pólen de plantas anemófilas, são suficientes para liberação e dispersão do pólen no ar, aumentando as chances de colisão com o estigma de outras flores (GUILHERME e RESSEL, 2001; HUANG *et al.*, 2002; DÓREA *et al.*, 2018; SCHULZE-ALBUQUERQUE *et al.*, 2020).

Quando ambos vetores (vento e insetos) atuam juntos na polinização de representantes destes grupos, caracteriza-se a ambofilia (COSTA e MACHADO, 2012). Esta condição pode ser considerada intermediária, onde pode ocorrer tanto o processo de flores anemófilas se readaptando à entomofilia como o de entomófilas se adaptando à anemofilia. Em alguns casos, o sucesso reprodutivo combinado (vento e insetos) pode ser maior quando comparado a polinização por cada vetor independentemente (CULLEY, WELLER e SAKAI, 2002; COSTA e MACHADO, 2012; RECH, BERGAMO e FIGUEIREDO, 2014).

A ambofilia surgiu várias vezes em diversas famílias de plantas, como Arecaceae, Brassicaceae, Caryophyllaceae, Cyperaceae, Ericaceae, Euphorbiaceae, Liliaceae, Poaceae, Polemoniaceae, Ranunculaceae e Salicaceae, sugerindo que essa estratégia seja evolutivamente positiva (CULLEY, WELLER e SAKAI, 2002; WRAGG e JONHSON, 2011; COSTA e MACHADO, 2012; RECH, BERGAMO e FIGUEIREDO, 2014; RÍOS *et al.*, 2014; COSTA *et al.*, 2018; SCHULZE-ALBUQUERQUE *et al.*, 2020). Este sistema misto de polinização pode ser vantajoso para espécies de plantas que ocorrem em diferentes habitats, ou em ambientes que variam ao longo do tempo, onde um vetor pode compensar o outro em diferentes circunstâncias, bem como quando ocorre flutuação temporal da abundância de polinizadores (CULLEY, WELLER e SAKAI, 2002; COSTA *et al.*, 2018). Costa *et al.* (2018) compararam a contribuição do vento e insetos na formação de frutos para *Rhynchospora ciliata* (Vahl) Kük. (Cyperaceae) em diferentes condições climáticas, e registraram que em meses mais secos, o vento foi menos eficiente e neste período os insetos auxiliaram na formação de frutos. Schulze-Albuquerque *et al.* (2020) também descreveram um sistema ambófilo em quatro espécies de Poaceae, nas quais registraram diversos grupos de visitantes florais, bem como evidenciaram que pistas florais visuais e olfativas são perceptíveis por estes visitantes.

Espécies ambófilas geralmente são visitadas por várias ordens de insetos, como abelhas, formigas, vespas (Hymenoptera) moscas (Diptera), besouros (Coleoptera), podendo em alguns casos serem consideradas espécies ecologicamente generalistas (OLLERTON *et al.*, 2007; FRIEDMAN e BARRETT, 2009a; COSTA *et al.*, 2018; SCHULZE-ALBUQUERQUE *et al.*,

2020). Os sistemas generalistas são complexos e variáveis ao longo do tempo e espaço (WASER *et al.*, 1996; OLLERTON *et al.*, 2007), as flores geralmente são expostas, com recursos (geralmente pólen) de fácil acesso, em ambientes pioneiros ou em áreas onde determinados grupos de polinizadores são menos previsíveis (RECH, BERGAMO e FIGUEIREDO, 2014; SCHULZE-ALBUQUERQUE *et al.*, 2020).

2.3 ATRATIVOS E SINALIZAÇÃO FLORAL PARA INSETOS, COM ÊNFASE EM HYMENOPTERA E DIPTERA

As flores desenvolveram estímulos sensoriais visuais, como tamanho, formato e coloração de suas estruturas, bem como estímulos olfativos, os quais emitem compostos voláteis florais utilizados na atração de animais polinizadores (VARASSIN e AMARAL-NETO, 2014). Tais atrativos indicam a presença de recursos florais como pólen, néctar, óleo, resina, cera, goma ou perfume (AGOSTINI, LOPES e MACHADO, 2014). A atratividade floral, juntamente com a disponibilidade de recursos, estimula o aumento da frequência de visitas, a transferência de pólen entre indivíduos diferentes e assim a fecundação e o sucesso reprodutivo da planta (ANDERSSON *et al.*, 2002; WRIGHT e SCHIESTL, 2009; VARASSIN e AMARAL-NETO, 2014). O conjunto dessas características florais atrai diferentes grupos de polinizadores, compostos na sua maioria por insetos como Hymenoptera (abelhas, vespas e formigas), Diptera (moscas), Lepidoptera (esfingídeos, mariposas e borboletas), Coleoptera (besouros), entre outros (RECH, AVILA JR e SCHLINDWEIN, 2014).

Há mais de 16 mil espécies de abelhas no mundo, destas, 1678 ocorrem no Brasil (PINHEIRO *et al.*, 2014). Estas compõem o principal grupo de insetos polinizadores de flores em geral, possuindo modo de vida solitário ou social, onde a maioria das espécies alimentam-se ou utilizam de alguma forma recursos florais como pólen, néctar, óleo, resina ou perfume, estabelecendo uma relação estreita com as angiospermas (ENDRESS, 1994; PINHEIRO *et al.*, 2014). Flores adaptadas a polinização por abelhas são denominadas melitólicas e estas possuem uma grande diversidade morfológica. Geralmente são caracterizadas por possuírem coloração amarela, azul, púrpura e ultravioleta (UV), sendo comum guias de recursos florais e plataforma de pouso. Além disso, possuem emissão de odor com perfume adocicado ou cítrico e antese diurna (ENDRESS, 1994; PINHEIRO *et al.*, 2014; VARASSIN e AMARAL-NETO, 2014).

Os dípteros compõem o segundo grupo de insetos polinizadores mais relevantes, com destaque às famílias Syrphidae, Bombyliidae e Muscoidae, as quais atuam como polinizadores

desde o surgimento das primeiras plantas com flores (NADIA e MACHADO, 2014). Atualmente são considerados os principais polinizadores das angiospermas basais, envolvendo o grupo ANITA e as magnólídeas, bem como Orchidaceae, Asclepiadoideae-Apocynaceae e algumas tribos de Asclepiadoideae (NADIA e MACHADO, 2014). Flores polinizadas por moscas apresentam diversas formas, cores, odores e recursos e são reconhecidas em dois sistemas distintos, onde um não é especializado e outro é especializado (FAEGRI e PIJL, 1979; NADIA e MACHADO, 2014). O sistema especializado pode ser dividido em dois grupos: sapromiiofilia e polinização por moscas de probóscide longa (NADIA e MACHADO, 2014). A sapromiiofilia está relacionada à polinização por engodo onde dípteros são atraídos enganosamente por matéria orgânica em decomposição a fim de depositar seus ovos e/ou se reproduzirem (DOBSON, 2006; NADIA e MACHADO, 2014; PINHEIRO, 2014). As moscas possuem aparelho bucal do tipo sugador, podendo ser perfurante ou lambedor, este último permite que esses insetos se alimentem de pequenas partículas sólidas, como grãos de pólen ou néctar (WILLMER, 2011; NADIA e MACHADO, 2014). Ao se alimentarem de recursos florais, as moscas permanecem por um longo tempo em flores da mesma inflorescência e apesar de carregarem uma quantidade moderada de pólen no corpo, se movem entre flores a uma distância média menor do que 1 metro, com exceção da família Syrphidae, que possuem especialidades para voar distâncias mais longas (WILLMER, 2011; NADIA e MACHADO, 2014).

Os insetos possuem órgãos visuais e olfativos especializados para perceber as flores. Nas abelhas, os olhos compostos possuem fotorreceptores com picos de excitação em três faixas diferentes do espectro visual: ultravioleta, azul e verde, com capacidade visual entre 300 nm e 700 nm (ENDRESS, 1994; CHITTKA e THOMSON, 2001). Diferente das abelhas, os olhos compostos de moscas possuem quatro fotorreceptores com picos de excitação em diferentes faixas do espectro visual: ultravioleta, azul, roxo e verde, com capacidade visual entre 300 nm e 700 nm (LUNAU, 2014; HANNAH *et al.*, 2019). Para que as flores sejam melhor percebidas por moscas e abelhas é necessário que estejam a uma curta distância, dependendo do tamanho da flor e contraste com o plano de fundo (ENDRESS, 1994; CHITTKA e THOMSON, 2001; LUNAU, 2014; HANNAH *et al.*, 2019). Para perceber o odor, as abelhas possuem antenas com grande quantidade de receptores (pelo menos 130), o que possibilita a detecção e distinção de diferentes compostos voláteis a uma distância maior quando comparado a percepção visual (CHITTKA e THOMSON, 2001; WRIGHT e SCHIESTL, 2009), sendo capazes de distinguir os cheiros com base no comprimento da cadeia de carbono e no tipo, posição e número de

grupos funcionais (REINHARD e SRINIVASAN, 2009). As antenas das moscas também possuem quimiosensores de longo alcance, abundantes e receptivos a diversos odores florais (WILLMER, 2011).

Visto que insetos possuem capacidade de perceber as flores, estes reagem de forma inata ou aprendida a tais estímulos, sendo o comportamento inato uma resposta a um sinal determinado geneticamente sem que haja experiência prévia. Já o comportamento aprendido é uma resposta a um sinal a partir de experiências adquiridas ao longo da vida dos indivíduos (BRITO, TELLES e LUNAU, 2014). O comportamento de preferência inata observado em abelhas contribui inicialmente para o reconhecimento visual das flores, porém a capacidade desses insetos de aprender a avaliar recompensas florais e associar aos atributos florais específicos pode reduzir o tempo de busca por alimento, aumentando a frequência e constância de visitas, assim como o sucesso reprodutivo dessas flores (CHITTKA e THOMSON, 2001; WRIGHT e SCHIESTL, 2009; VARASSIN e AMARAL-NETO, 2014). As abelhas aprendem a associar o perfume floral a recompensas mais rápido em relação às pistas visuais (CHITTKA e THOMSON, 2001). Da mesma forma que as abelhas, vários táxons de moscas possuem capacidade de aprendizagem associada à estímulos visuais e olfativos (TROJE, 1993; WEISS, 2001; WILLMER, 2011; LUNAU, 2014). Existem relações de preferência das abelhas por cores e odores específicos, onde estas preferem flores brancas, violeta, azul, amarelo e rosa, com odor adocicado ou cítrico (VARASSIN e AMARAL-NETO, 2014). Embora a maioria das moscas possuem preferência inata a cor amarela, alguns grupos preferem rosa, azul ou violeta (WEISS, 2001), além de serem atraídas por odores adocicados ou cítricos, no caso de moscas nectaríferas e matéria em decomposição, no caso de moscas necrófilas (VARASSIN e AMARAL-NETO, 2014).

3 REFERÊNCIAS

- ACKERMAN, J. D. Abiotic pollen and pollination: ecological, functional, and evolutionary perspectives. In: **Pollen and Pollination**. Springer, Vienna, p. 167-185. 2000.
- ALMEIDA JR, E. B.; OLIVO, M. A.; ARAUJO, E. L.; ZICKEL, C. S. Caracterização da vegetação de restinga da RPPN de Maracaípe, PE, Brasil, com base na fisionomia, flora, nutrientes do solo e lençol freático. **Acta Botanica Brasilica**, v. 23, n. 1, p. 36-48, 2009.
- ALVES, M.; ARAÚJO, A. C.; PRATA, A. P.; VITTA, F.; HEFLER, S.; TREVISAN, R.; GIOL, A. S. B.; MARTINS, S.; THOMAS, W. W. Diversity of Cyperaceae in Brazil. **Rodriguésia**, v. 60, n. 4, p. 771-782, 2009.
- AMARAL, D. D.; PROST, M. T.; BASTOS, M. N. C.; NETO, S. V. C.; dos SANTOS, J. U. M. Restingas do litoral amazônico, estados do Pará e Amapá, Brasil. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi Ciências Naturais**, v. 3, n. 1, p. 35-67, 2008.
- ANDERSSON, S.; NILSSON, L. A. A.; GROTH, I.; BERGSTRÖM, G. Floral scents in butterfly-pollinated plants: Possible convergence in chemical composition. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 140, n. 2, p. 129-153, 2002.
- BRIGGS, B. G.; TINKER, A. Synchronous monoecy in Ecteiocoleaceae (Poales), in Western Australia. **Australian journal of botany**, v. 62, n. 5, p. 391-402, 2014.
- BRIGGS, B. G.; MARCHANT, A. D.; PERKINS, A. J. Phylogeny of the restiid clade (Poales) and implications for the classification of Anarthriaceae, Centrolepidaceae and Australian Restionaceae. **Taxon**, v. 63, n. 1, p. 24-46, 2014.
- BRITO, V.; TELLES, F.; LUNAU, K. Ecologia cognitiva da polinização. **Biologia da Polinização**. Rio de Janeiro: Editora Projeto Cultural, p. 417-438, 2014.
- CHITTKA, L.; THOMSON, J. D. (Ed.). **Cognitive ecology of pollination: animal behaviour and floral evolution**. **Cognitive Ecology of Pollination: Animal Behavior and Floral Evolution**. 1ªeds. Cambridge: Cambridge University Press, 2001.
- COOK, C. D. K. Wind pollination in aquatic angiosperms. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, p. 768-777, 1988.
- COOKE, D. A. Centrolepidaceae. In: **Flowering Plants· Monocotyledons**. Springer, Berlin, Heidelberg, p. 106-109, 1998.
- COSTA, A. C. G.; ALBUQUERQUE, I. S.; THOMAS, W. W.; MACHADO, I. C. Influence of environmental variation on the pollination of the ambophilous sedge *Rhynchospora ciliata* (Cyperaceae). **Plant Ecology**, v.219, n.3, p.241-250, 2018.
- COSTA, A. C. G.; MACHADO, I. C. Flowering dynamics and pollination system of the sedge *Rhynchospora ciliata* (Vahl) KükenthKük. (Cyperaceae): Does ambophily enhance its reproductive success?. **Plant Biology**, v. 14, n. 6, p. 881-887, 2012.

COSTA, A. C. G.; THOMAS, W. W.; MACHADO, I. C. Comparative floral biology of *Rhynchospora ciliata* (Vahl) Kuntze and *R. pubera* (Vahl) Boeckler (Cyperaceae): The role of white involucre bracts in attracting pollinating insects. **Plant Species Biology**, v. 32, n. 4, p. 403-411, 2017.

COX, P. A. Hydrophilous pollination. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 19, n. 1, p. 261-279, 1988.

CULLEY, T. M.; WELLER, S. G.; SAKAI, A. K. The evolution of wind pollination in angiosperms. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 17, n. 8, p. 361-369, 2002.

DEMEDA, C. L. B.; SEGER, G. D. S.; STEINER, N.; TREVISAN, R.. Reproductive phenology and germination of *Eleocharis laevigulumis* R. Trevis. & Boldrini (Cyperaceae). **Acta Botanica Brasilica**, v. 32, n. 3, p. 487-492, 2018.

DOBSON, H. E. M. Relationship between floral fragrance composition and type of pollinator. **Biology of floral scent**, p. 147-198, 2006.

DOMINGOS-MELO, A.; BEZERRA, S. M. S.; NADIA, T. L.; MACHADO, I. C. The dark side of the rain: self-pollination setbacks due to water exposure in *Pavonia varians* Moric (Malvaceae), a species with rain-dependent flowering. **Acta Botanica Brasilica**, v. 34, n. 2, p. 437-441, 2020.

DÓREA, M. C.; SANTOS, D. W. J.; OLIVEIRA, R. P.; FUNCH, L. S.; SANTOS, F. A. R. Reproductive traits related to anemophily and insect visitors in two species of Poaceae from the Brazilian Atlantic rainforest. **Brazilian Journal of Botany**, v. 41, n. 2, p. 425-434, 2018.

DU, Z.; WANG, Q. Correlations of life form, pollination mode and sexual system in aquatic angiosperms. **PloS one**, v. 9, n. 12, 2014.

ENDRESS, P. K. **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**. 1^a ed. Cambridge: Cambridge University Press, 1994.

ESTEVES, F. A. Fundamentos de limnologia. **Interciência**, 1998.

FAEGRI, K.; PIJL, L. **The principles of pollination ecology**. 3^a ed. Oxford: Pergamon Press, 1979.

FAN, Y.; BARRET, S. C. H.; YANG, J.; ZHAO, J.; XIA, Y.; LI, Q. Water mediates fertilization in a terrestrial flowering plant. **New Phytologist**, v. 224, n. 3, p. 1133-1141, 2019.

FLICKER, N. R.; POVEDA, K.; GRAB, H. The Bee Community of *Cannabis sativa* and Corresponding Effects of Landscape Composition. **Environmental Entomology**, v. 49, n. 1, p. 197-202, 2019.

- FRIEDMAN, J.; BARRETT, S. C. H. Wind of change: new insights on the ecology and evolution of pollination and mating in wind-pollinated plants. **Annals of botany**, v. 103, n. 9, p. 1515-1527, 2009a.
- FRIEDMAN, J.; BARRETT, S. C. H. The consequences of monoecy and protogyny for mating in wind-pollinated *Carex*. **New Phytologist**, v. 181, n. 2, p. 489-497, 2009b.
- FRIEDMAN, J.; HARDER, L. D. Inflorescence architecture and wind pollination in six grass species. **Functional ecology**, p. 851-860, 2004.
- GOTTSBERGER, G.; CAMARGO, J. M. F.; SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. A bee pollinated tropical community: The beach dune vegetation of Ilha de São Luís, Maranhão, Brazil. **Bot. Jahrb. Syst.**, v. 109, n. 4, p. 469-500, 1988.
- GUILHERME, F. A. G.; RESSEL, K. Biologia floral e sistema de reprodução de *Merostachys riedeliana* (Poaceae: Bambusoideae). **Brazilian Journal of Botany**, p. 205-211, 2001.
- HANNAH, L.; DYER, A. G.; GARCIA, J. E.; DORIN, A.; BURD, M. Psychophysics of the hoverfly: categorical or continuous color discrimination?. **Current Zoology**, v. 65, n. 4, p. 483-492, 2019.
- HUANG, S.; YANG, C.; LU, B.; TAKAHASHI, Y. Honeybee-assisted wind pollination in bamboo *Phyllostachys nidularia* (Bambusoideae: Poaceae)?. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 138, n. 1, p. 1-7, 2002.
- LAWSON, David A.; RANDS, Sean A. The effects of rainfall on plant–pollinator interactions. **Arthropod-Plant Interactions**, v. 13, n. 4, p. 561-569, 2019.
- LEPPIK, E. E. *Dichromena ciliata*, a noteworthy entomophilous plant among Cyperaceae. **American Journal of Botany**, v. 42, n. 5, p. 455-458, 1955.
- LES, D. H.; CLELAND, M. A.; WAYCOTT, M. Phylogenetic studies in Alismatidae, II: evolution of marine angiosperms (seagrasses) and hydrophily. **Systematic Botany**, p. 443-463, 1997.
- LINDER, H. P.; RUDALL, P. J. Evolutionary history of Poales. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 36, p. 107-124, 2005.
- LUNAU, K. Visual ecology of flies with particular reference to colour vision and colour preferences. **Journal of Comparative Physiology A**, v. 200, n. 6, p. 497-512, 2014.
- MAGALHÃES, A. F.; RUIZ, A. L. T. G.; FLACH, A.; FARIA, A. D.; MAGALHÃES, E. G.; AMARAL, M. C. E. Floral scent of *Eleocharis elegans* (Kunth) Roem. & Schult. (Cyperaceae). **Biochemical Systematics and Ecology**, v. 33, n. 7, p. 675-679, 2005.
- MAO, Y.; HUANG, S. Pollen resistance to water in 80 angiosperm species: flower structures protect rain-susceptible pollen. **New Phytologist**, v. 183, n. 3, p. 892-899, 2009.

- MATIAS, L. Q.; AMADO, E. R.; NUNES, E. P.. Macrófitas aquáticas da lagoa de Jijoca de Jericoacoara, Ceará, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 17, n. 4, p. 623-631, 2003.
- MUSUNURI, N.; BUNKER, D. E.; PELL, S.; FISCHER, I.; SINGH, P. Fluid dynamics of hydrophilous pollination in *Ruppia* (widgeon grass). **Procedia IUTAM**, v. 20, p. 152-158, 2017.
- NADIA, T. L.; MACHADO, I. C. Polinização por dípteros. **Biologia da Polinização. Rio de Janeiro: Editora Projeto Cultural**, p. 277-290, 2014.
- OLLERTON, J.; KILLICK, A.; LAMBORN, E.; WATTS, S.; WHISTON, M. Multiple meanings and modes: on the many ways to be a generalist flower. **Taxon**, v. 56, n. 3, p. 717-728, 2007.
- PHILBRICK, C. T.; LES, D. H. Evolution of aquatic angiosperm reproductive systems. **Bioscience**, v. 46, n. 11, p. 813-826, 1996.
- PHILBRICK, C. T. Hydrophily: Phylogenetic and evolutionary considerations. **Rhodora**, p. 36-50, 1991.
- PINHEIRO, F. Polinização por engodo. **Biologia da Polinização. Rio de Janeiro: Editora Projeto Cultural**, p. 327-341, 2014.
- PINHEIRO, M.; GAGLIANONE, M. C.; NUNES, C. E. P.; RECH, A. R.; AVILA JR, R. A.; SCHLINDWEIN, C. Síndromes de polinização: especialização e generalização. **Biologia da Polinização. Rio de Janeiro: Editora Projeto Cultural**, p. 172-180, 2014.
- RECH, A. R.; BERGAMO, P. J.; FIGUEIREDO, R. A. Polinização abiótica. **Biologia da Polinização. Rio de Janeiro: Editora Projeto Cultural**, p. 103-204, 2014.
- REINHARD, J.; SRINIVASAN, M. V. The role of scents in honey bee foraging and recruitment. P. 165-182. Em: JARAU, S. & HRNCIR, M. (eds) Food exploitation by social insects: ecological, behavioral, and theoretical approaches. **CRC Press**, v.1. 2009.
- RÍOS, L. D.; FUCHS, E. J.; HODEL, D. R.; CASCANTE-MARÍN, A. Neither insects nor wind: Ambophily in dioecious *Chamaedorea palms* (Arecaceae). **Plant Biology**, v. 16, n. 4, p. 702-710, 2014.
- SAUNDERS, M. E. Insect pollinators collect pollen from wind-pollinated plants: Implications for pollination ecology and sustainable agriculture. **Insect Conservation and Diversity**, v. 11, n. 1, p. 13-31, 2018.
- SCHULZE-ALBUQUERQUE, I.; GALINDO, A. C.; MILET-PINHEIRO, P.; NAVARRO, D., M. A. F.; THOMAS, W. W.; MACHADO, I. C. Visual and olfactory floral cues related to ambophilous pollination systems in Poaceae. **Botanical Journal of the Linnean Society**. v. 192, n. 1, p. 242–257, 2020.
- SOBRAL-LEITE, M.; FILHO, J. A. S.; ERBAC, C.; MACHADO, I. C. Anthecology and reproductive system of *Mourera fluviatilis* (Podostemaceae): Pollination by bees and

- xenogamy in a predominantly anemophilous and autogamous family?. **Aquatic Botany**, v. 95, n. 2, p. 77-87, 2011.
- SIGRIST, M. R.; SANTOS, I. A. Polinização por abelhas. **Biologia da Polinização. Rio de Janeiro: Editora Projeto Cultural**, p. 205-234, 2014.
- SUETSUGU, K. Rain-triggered self-pollination in *Liparis kumokiri*, an orchid that blooms during the rainy season. **Ecology**, v. 100, n. 7, p. e02683, 2019.
- TAYLOR, M. L. *et al.* Reproductive ecology and postpollination development in the hydrophilous monocot *Ruppia maritima*. *American journal of botany*, v. 107, n. 4, p. 689-699, 2020.
- TAYLOR, M. L.; ALTRICHTER, K. M.; AEILTS, L. B. Pollen ontogeny in *Ruppia* (Alismatidae). **International Journal of Plant Sciences**, v. 179, n. 3, p. 217-230, 2018.
- TROJE, N. Spectral categories in the learning behaviour of blowflies. **Zeitschrift für Naturforschung C**, v. 48, n. 1-2, p. 96-104, 1993.
- VARASSIN, I. G.; AMARAL-NETO, L. P. Atrativos. **Biologia da Polinização. Rio de Janeiro: Editora Projeto Cultural**, p. 151-170, 2014.
- VOSSLER, F. G.; TELLERÍA, M. Cr.; CUNNINGHAM, M. Floral resources foraged by *Geotrigona argentina* (Apidae, Meliponini) in the Argentine Dry Chaco forest. **Grana**, v. 49, n. 2, p. 142-153, 2010.
- WEISS, M. R. Vision and learning in some neglected pollinators: beetles, flies, moths, and butterflies. p. 171-190. Em: Chittka, L. & Thomson, J.D. (eds.). *Cognitive ecology of pollination*. **Cambridge, Cambridge University Press**, 344pp. 2001.
- WILLMER, P. *Pollination and floral ecology*. **Princeton University Press**. 2011.
- WRAGG, P. D.; JOHNSON, S. D. Transition from wind pollination to insect pollination in sedges: experimental evidence and functional traits. **New Phytologist**, v. 191, n. 4, p. 1128-1140, 2011.
- WOLOWSKI, M.; FREITAS, L. An overview on pollination of the Neotropical Poales. **Rodriguésia**, v. 66, n. 2, p. 329-336, 2015.
- WRIGHT, G. A.; SCHIESTL, F. P. The evolution of floral scent: The influence of olfactory learning by insect pollinators on the honest signalling of floral rewards. **Functional Ecology**, v. 23, n. 5, p. 841-851, 2009.

4 ARTIGO 1 - POLINIZAÇÃO ABIÓTICA E BIÓTICA EM *ELEOCHARIS* (L.) ROEM. & SCHULT.: EVIDÊNCIAS DE NOVAS ESTRATÉGIAS DE POLINIZAÇÃO EM CYPERACEAE

ISADORA SCHULZE-ALBUQUERQUE¹, ANA CAROLINA GALINDO DA COSTA¹, PAULO MILET-PINHEIRO^{1,2}, DANIELA MARIA DO AMARAL FERRAZ NAVARRO³, WILLIAM WAYT THOMAS⁴ and ISABEL CRISTINA MACHADO^{1,*}

¹ Departamento de Botânica, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Pernambuco, Brazil

² Universidade de Pernambuco, Campus Petrolina, Pernambuco, Brazil

³ Departamento de Química Fundamental, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Pernambuco, Brazil

⁴ The New York Botanical Garden, Bronx, NY, USA

* Corresponding author. E-mail: imachado@ufpe.br

Manuscrito a ser enviado ao periódico Plant Biology

RESUMO

- Anemofilia é uma condição plesiomórfica em Cyperaceae. Porém, estudos registraram visitantes florais em representantes, incluindo *Eleocharis* R.Br., sendo a coloração de estruturas e odor os principais atributos envolvidos na atratividade. Quando vento e insetos atuam na polinização o sistema é considerado ambófilo. Em representantes de outras famílias, a água pode também contribuir indiretamente para a polinização.
- Neste trabalho verificamos quais vetores estão envolvidos na polinização de *Eleocharis mutata* e *E. geniculata* (L.) Roem. & Schult (Cyperaceae). Para isso, foram realizadas observações relacionadas à biologia floral, experimentos de exclusão de vetores de polinização, registro de visitantes florais, análises de reflectância e odor floral.
- Foi observado que ambas espécies possuem atributos florais anemófilos, como exposição das estruturas reprodutivas, alta razão pólen-óvulo e protoginia. Em *E. mutata*, o vento contribuiu mais para o sucesso reprodutivo, enquanto que para *E. geniculata*, flores expostas a água em condições naturais obtiveram maior sucesso reprodutivo. Foram registrados oito insetos visitando flores de *E. mutata*, uma mosca da família Fannidae foi o mais relevante. As flores de ambas espécies demonstraram ser visíveis e distinguíveis do plano de fundo nos modelos de visão de Hymenoptera e Diptera. O odor de *E. mutata* foi semelhante ao de material vegetal em decomposição, flores atrativas e feromônios de moscas, podendo indicar um caso de atração por engano.
- No geral, pode-se sugerir a ocorrência de duas diferentes estratégias de reprodução inéditas em Cyperaceae, a polinização por engano em *E. mutata* e pela água em *E. geniculata*.

Palavras-chave: Ambofilia, anemofilia, atrativos florais, chuva, entomofilia, engano, hidrofilia.

INTRODUÇÃO

A polinização pelo vento (anemofilia) é considerada uma condição secundária em angiospermas, tendo esse sistema evoluído devido às condições ambientais instáveis como alta velocidade do vento, altitude elevada, baixa precipitação e habitat aberto, onde o transporte de pólen não era obstruído por qualquer barreira física, gerando pressão seletiva sobre essas populações (Leppik 1955; Endress 1994; Costa & Machado 2012). Em geral, flores anemófilas são pequenas, organizadas em numerosas inflorescências, de cores claras ou esverdeadas, sem nectários e emissão de voláteis florais, com estruturas reprodutivas expostas, abundância de pólen seco e estigma plumoso e pegajoso, com número reduzido de óvulos (geralmente um) (Endress 1994; Friedman & Barrett 2008; Friedman & Barrett 2009b; Costa & Machado 2012; Rech *et al.* 2014). Esse sistema de polinização é considerado especializado, no qual a arquitetura da inflorescência e das flores manipulam o fluxo de ar, favorecendo a remoção e captura de pólen (Friedman & Harder 2004; Friedman & Barrett 2009b).

No entanto, em alguns grupos anemófilos, como em Cyperaceae, determinadas espécies podem apresentar atributos atrativos para insetos, como coloração de estruturas florais que são distinguíveis do plano de fundo, bem como emissão de compostos orgânicos voláteis florais, indicando readaptação à entomofilia (Leppik 1955; Wragg & Johnson 2011; Costa & Machado 2012; Costa *et al.* 2017; Schulze-Albuquerque *et al.* 2020). Para perceber tais atributos, os insetos possuem órgãos visuais e olfativos especializados. No geral, estes possuem capacidade visual entre 300 nm e 700 nm, tendo diferentes picos de excitação dos fotorreceptores a depender do grupo de inseto (Endress 1994; Chittka & Thomson 2001). Em abelhas, por exemplo, o pico de excitação ocorre em três faixas diferentes do espectro visual: ultravioleta (UV), azul e verde, enquanto em moscas, os picos de excitação ocorrem no UV, azul, roxo e verde (Lunau 2014; Hannah *et al.* 2019). Estes animais possuem grande quantidade de receptores de odor, o que possibilita a detecção e distinção de diferentes compostos orgânicos voláteis de longo alcance (Chittka & Thomson 2001; Wright & Schiestl 2009; Willmer 2011). Um dos grupos de insetos com maior relevância como polinizadores é Diptera e flores polinizadas por esse grupo possuem uma ampla diversidade de atributos florais e formas de atrair visitantes (FAEGRI e PIJL, 1979; NADIA e MACHADO, 2014). Dentre as formas de atração, destaca-se a forma enganosa, onde flores simulam cor e odor semelhante à matéria orgânica em decomposição a fim de depositar seus ovos e/ou se reproduzirem (DOBSON, 2006; NADIA e MACHADO, 2014; PINHEIRO, 2014).

O vento e os insetos podem atuar juntos na polinização, caracterizando a ambofilia (Costa & Machado 2012). Esta condição pode ser considerada intermediária, onde pode ocorrer tanto o processo de flores anemófilas se readaptando à entomofilia como o de entomófilas se adaptando à anemofilia. Em alguns casos, o sucesso reprodutivo combinado (vento e insetos) pode ser maior quando comparado a polinização por cada vetor independentemente (Culley *et al.* 2002; Costa & Machado 2012; Rech *et al.* 2014).

Eleocharis R.Br. é um gênero composto por plantas aquáticas e anfíbias dessa família com maior riqueza no Brasil, havendo 82 espécies registradas no país (Maciel-Silva *et al.* 2018). Dentre essas espécies, se destaca *E. elegans* (Kunth) Roem. & Schult., que possui registro de emissão de voláteis florais como sesquiterpenos, alcanos de cadeia longa, aldeídos de cadeia longa e éster de ácido graxos que são semelhantes aos encontrados em flores entomófilas de outras famílias de angiospermas. Além disso, foram observadas visitas de moscas Syrphidae (Magalhães *et al.* 2005). Embora Magalhães *et al.* (2005) não tenham comprovado a participação das moscas na polinização de *E. elegans*, há registro de insetos polinizadores (abelhas, vespas, moscas) em espécies de outros gêneros de Cyperaceae, como em *Rhynchospora* (Leppik 1955; Costa & Machado 2012; Costa *et al.* 2017; Costa *et al.* 2018). Além disso, em Angiospermas aquáticas, além do vento e de insetos, a água é apontada como um possível vetor de pólen (Philbrick & Les 1996), uma estratégia de polinização ainda não registrada para representantes da família.

Neste estudo selecionamos duas espécies pertencentes ao gênero *Eleocharis*, *E. mutata* (L.) Roem. & Schult e *E. geniculata* (L.) Roem. & Schult. Ambas as espécies apresentam flores caracteristicamente anemófilas, inflorescência com coloração creme/esbranquiçada e odor perceptível ao olfato humano (observação pessoal), sendo possível a ocorrência de sistema misto de polinização nestas espécies. Além disso, *E. geniculata* ocorre em área de entremaré e permanece com as flores expostas à água, sendo submersas durante a maré alta, o que poderia influenciar seu processo de polinização. Sendo assim, o presente estudo tem como objetivo verificar quais vetores de polinização estão envolvidos no sucesso reprodutivo de *Eleocharis mutata* e *E. geniculata*, ampliando o conhecimento acerca dos sistemas de polinização em Cyperaceae e compreendendo melhor a transição entre sistemas de polinização nesse grupo.

MATERIAL E MÉTODOS

Local de estudo e espécies estudadas

O estudo foi realizado no entorno e na Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) Nossa Senhora do Outeiro de Maracaípe (Ibama 2000). Esta área é localizada no município de Ipojuca, litoral sul do estado de Pernambuco, no Brasil, e ocupa uma área de 76,2 ha sobre planície litorânea. Dessa área, 60,96 ha correspondem a vegetação de restinga e margeando essa vegetação, existe 15,24 ha correspondente a vegetação de manguezal. O solo desta RPPN é constituído por Neossolos Quartzarênicos com alguns trechos inundados durante o período de chuva. Segundo a classificação de Köppen (1948), o clima é do tipo As' tropical chuvoso com precipitação de menos de 60 mm no mês mais seco e anual de 2000 mm. A estação seca ocorre entre outubro e março, sendo outubro, novembro e dezembro os meses mais secos. A vegetação de restinga apresenta fisionomia dos tipos floresta e campo (inundável e não inundável), a fisionomia "floresta" é composta predominantemente por árvores e as fisionomias campo inundável e não inundável são compostas predominantemente por herbáceas. Apesar de ser uma RPPN, existe trânsito da população local na área, porém a vegetação apresenta poucos indícios de pressão antrópica (Almeida jr *et al.* 2009).

Eleocharis (Cyperaceae) possui cerca de 250 espécies distribuídas em regiões tropicais e subtropicais da América. No Brasil é o terceiro maior gênero de Cyperaceae, composto por 82 espécies. Representantes de *Eleocharis* são plantas aquáticas ou anfíbias que crescem em solos úmidos ou inundados como brejos, cachoeiras, lagoas, lagos, margens de rios e em restinga (Gil & Bove 2004; Maciel-Silva *et al.* 2018). As populações das espécies estudadas estavam localizadas em diferentes áreas alagadas da RPPN: *Eleocharis mutata* se localizava nas coordenadas S08°30'27.9"W035°01'11.3", enquanto a população de *E. geniculata* se localizava nas coordenadas S08°31'18.2"W035°01'01.1" e S08°31'31.6"W035°01'01.1". Os espécimes foram depositados no herbário UFP – Geraldo Mariz, na Universidade Federal de Pernambuco, PE, Brasil: UFP 87694 (*E. mutata*) e UFP 87693 (*E. geniculata*).

Eleocharis mutata popularmente conhecida por junco, junco-três-quinas e taboinha é uma erva perene cespitosa e estolonífera. Gil & Bove (2007) caracterizaram *E. mutata* por possuir colmos triangulares de faces côncavas com espigas multiflorais e gluma inferior estéril. As flores são compostas por três estames e estigma trifido e a floração e frutificação ocorrem durante todo o ano. Esta espécie forma grandes colônias monotípicas em solos argilosos alagados, adjacentes a rios, brejos próximos a lagoas e canais (Gil & Bove 2004; Rosen & Jones 2004; Gil & Bove 2007; Maciel-Silva *et al.* 2018). Esta espécie apresenta ampla distribuição,

ocorrendo na América, África e Oceania (Gil & Bove 2004; Gil & Bove 2007; Maciel-Silva *et al.* 2018).

Eleocharis geniculata, popularmente conhecida por junco, tiririca e junco-popoca é uma erva ereta, cespitosa e rizomatosa. Gil & Bove (2007) caracterizaram *E. geniculata* por possuir colmos cilíndricos e achatados com espigas multiflorais ovóide a globosas com glumas inferiores estéreis. As flores apresentam três estames e estigma bifido, tendo o período de floração e frutificação durante o ano inteiro. Esta espécie habita áreas alagadas, brejo entre dunas, canais temporários beirando estradas, lagoas, lagunas e ambientes hipersalinos (Gil & Bove 2004; Gil & Bove 2007). Possui ampla distribuição, ocorrendo na América, África, Ásia e Oceania (Gil & Bove 2004; Gil & Bove 2007).

Biologia floral

Morfometria floral

Foram analisadas e tomadas medidas das estruturas florais de ambas espécies. Para isso, foram coletadas, para cada espécie, 40 inflorescências provenientes de indivíduos diferentes e armazenadas em álcool 70%. No total, foram analisados em cada espécie dez botões em pré-antese, vinte flores hermafroditas, sendo dez em fase feminina e dez em fase masculina, além de dez frutos. Para cada indivíduo de cada espécie foram tomadas fotografias dos botões, flores e frutos sob estereomicroscópio com papel milimetrado (10x10cm) e, com auxílio do software ImageJ (Rasband 1997–2018) foram obtidas as seguintes medidas: tamanho da inflorescência, tamanho da espiguetta e tamanho das brácteas. Tamanho do estilete, tamanho e forma do estigma, tamanho do estigma exposto e diâmetro do ovário. Tamanho do filete e tamanho da antera. Além disso foram quantificados o número de flores por inflorescência, número de brácteas, ovários, óvulos, semente e estames por flor.

Para determinar como ocorrem as mudanças dos tamanhos das estruturas reprodutivas ao longo da antese e após a fertilização das flores e formação dos frutos foram realizados testes para verificar possíveis diferenças significativa das medidas morfológicas entre as seguintes estruturas florais das diferentes fenofases (botão, flor em fase feminina, flor em fase masculina e fruto): tamanho do estilete, tamanho do estigma, diâmetro do ovário, tamanho do filete, tamanho da antera. Primeiramente foi testada a normalidade dos dados através do teste de Shapiro-Wilk. Quando as medidas foram normais, foi realizado teste T pareado. Quando não

houve normalidade, foi feito o teste de Wilcoxon. Ambos os testes foram realizados com auxílio do software RStudio 3.4.2 (R Development Core Team 2020).

Período de antese

Para determinar o período de antese em ambas as espécies, foram monitorados dez indivíduos a partir do início da exposição das estruturas reprodutivas e acompanhados a cada hora até 16:00h durante três dias consecutivos. Além disso, para determinar o momento em que o estigma permanece receptivo, foram coletadas e submergidas dez inflorescências de diferentes escapos em peróxido de hidrogênio a cada duas horas a partir do início da antese até o momento que não houve reação do tecido vegetal com o peróxido de hidrogênio, totalizando 60 indivíduos por espécie. Foi verificada a presença de bolhas nos estigmas, que indicam tecido vegetal em atividade (Dafni *et al.* 2005). Foram tomadas fotografias das inflorescências para análise da sequência de antese.

Razão pólen-óvulo e viabilidade

Com o objetivo de verificar a proporção da quantidade de grãos de pólen para quantidade de óvulos (razão P/O), bem como a viabilidade polínica foram utilizados botões em pré-antese de diferentes escapos florais. Foi estimada a razão P/O das flores e da inflorescência de ambas as espécies. Para *Eleocharis mutata* foram coletados dez indivíduos diferentes, onde em cada indivíduo foram separadas três flores, uma localizada na base, uma no meio e uma no ápice da inflorescência. Já para *Eleocharis geniculata*, foram coletados dez indivíduos diferentes, onde em cada indivíduo foi separada uma única flor localizada no meio da inflorescência devido ao menor tamanho da estrutura. Além disso, ainda foram contabilizados a quantidade de flores por inflorescência de cada indivíduo.

Para determinar a razão P/O, foram removidos todos os grãos de pólen de cada uma das três anteras de cada flor a partir da técnica de esmagamento. Para verificar a viabilidade polínica, os grãos de pólen foram corados com carmin acético, um corante capaz de pigmentar apenas estruturas com tecido em atividade (Neto *et al.* 2006). A quantidade total de grãos de pólen e a quantidade de grãos corados foram contabilizados com auxílio de um contador sob microscópio. Para a mesma flor também foi contabilizada a quantidade de óvulos (Cruden 1977; Neto *et al.* 2006).

A razão P/O das flores foi estimado a partir da soma da quantidade de grãos de pólen nas três anteras, dividido pela quantidade de óvulos. No caso de *E. mutata*, ainda foi feita uma média da razão P/O entre as três flores contabilizadas. A razão P/O por inflorescência foi estimada a partir da quantidade de flores por inflorescências multiplicado pela razão P/O de uma flor. A porcentagem de viabilidade foi calculada a partir da proporção entre a quantidade de grãos corados e a quantidade total de grãos de pólen por flor.

Sistema reprodutivo

Para determinar a participação de cada vetor de pólen (vento e insetos) na formação de frutos em ambas espécies foram seguidos protocolos descritos por Costa & Machado (2012). Foram utilizados ao total 31 inflorescências de *Eleocharis mutata* e 45 de *Eleocharis geniculata* com botões em pré-antese de indivíduos diferentes, nos seguintes tratamentos no local de ocorrência natural das espécies: 1) autopolinização espontânea, no qual 13 inflorescências de *E. mutata* e 14 inflorescências de *E. geniculata* foram encobertas por um saco de papel semi-impermeável, impedindo a entrada de insetos e a passagem de vento; 2) polinização pelo vento, no qual 11 inflorescências de *E. mutata* e 13 inflorescências de *E. geniculata* foram encobertas por um saco de tule, com abertura de malha 1 mm, impedindo a entrada de insetos, mas permitindo a passagem do vento; 3) polinização natural, no qual 7 inflorescências de *E. mutata* e 18 inflorescências de *E. geniculata* foram marcadas com fita adesiva, estando livres para a polinização por ambos os vetores de pólen (grupo controle).

Além disso, devido as inflorescências de *E. geniculata* reterem gotas de chuvas, ocorrerem em uma área de entremaré e permanecerem submersa na maré alta (Fig. 1), foi feito o mesmo protocolo em ambiente controlado excluindo-se a ação da água. Foram coletadas treze touceiras em uma área de 10 m² e plantadas aos pares em floreiras diferentes. Estas foram dispostas próximas umas das outras para simular o ambiente natural em local onde não havia nenhum contato das inflorescências com água. As plantas foram regadas todos os dias tomando cuidado para não enxarcar a planta ao ponto de molhar ou submergir as inflorescências. Foram utilizadas ao total 30 inflorescências com flores em pré-antese de indivíduos diferentes nos seguintes tratamentos: 1) 11 inflorescências para autopolinização espontânea; 2) 10 inflorescências para polinização pelo vento e 3) 9 inflorescências para polinização natural.

Após 30 dias, as inflorescências foram coletadas e fixadas em álcool 70% para as análises da formação de frutos em cada tratamento de polinização sob estereomicroscópio. Para

verificar a diferença estatística entre os tratamentos de polinização e entre os tratamentos expostos ou não a água, foram realizadas análises de ANOVA um fator para *E. mutata* e dois fatores para *E. geniculata* e a posteriori o teste de Tukey através do software RStudio 3.4.2 (R Development Core Team 2020).

Para verificar a ação do vento na polinização de ambas as espécies nestes experimentos, foram tomadas medidas de velocidade máxima do vento (m/s) no local do estudo na altura das inflorescências com auxílio de um anemômetro digital portátil (Incoterm 7607.01.0.00). Para *E. mutata*, as medidas foram tomadas em dois dias consecutivos em dezembro de 2019 a cada hora partir de 11:00 h até 16:00 h. Para *E. geniculata* in situ foram tomadas duas medidas em agosto de 2020 e janeiro de 2021 entre 10:00 h e 12:00 h. Já para *E. geniculata* em ambiente controlado, foram tomadas medidas a cada hora durante dois dias do mês de janeiro e um dia no mês de fevereiro de 2021 a partir de 06:00 h até 16:00 h.

Visitantes florais

Foram realizadas observações de visitantes florais e determinado o comportamento dos insetos nas flores em fase feminina e fase masculina em uma área de aproximadamente 3 m². Para *Eleocharis mutata*, as flores foram monitoradas das 06 h às 16 h, durante seis dias não consecutivos totalizando 29 h de observação, enquanto que para *Eleocharis geniculata*, as flores foram observadas a partir de 06 h às 10 h, durante três dias não consecutivos totalizando 12 h de observação.

Os visitantes florais foram coletados com auxílio de frascos de vidro com tampa, acondicionados a seco e depositados como espécimes testemunho na coleção de insetos do laboratório de Biologia Floral e Reprodutiva – Polinizar, na Universidade Federal de Pernambuco. Foram tomadas fotografias das visitas para auxiliar na descrição do comportamento das espécies e identificação por especialistas.

Atrativos florais

Reflectância

Para verificar o espectro de cor refletido por cada parte floral de *Eleocharis mutata* foram selecionadas vinte inflorescências de indivíduos diferentes *in situ*, sendo dez

inflorescências com flores hermafroditas em fase feminina e dez inflorescências com flores hermafroditas em fase masculina. Para cada indivíduo (amostra) foram tomadas medidas de reflectância das brácteas florais e do conjunto de cerca de trinta anteras e de trinta estigmas, uma vez que tais estruturas são pequenas e individualmente a reflectância não é captada pelo equipamento utilizado. Para *E. geniculata*, foram selecionadas vinte inflorescências de indivíduos diferentes *in situ*, sendo cada amostra composta por duas inflorescências, uma vez que estas são pequenas e individualmente a reflectância não é captada pelo equipamento utilizado. Sendo assim, para cada amostra foram tomadas medidas de reflectância das inflorescências inteiras em ambas fases, feminina e masculina. Além disso, em cada espécie, foram medidas as reflectâncias de dez escapos florais separadamente, considerados como plano de fundo nas análises.

Cada estrutura floral foi agrupada separadamente por indivíduo, posicionada em fundo preto fosco e foi mensurada a reflectância utilizando um espectrômetro de fibra óptica devidamente calibrado com ângulo de 45° (JAZEL200 Ocean Optics, USA). Os dados obtidos a partir do espectrofotômetro foram plotados e indexados entre os comprimentos de onda 300 nm e 700 nm, uma vez que o espectro visível das abelhas e moscas ocorre nesta faixa de visão (Chittka 1992).

Para entender o modo como as cores das estruturas florais das espécies estudadas são percebidas e discriminadas pelas abelhas foi elaborado para cada espécie um espaço hexagonal utilizando o modelo do hexágono de visão das cores de Hymenoptera descrito por Chittka (1992). O espaço hexagonal foi elaborado a partir dos valores de excitação de cada fotorreceptor, ultravioleta (UV), verde (UG) e azul (UB) através do pacote PAVO (Maia *et al.* 2013) no software RStudio 3.4.2 (R Development Core Team 2020). Este espaço hexagonal é separado em seis diferentes setores de cores, representando os diferentes espaços da visão das abelhas, ou seja, UV, UV-azul, azul, azul-verde, verde, UV-verde, onde o centro é o espaço acromático. Os estímulos são distinguíveis quando a distância euclidiana é maior do que 0,1 (Chittka 1992)

Para saber o modo como as cores são percebidas e discriminadas por moscas foi elaborado para cada espécie um espaço utilizando o modelo categórico de visão das cores de mosca varejeira *Lucilia* sp. descrito por Troje (1993). O modelo categórico foi elaborado através do pacote PAVO (Maia *et al.* 2013) no software RStudio 3.4.2 (R Development Core Team 2020) a partir dos valores de excitação de vários fotorreceptores divididos em dois subsistemas, onde o primeiro compreende as classes de fotorreceptores R1-R6, que são

principalmente responsáveis pela visão acromática e detecção de movimento, enquanto o segundo é composto por quatro classes espectrais (R7p, R7y, R8p e R8y). Acredita-se que este subsistema seja o principal responsável pela visão de cores por meio do processamento opoente de quatro sinais de cores de entrada. A diferença entre os valores de excitação das quatro classes espectrais resulta em quatro diferentes setores de cores, representando os diferentes espaços da visão das moscas, ou seja, UV ($p + y +$), roxo ($p + y -$), azul ($p - y +$) e verde ($p - y -$). Os estímulos que se enquadram em uma categoria são indistinguíveis (Troje 1993; Lunau 2014; Bergamo *et al.* 2018; Hannah *et al.* 2019).

Odor

A fim de detectar a presença e localização de possíveis osmóforos (glândulas de odor), dez espiguetas de indivíduos diferentes de ambas espécies foram submersas em solução (1:1000) de vermelho neutro durante 10 minutos, sendo lavadas posteriormente em água corrente e verificado a presença/ausência de glândulas nas partes florais, que são identificadas como pontuações vermelhas (Vogel 1990).

Com intuito de saber a quantidade e a composição de compostos orgânicos voláteis (COV) florais que são emitidos pelas espécies estudadas, foram extraídas sete amostras para cada espécie a partir do método de extração “headspace” dinâmico (ou espaço confinante) adaptado de Dötterl *et al.* (2005). Foram coletadas uma amostra de ar ambiente e uma amostra de odor das partes vegetativas como amostras controle e outras cinco amostras das partes florais. Para cada amostra de parte floral foram utilizadas dez inflorescências de escapos diferentes com flores em antese, enquanto que para a amostra de partes vegetativas foram utilizados dez escapos sem inflorescências no topo.

Para extração das amostras, as inflorescências com flores em antese foram encobertas em saco de PET (Bratschlauch, Melitta GmbH, Germany) fechado durante 1h. Posteriormente, os voláteis emitidos pelas inflorescências ou partes vegetativas, e concentrados no saco, foram capturados através de um tubo de silicone acoplado a uma bomba de vácuo (G12/01 EB, Rietschle Thomas, Puchheim, Germany), anexada em um fluxômetro medindo 200 mL min⁻¹, durante 30 minutos. O ar concentrado com os COV's florais foi armazenado em chromatoprobes (comprimento: 30 mm; diâmetro interno: 2,5 mm) compostos por um polímero adsorvente (3 mg), consistindo de uma mistura 1:1 de Tenax TA (malha 80/100, Supelco, EUA) e Carboxen 100 (20/40 mesh, Supelco, EUA). Todas as amostras contidas nos chromatoprobes

foram armazenadas em frascos transparentes de 2 ml com tampa de rosca a -24°C até a análise química.

A análise química e identificação dos COV's florais das amostras coletadas foram analisadas em um cromatógrafo de gás acoplado a um espectrômetro de massa (GC - MS; Cromatógrafo de gás Agilent 7890A, espectrômetro de massa Agilent 5975C Series MSD; Agilent Technologies, Palo Alto, CA, EUA), equipado com uma coluna não polar HP-5 ms (Agilent J&W; 30 m × 0,25 mm, id 0,25 µm de espessura de filme) e uma sonda de separação térmica (TSP, Agilent Technologies). Os compostos foram identificados comparando seus espectros de massa e índices de retenção com aqueles disponíveis em bibliotecas de espectros de massa comerciais (MassFinder 4, NIST11 e Wiley Registry 9th Edition, Adams, 2007), integrados no software Agilent MSD Productivity ChemStation (Agilent Technologies, Palo Alto, EUA).

RESULTADOS

Biologia floral

As espécies estudadas apresentaram atributos florais semelhantes, tais como inflorescências congestionadas do tipo espiga (*E. mutata*: de 17.35 a 47 mm de comprimento; e *E. geniculata*: de 1.84 e 5.87 mm), com numerosas flores (*E. mutata*: entre 42 e 177 flores; e *E. geniculata*: 15 a 19 flores), pequenas (*E. mutata*: 3.75 a 9.5 mm; e *E. genicula*: 1.41 e 3 mm), hermafroditas, compostas por uma bráctea floral creme/esbranquiçada que envolve as estruturas reprodutivas. O androceu é composto por três estames (3 filetes e 3 anteras), e o gineceu formado por estigma dividido, trifido em *E. mutata* e bifido em *E. geniculata*, estilete, e um ovário com um óvulo.

Em ambas as espécies as flores são protogínicas e a flor dura em torno de sete dias. Durante o processo de antese, por volta de 05 h do primeiro dia, os estigmas são expostos e se tornam receptivos por dois dias consecutivos até às 16 h do segundo dia. No terceiro dia, a flor se torna funcionalmente masculina, onde os estames permanecem expostos por pelo menos cinco dias consecutivos (Fig. 2). Na fase feminina de ambas espécies, o estilete e estigma crescem significativamente durante a antese (Tab. 1 e 2), expondo as estruturas reprodutivas femininas, enquanto na fase masculina, o estigma murcha, porém ainda permanece fixo à flor. Na fase masculina, o filete e as três anteras aumentam de tamanho significativamente (Tab. 1 e

2), expondo as estruturas reprodutivas masculinas. Ao final da fase masculina as anteras caem, porém o filete ainda permanece fixo à flor. Quando há fertilização o ovário cresce significativamente (Tab. 1 e 2) formando o fruto.

Razão pólen-óvulo

Em *Eleocharis mutata*, a razão P/O de cada flor é de 3,009 (\pm 458.25) ($\log = 3.47$) e considerando a inflorescência como unidade funcional, a razão P/O é de 396,718 (\pm 88,070). A viabilidade polínica desta espécie é de 97%. *E. geniculata* possui razão P/O por flor de 405 (\pm 161.41) ($\log = 2.60$), e considerando a inflorescência como unidade funcional, a razão P/O é de 8,116 (\pm 3,634). A viabilidade polínica desta espécie é de 47%.

Sistema reprodutivo

Os resultados dos tratamentos para determinar a participação de cada vetor de pólen na frutificação (autopolinização, vento e insetos) variou entre as espécies. Em *Eleocharis mutata*, houve diferença significativa entre a autopolinização espontânea e a polinização pelo vento ($p = 0.04$) e também entre a autopolinização espontânea e a polinização natural ($p < 0.01$). Porém, não houve diferença significativa entre a polinização pelo vento e a polinização natural ($p = 0.82$) (Fig. 3A).

Já em *E. geniculata*, houve diferença significativa entre os tratamentos realizados em campo, com a presença de água no ambiente e o experimento controlado, no qual excluímos qualquer ação da água na polinização desta espécie ($F = 55.9$; $gl = 1$; $p < 0.01$). A partir das análises par a par verificamos que não houve diferença significativa entre o tratamento de autopolinização espontânea e polinização pelo vento ($p = 0.38$), contudo houve diferença entre a autopolinização espontânea e a polinização natural ($p < 0.01$), e entre a polinização pelo vento e a polinização natural ($p < 0.01$) (Fig. 3B) (Tab. 3).

A média da velocidade máxima do vento no local de ocorrência de *E. mutata* foi 0.95 m/s, considerado 1 na escala Beaufort da velocidade do vento. No local natural de *E. geniculata* verificamos uma velocidade média do vento de 0.32 m/s. Já no local controlado de *E. geniculata* foi de 0.12 m/s, ambos considerados 0 na escala da velocidade do vento.

Visitantes florais

Em *Eleocharis mutata* foram registrados oito visitantes florais que realizaram no total 120 visitas: uma espécie de mosca da família Fanniidae (87 visitas), dois coleopteras (Coleoptera sp.1: 7 visitas, Coleoptera sp. 2: 1 visita), um Acrididae sp. (9 visitas), um Gryllidae sp. (7 visitas), uma abelha *Apis mellifera* (3 visitas), um Tysanoptera sp. (3 visitas) e uma formiga sp. (1 visita) (Fig. 4). O único visitante que apresentou comportamento de polinizador foi a mosca Fanniidae, que foi a mais frequente e encostou as pernas e abdômen nas partes femininas (5 visitas) e masculinas (82 visitas) Os demais visitantes apresentaram comportamento de pilhadores, permanecendo de 5 a 30 min apenas nas flores em fase masculina, consumindo o pólen. Após visitarem uma inflorescência, os insetos voavam ou se deslocavam para flores de outras inflorescências próximas (menos de 1 m) e ao fazer esse movimento, auxiliavam a liberação de pólen no ar. Em *Eleocharis geniculata* não foi registrado qualquer visitante floral.

As visitas de *E. mutata* começaram por volta de 6 h, finalizando em torno de 16 h. A frequência de visitas permaneceu constante durante o dia, porém com um pico de frequência entre 11h e 14h (Fig. 5).

Atrativos florais

Reflectância

Em *Eleocharis mutata*, as estruturas florais refletiram em diferentes faixas do espectro de luz. O estigma refletiu com pico na faixa do UV e azul e também na faixa do verde e amarelo. A antera refletiu na faixa do amarelo. As brácteas das flores em fase feminina e em fase masculina refletiram com pico na faixa do verde e amarelo. E os escapos florais (plano de fundo) refletiram na faixa do verde (Fig. 6A). A inflorescência de *E. geniculata* refletiu com pico na faixa do amarelo, e os escapos florais (plano de fundo) refletiram com pico na faixa do verde (Fig. 6B)

De acordo com o modelo de visão das cores de abelhas, todas as estruturas florais de *E. mutata* foram plotados no espaço de cor referente ao UV-azul de abelha (Fig. 6C). Já no modelo de visão das cores de moscas, as estruturas foram plotadas no UV de mosca (Fig. 6D). No modelo de visão de abelhas, a inflorescência de *E. geniculata* foi plotada no espaço azul-verde de abelha (Fig. 5E). Enquanto que no modelo de visão de moscas, a inflorescência foi plotada no espaço verde de mosca (Fig. 6F).

No hexágono de cores para abelhas de *E. mutata*, a distância euclidiana entre as estruturas variou entre 0.01 e 0.04 unidades, enquanto que a distância euclidiana das estruturas para o centro (espaço sem cor) variou entre 0.1 e 0.13 unidades (Fig 6C). Já no quadrante de cores para moscas, a distância entre estruturas variou entre 0.004 e 0.014 unidades e a distância das estruturas para o centro variou entre 0.032 e 0.043 unidades (Fig. 6D). No hexágono de *E. geniculata*, a distância euclidiana entre a inflorescência e o centro foi de 0.16 unidades (Fig. 6E). Já no quadrante, essa distância foi de 0.08 unidades (Fig. 6F). Sendo assim, em ambas espécies, as abelhas e moscas conseguem distinguir visualmente as estruturas do plano de fundo, porém não consegue distingui-las entre si.

Odor

Ambas espécies aparentemente não apresentaram qualquer estrutura de osmóforo. Foram detectados ao todo 17 COV's florais em *Eleocharis mutata*, dos quais nove (o éter n-butílico, propanoato de n-butila, butil-2-butenato, linalol, acetato de benzila, acetato de isononila, α -terpineol, acetato 4-terc-butilciclohexila e acetato de geranila) compuseram quase 60% do total de compostos emitidos pela inflorescência da espécie (Tab. 4).

E. geniculata não apresentou qualquer composto orgânico volátil floral diferente dos COVs encontrados na parte vegetativa.

DISCUSSÃO

Biologia floral e sistemas de polinização

Características florais presentes em *Eleocharis mutata* e *E. geniculata* são consideradas anemófilas, tais como grandes quantidades de flores pequenas organizadas em inflorescências congestas, sendo esta a unidade funcional, com as estruturas reprodutivas expostas (Tab. 1 e 2), estigma dividido (trífido em *E. mutata* e bífido em *E. geniculata*), ausência de nectário e alta razão P/O (apenas em *E. mutata*) (Endress 1994; Friedman & Barrett 2008; Friedman & Barrett 2009b; Costa & Machado 2012; Rech *et al.* 2014). O desenvolvimento e a externalização das anteras são importantes para essas plantas, pois pode facilitar o transporte dos grãos de pólen através do vento com mais facilidade, além disso, a exposição do estigma plumoso facilita a captura de grãos de pólen pelo vento ou através do contato com os visitantes florais (Costa & Machado, 2012). Em espécies anemófilas, os grãos de pólen são dispersos pelo vento para longe

da sua origem, e a produção destes grãos em grande quantidade aumenta as chances de que entrem em contato com o estigma de outras flores, além de compensar a perda causada pela gravidade (Cruden, 2000).

A protoginia verificada nas espécies também é considerada uma característica de espécies anemófilas, uma vez que a transição de polinização biótica para abiótica é mais frequente a partir de sistemas protogínicos do que de protândricos, aumentando as chances de haver polinização cruzada (Friedman & Barrett 2009a; Friedman & Barrett 2009b; Rech *et al.* 2014) (Fig. 2). Apesar da diferença nas razões P/O (alta P/O em *E. mutata* e baixa P/O em *E. geniculata*) as duas foram consideradas xenógamas facultativas, de acordo com os parâmetros de Cruden (1977).

Em ambas as espécies a autopolinização espontânea não foi considerada efetiva, por outro lado, o vento foi um vetor de pólen eficiente em *E. mutata*. Porém, *E. mutata* apresenta alta frequência de visitantes florais, que ao se descolarem entre as inflorescências, podem contribuir indiretamente para o sucesso reprodutivo da planta através de uma polinização pelo vento induzida, semelhante ao observado por Schulze-Albuquerque *et al.* (2020) em Poaceae.

Entretanto, em *E. geniculata* o vento não foi um vetor de pólen eficiente, sendo o tratamento de polinização natural o que apresentou maior formação de frutos. Em *E. geniculata* a razão P/O e viabilidade polínica foi considerada baixa para flores anemófilas. Por se tratar de uma planta que permanece submersa durante a maré alta e conseguir conter gotículas de chuva em suas inflorescências, a água poderia diminuir a viabilidade polínica (cf. Fig. 1). Se por um lado esta exposição pode causar uma desvantagem reprodutiva significativa para a planta (Mao & Huang 2009; Lawson & Rands, 2019; Domingos-Melo *et al.* 2020), por outro pode ser utilizada como segurança reprodutiva em algumas plantas que utilizam a chuva para autopolinização, quando os polinizadores são escassos (Fan *et al.* 2012; Fan *et al.* 2019; Lawson & Rands 2019). Na ombrofilia (polinização pela chuva) as gotas de chuva ao atingirem a antera transportam o pólen para o estigma da mesma flor (autopolinização pela chuva) ou em flores próximas (Faegri & Pijl 1979; Rech *et al.* 2014; Du & Wang 2014). Casos de ombrofilia foram registrados recentemente em Orquídeas como *Cattleya gracilis* (Pabst) Van den Berg (Fan *et al.* 2019) e *Liparis kumokiri* (Suetsugu 2019), constatando que a chuva contribuiu significativamente na formação de frutos. A água influenciou nos resultados de polinização natural em *E. geniculata*, desta forma sugerimos que ela pode estar atuando como vetor de pólen desta espécie, sendo este o primeiro indicativo deste tipo de polinização para a família.

Salientamos que mais testes devem ser feitos futuramente para a confirmação do papel da água no transporte do pólen das anteras para o estigma das flores.

Visitantes e atrativos florais

Todos os visitantes florais de *Eleocharis mutata* foram considerados pilhadores, uma vez que foram observados apenas em flores masculinas, consumindo apenas pólen, com exceção da mosca Fanniidae, que também visita flores em fase feminina. Porém, mesmo sem contactar os estigmas, esses visitantes também podem contribuir de forma indireta para a reprodução das plantas (Waser *et al.* 1996). Já foi descrito que insetos podem auxiliar indiretamente na polinização pelo vento. Esse fenômeno foi denominado por Listabarth (1992) como “polinização pelo vento induzida por insetos”, os quais ao pousarem ou vibrarem em flores, dispersam uma “nuvem de pólen” pelo vento, que pode auxiliar direta ou indiretamente no sucesso reprodutivo da planta. Esse evento já foi registrado em algumas famílias, incluindo Poaceae, uma família próxima a Cyperaceae (Guilherme & Ressel 2001; Huang *et al.* 2002; Ruiz-Sanchez *et al.* 2017; Dórea *et al.* 2018; Schulze-Albuquerque *et al.* 2020). Guilherme e Ressel (2001) registraram as abelhas *Apis mellifera* L. e *Trigona spinipes* (F.) nas flores de *Merostachys riedeliana* Rupr. (Poaceae) com comportamento de pilhadores, porém o movimento de vibração ao pousarem nas flores poderia auxiliar na dispersão indireta do pólen.

O registro de diversos insetos (Hymenoptera, Diptera e Coleoptera) como visitantes florais em Cyperaceae também já foi descrito, incluindo os gêneros *Eleocharis* (Magalhães *et al.* 2005, *Rhynchospora* (Leppik 1955; Goetghebeur 1998; Ramos & Fonseca 2006; Costa & Machado 2012, Costa *et al.* 2017, Costa *et al.* 2018; Villa-Machío *et al.* 2020), *Carex* (Leppik 1955; Hesse 1980; Goetghebeur 1998), *Cyperus* (Goetghebeur 1998; Wragg & Johnson 2011), *Ascolepis*, *Bolboschoenus*, *Cymophyllus* (Goetghebeur 1998), *Mapania* e *Hypolytrum* (Lorougnon 1973). Yano *et al.* (2015) citaram alguns insetos como visitantes florais em *Carex continua* incluindo uma mosca do gênero *Fannia* (Fanniidae). Fanniidae é uma família de moscas que vivem em áreas florestais e suas larvas são saprófagas, sendo encontradas em todos os tipos de matéria orgânica em decomposição, especialmente em matéria vegetal em decomposição, carniça e esterco, alguns se reproduzem em fungos e outros em ninhos e tocas de pássaros, mamíferos e insetos (de Carvalho *et al.* 2003; Domínguez & Point 2014).

E. mutata possui flores de coloração creme/esbranquiçada e apresentou estruturas florais distinguíveis do plano de fundo nos modelos de visão de Hymenoptera e Diptera, porém

as estruturas não são visualmente distinguíveis entre si, demonstrando que tais insetos não são capazes de distinguir visualmente entre as fases florais femininas e masculinas (Fig. 6). Estímulos visuais atrativos em Cyperaceae geralmente estão relacionados a coloração branca e amarelo de brácteas involucrais e/ou florais e anteras (Magalhães *et al.* 2005; Wragg & Johnson 2011; Costa & Machado 2012; Costa *et al.* 2017). Schulze-Albuquerque *et al.* (2020) demonstraram em espécies de Poaceae que pistas visuais e olfativas estão associadas na atração de insetos em flores anemófilas. Apesar de *E. geniculata* não apresentar visitantes florais, suas flores são também perceptíveis nos modelos de visão de Hymenoptera e Diptera (Fig. 6), porém tais modelos não levam em consideração o tamanho das estruturas medidas. Para as flores serem percebidas visualmente pelos polinizadores deve ser levado em consideração diversos fatores como tamanho, forma e coloração da estrutura (Varassin & Amaral-Neto 2014). Entretanto, devido ao diminuto tamanho da inflorescência de *E. geniculata* e não ter sido detectado qualquer emissão de odor, pode ser que estes sejam fatores que diminuam a atratividade desta espécie para potenciais polinizadores bióticos.

O buquê floral de *E. mutata* apresentou compostos descritos em flores enganosas de Orchidaceae, como *Himantoglossum robertianum* e *Ophrys apifera* (Gallego *et al.* 2012), e em frutos em diferentes estágios de decomposição, como maçã, uva, pêssego e banana (Stökl *et al.* 2010; Lee *et al.* 2016). Também foram encontrados compostos atrativos para Dipteros de famílias com comportamentos semelhantes à Fanniidae, como Drosophilidae, Muscidae e Sarcophagidae (Pherobase 2021), além de feromônios da família Tephritidae (Diptera) (El-Sayed 2019). Magalhães *et al.* (2005) registraram para *Eleocharis elegans* a emissão de compostos orgânicos voláteis florais emitidos por flores entomófilas em geral (sesquiterpenos, alcanos e éster), assim como Wragg & Johnson (2011) registraram sesquiterpenos, alcanos e éster em *Cyperus obtusiflorus* e *C. sphaerocephalus*.

O único recurso floral que *E. mutata* oferece é o grão de pólen, porém quando as flores se encontram em fase feminina, não ofertam qualquer recurso. O fato de os visitantes florais não conseguirem distinguir visualmente as flores entre as fases femininas e masculinas, juntamente ao buquê floral atrativo para Diptera faz com que esta espécie provavelmente possa ter na fase feminina um tipo de atração e consequente polinização por engodo. Neste tipo de polinização, as flores simulam locais de oviposição, abrigo, alimento e parceiro sexual, porém geralmente não oferecem qualquer recurso (Pinheiro 2014). Flores que simulam locais de oviposição e abrigo geralmente são visitadas por insetos das ordens Coleoptera e Diptera (Jersáková *et al.* 2009; Pinheiro 2014) e possuem coloração escura como vermelho ou vinho e

odor semelhante a material orgânico em decomposição (Borba & Semir 2001; van der Niet *et al.* 2011; Pinheiro 2014; Woodcock 2014). Entretanto, o odor é a principal fonte de atração desses polinizadores (Jersáková *et al.* 2009).

Com isto, a partir deste estudo, pode-se sugerir a ocorrência de duas diferentes estratégias de polinização inéditas em Cyperaceae. Uma delas é um caso de polinização por engano em uma espécie tradicionalmente considerada anemófila de Cyperaceae (*Eleocharis mutata*), levando a uma ambofilia nesta espécie, na qual a relação com o inseto polinizador é especializada e não generalista. Entretanto, embora sendo ambófila, foi possível constatar que *E. mutata* possui maior formação de frutos através do vento. No caso de *E. geniculata*, o vento não é um vetor de pólen, sendo a água um importante fator abiótico que influencia na formação de frutos desta espécie nas situações de alagamento constantes, quando as flores se encontram submersas e também durante a chuva.

AGRADECIMENTOS

Ao Me. Edivaldo R. M. Junior por auxiliar nas análises dos modelos de visão de Hymenoptera e Diptera e ao Dr. Taciano de Moura Barbosa pela identificação da mosca Fanniidae. Ao Gabriel Dutra e sua família e também a Msc. Thatiany Teixeira Bezerra por nos recebermos em suas casas para serem realizadas as coletas em campo. A Lucas Gabriele, Ivan Anjos e Rodrigo Aragão por ter nos acompanhando em campo. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo financiamento parcial da pesquisa (131814/2019-2). A Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco (FACEPE) pela bolsa de Pós-Doutorado (BCT-0195-2.03/17) a ACGC e financiamento parcial (APQ-0808-2.03/16 PNPd/CAPES); ICM agradece ao CNPq pelas bolsas de Produtividade em Pesquisa (311021/2014-0 e 310508/2019-3) e apoio financeiro parcial (459485/2014-8). À CAPES (88887.159211/2017-00 e Financing Code 001).

REFERÊNCIAS

Almeida Jr E.B., Olivo M.A., Araujo E.L., Zickel C.S. (2009) Caracterização da vegetação de restinga da RPPN de Maracaípe, PE, Brasil, com base na fisionomia, flora, nutrientes do solo e lençol freático. *Acta Botanica Brasilica*, **23**(1), 36–48.

- Alves M., Araújo A.C., Prata A.P., Vitta F., Hefler S., Trevisan R., Giol A.S.B., Martins S., Thomas W. (2009) Diversity of Cyperaceae in Brazil. *Rodriguésia*, **60**(4), 771–782.
- Bergamo P.J., Telles A.S.E.J., Brito V.L.G. (2018) Flower colour within communities shifts from overdispersed to clustered along an alpine altitudinal gradient. *Oecologia*, **188**(1), 223–235.
- Borba E.L., Semir J. (2001) Pollinator specificity and convergence in fly-pollinated *Pleurothallis* (Orchidaceae) species: a multiple population approach. *Annals of Botany*, **88**(1), 75–88.
- Chittka L. (1992) The colour hexagon: a chromaticity diagram based on photoreceptor excitations as a generalized representation of colour opponency. *Journal of Comparative Physiology A*, **170**(5), 533–543.
- Chittka L., Thomson J.D. (2001) (Eds), Cognitive ecology of pollination: animal behaviour and floral evolution. *Cognitive Ecology of Pollination: Animal Behavior and Floral Evolution*. 1steds. Cambridge: Cambridge University Press, 2001.
- Costa A.C.G, Albuquerque I.S., Thomas W.W., Machado I.C. (2018) Influence of environmental variation on the pollination of the ambophilous sedge *Rhynchospora ciliata* (Cyperaceae). *Plant Ecology*, **219**(3), 241–250.
- Costa A.C.G, Machado I.C. (2012) Flowering dynamics and pollination system of the sedge *Rhynchospora ciliata* (Vahl) KükenthKük. (Cyperaceae): Does ambophily enhance its reproductive success?. *Plant Biology*, **14**(6), 881–887.
- Costa A.C.G, Thomas W.W., Machado I.C. (2017) Comparative floral biology of *Rhynchospora ciliata* (Vahl) Kükenth and *R. pubera* (Vahl) Boeckeler (Cyperaceae): the role of white involucral bracts in attracting pollinating insects. *Plant Species Biology*, **32**(4), 403–411.
- Cruden R.W. (1977) Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution*, 32–46.
- Cruden R.W. (2000) Pollen grains: why so many?. *Pollen and pollination*, 143–165.
- Culley T.M., Weller S.G., Sakai A.K. (2002) The evolution of wind pollination in angiosperms. *Trends in Ecology & Evolution*, **17**(8), 361–369.
- Dafni A., Kevan P.G., Husband B.C. (2005) Practical pollination biology. *Practical pollination biology*.
- De Carvalho C. J. B., Pont A. C., Couri M. S., & Pamplona, D. (2003). A catalogue of the Fanniidae (Diptera) of the Neotropical Region. *Zootaxa*, **219**(1), 1–32.

- Demeda C.L.B., Seger G.D.S., Steiner N., Trevisan R. (2018) Reproductive phenology and germination of *Eleocharis laevigulumis* R. Trevis. & Boldrini (Cyperaceae). *Acta Botanica Brasilica*, **32**(3), 487–492.
- Dobson, H.E.M. (2006) Relationship between floral fragrance composition and type of pollinator. *Biology of floral scent*, 147–198.
- Domingos-Melo A., Bezerra S. M. D. S., Nadia T. D. L., Machado I. C. (2020) The dark side of the rain: self-pollination setbacks due to water exposure in *Pavonia varians* Moric (Malvaceae), a species with rain-dependent flowering. *Acta Botanica Brasilica*, **34**(2), 437–441.
- Domínguez M.C., Pont A.C. (2014) Fanniidae (Insecta: Diptera). *Fauna of New Zealand*, **71**.
- Dórea M.C., Santos D.W.J., Oliveira R.P., Funch L.S., Santos F.A.R. (2018) Reproductive traits related to anemophily and insect visitors in two species of Poaceae from the Brazilian Atlantic rainforest. *Brazilian Journal of Botany*, **41**(2), 425–434.
- Dötterl S., Wolfe L.M., Jürgens A. (2005) Qualitative and quantitative analyses of flower scent in *Silene latifolia*. *Phytochemistry*, **66**(2), 203–213.
- Du Z-Y., Wang Q-F. (2014) Correlations of life form, pollination mode and sexual system in aquatic angiosperms. *PloS one*, **9**(12), e115653.
- El-Sayed A.M. (2019) The Pherobase: Database of Pheromones and Semiochemicals. <<http://www.pherobase.com>>.
- Endress P.K. (1994) Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. 1^a ed. *Cambridge: Cambridge University Press*.
- Faegri K., PIJL L. (1979) The principles of pollination ecology. 3^a ed. Oxford: *Pergamon Press*.
- Fan X. L., Barrett S. C., Lin H., Chen L. L., Zhou X., Gao J. Y. (2012) Rain pollination provides reproductive assurance in a deceptive orchid. *Annals of Botany*, **110**(5), 953–958.
- Fan Y-L., Barret S.C.H., Yang J-Q, Zhao J-L, Xia Y-M., Li, Q-J. (2019) Water mediates fertilization in a terrestrial flowering plant. *New Phytologist*, **224**(3), 1133–1141.
- Freitas L. (2018) Precisamos falar sobre o uso impróprio de recursos florais. *Rodriguésia*, **69**(4), 2223–2228.
- Friedman J., Barrett S.C. (2008) A phylogenetic analysis of the evolution of wind pollination in the angiosperms. *International Journal of Plant Sciences*, **169**(1), 49–58.
- Friedman J., Barrett S.C. (2009a). The consequences of monoecy and protogyny for mating in wind-pollinated *Carex*. *New Phytologist*, **181**(2), 489-497.

- Friedman J., Barrett S.C. (2009b) Wind of change: new insights on the ecology and evolution of pollination and mating in wind-pollinated plants. *Annals of botany*, **103**(9), 1515–1527.
- Friedman J., Harder L.D. (2004) Inflorescence architecture and wind pollination in six grass species. *Functional ecology*, 851–860.
- Gallego E., Gelabert A., Roca M. F. J., Perales F., Guardino X. (2012) Identification of volatile organic compounds (VOC) emitted from three European orchid species with different pollination strategies: two deceptive orchids (*Himantoglossum robertianum* and *Ophrys apifera*) and a rewarding (*Gymnadenia conopsea*). *Journal of Biodiversity and Environmental Sciences*, **2**(5), 18–29.
- Gil A.S.B., Bove C.P. (2007) *Eleocharis* R. Br. (Cyperaceae) no estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Biota Neotropica*, **7**(1), 0–0.
- Gil A.S.B., Bove C.P. (2004) O gênero *Eleocharis* R. Br. (Cyperaceae) nos ecossistemas aquáticos temporários da planície costeira do Estado do Rio de Janeiro. *Arq. Mus. Nac.*, Rio de Janeiro, **62**(2), 131–150.
- Gottsberger G., Camargo J.M.F., Silberbauer-Gottsberger I. (1988) A bee pollinated tropical community: The beach dune vegetation of Ilha de São Luís, Maranhão, Brazil. *Bot. Jahrb. Syst.*, **109**(4), 469–500.
- Guilherme F.A.G., Ressel K. (2001) Biologia floral e sistema de reprodução de *Merostachys riedeliana* (Poaceae: Bambusoideae). *Brazilian Journal of Botany*, 205–211.
- Hannah L., Dyer A.G., Garcia J.E., Dorin A.B.M. (2019) Psychophysics of the hoverfly: categorical or continuous color discrimination?. *Current Zoology*, **65**(4), 483–492.
- Hesse M. (1980) Entwicklungsgeschichte und Ultrastruktur von Pollenkitt und Exine bei nahe verwandten entomophilen und anemophilen Angiospermensippen der Alismataceae, Liliaceae, Juncaceae, Cyperaceae, Poaceae und Araceae. *Plant Systematics and Evolution*, **134**(3), 229–267.
- Huang S-Q., Yang C-F., Lu B., Takahashi Y. (2002) Honeybee-assisted wind pollination in bamboo *Phyllostachys nidularia* (Bambusoideae: Poaceae)?. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **138**(1), 1–7.
- Jersáková J., Johnson S.D., Jürgens A. (2009) Deceptive behavior in plants. II. Food deception by plants: from generalized systems to specialized floral mimicry. In: Wikinson R.E. (Eds) *Plant-environment interactions* Springer, Berlin, Heidelberg, 223–246.
- Köppen W. (1948). Climatologia. México. *Fundo de Cultura Econômica*.

- Lawson D. A., Rands S. A. (2019) The effects of rainfall on plant–pollinator interactions. *Arthropod-Plant Interactions*, **13**(4), 561–569.
- Lee, B., Lin, P.C., soo Cha, H., Luo, J., & Chen, F. (2016) Characterization of volatile compounds in Cowart muscadine grape (*Vitis rotundifolia*) during ripening stages using GC-MS combined with principal component analysis. *Food science and biotechnology*, **25**(5), 1319–1326.
- Leppik E.E. (1955) *Dichromena ciliata*, a noteworthy entomophilous plant among Cyperaceae. *American Journal of Botany*, **42**(5), 455–458.
- Les Donald H., Cleland M.A., Waycott M. (1997) Phylogenetic studies in Alismatidae, II: evolution of marine angiosperms (seagrasses) and hydrophily. *Systematic Botany*, 443–463.
- Listabarth C. (1992) Insect induced wind pollination of the palm *Chamaedorea pinnatifrons* and pollination in the related *Wendlandiella* sp. *Biodiversity and Conservation*, **1**, 39–50.
- Lorougnon G. (1973) Le vecteur pollinique chez les *Mapania* et les *Hypolytrum*, Cyperacées du sous-bois des forêts tropicales ombrophiles. *Bulletin du Jardin botanique national de Belgique/Bulletin van de Nationale Plantentuin van Belgie*, 33–36.
- Lunau K. (2014) Visual ecology of flies with particular reference to colour vision and colour preferences. *Journal of Comparative Physiology A*, **200**(6), 497–512.
- Maciel-Silva J.F., Nunes C.S., Gil A.S.B. (2018) The genus *Eleocharis* (Cyperaceae) in the restinga of Pará state, Brazil. *Rodriguésia*, **69**(4), 1813–1824.
- Magalhães A.F., Ruiz A.L.T.G., Flach A., Faria A.D., Magalhães E.G., Amaral M.C.E. (2005) Floral scent of *Eleocharis elegans* (Kunth) Roem. & Schult. (Cyperaceae). *Biochemical Systematics and Ecology*, **33**(7), 675–679.
- Maia R., Eliason C. M., Bitton P. P., Doucet S. M.; Shawkey, M. D. (2013) pavo: An R package for the analysis, visualization and organization of spectral data. *Methods Ecol. Evol.* **4**, 906–913.
- Mao Y. Y., Huang S. Q. (2009) Pollen resistance to water in 80 angiosperm species: flower structures protect rain-susceptible pollen. *New Phytologist*, **183**(3), 892–899.
- Nadia T.L.; Machado I.C. (2014) Polinização por dípteros. In: Rech A.R.; Agostini K.; Oliveira P.E.; Machado I.C. (Eds) *Biologia da Polinização*. Rio de Janeiro: *Projeto Cultural*, 277–290.
- Neto O.D.S., Karsburg I.V., Yoshitome M.Y. (2006) Viabilidade e germinabilidade polínica de populações de Jurubeba (*Solanum paniculatum* L.). *Revista de Ciências Agro-Ambientais, Alta Floresta*, **4**(1), 67–74.

- Philbrick C.T., (1996) Les Donald H. Evolution of aquatic angiosperm reproductive systems. *Bioscience*, **46**(11), 813–826.
- Pinheiro F. (2014) Polinização por engodo. In: Rech A.R.; Agostini K.; Oliveira P.E.; Machado I.C. (Eds) *Biologia da Polinização*. Rio de Janeiro: *Projeto Cultural*, 327–344.
- R Development Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ramos C.O.C., Fonseca R.B.S. (2006) Polinização de *Rhynchospora almensis* DA Simpson (Cyperaceae), no município de Palmeiras, Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. In: Viana B.F.; Silva F.O. (Eds) *Biologia e ecologia da polinização: curso de campo*. EDUFBA, Salvador, 25–30.
- Rasband W.S., (1997–2018) ImageJ, U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA, <https://imagej.nih.gov/ij/>.
- Rech A.R., Bergamo P.J., Figueiredo R.A. (2014) Polinização abiótica. *Biologia da Polinização*. Rio de Janeiro: *Editora Projeto Cultural*, 103–204.
- Rosen D.J., Jones S.D. (2004) *Eleocharis mutata* (Cyperaceae) new to the flora of North America north of México. *SIDA, Contributions to Botany*, 1153–1160.
- Ruiz-Sanchez E., Peredo L.C., Santacruz J.B., Ayala-Barajas R. (2017). Bamboo flowers visited by insects: do insects play a role in the pollination of bamboo flowers?. *Plant Systematics and evolution*, **303**(1), 51–59.
- Schulze-Albuquerque I., Galindo A.C., Milet-Pinheiro P., Navarro D.M.A.F., Thomas W.W., Machado I.C. (2020) Visual and olfactory floral cues related to ambophilous pollination systems in Poaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*. **192**(1), 242–257.
- Stökl J., Strutz A., Dafni A., Svatos A., Doubsky J., Knaden M., ... & Stensmyr M. C. (2010). A deceptive pollination system targeting drosophilids through olfactory mimicry of yeast. *Current Biology*, **20**(20), 1846–1852.
- Suetsugu K. (2019) Rain-triggered self-pollination in *Liparis kumokiri*, an orchid that blooms during the rainy season. *Ecology*, **100**(7), e02683.
- Troje N. (1993) Spectral categories in the learning behaviour of blowflies. *Zeitschrift für Naturforschung C*, **48**(1–2), 96–104.
- Van Der Niet T., Hansen D.M., Johnson S.D. (2011) Carrion mimicry in a South African orchid: flowers attract a narrow subset of the fly assemblage on animal carcasses. *Annals of botany*, **107**(6), 981–992.

- Varassin I.G., Amaral-Neto L.P. (2014) Atrativos. In: Rech A.R.; Agostini K.; Oliveira P.E.; Machado I.C. (Eds) *Biologia da Polinização*. Rio de Janeiro: *Projeto Cultural*, 151–170.
- Villa-Machío I., Zamora J.C., Sandoval-Sierra J.V., Blanco-Pastor J.L., Fernández-Mazuecos M., Jiménez-Mejías P. (2020). Insect pollination in temperate sedges? A case study in *Rhynchospora alba* (Cyperaceae). *Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 1–7.
- Willmer P. (2011) *Pollination and floral ecology*. Princeton University Press.
- Vogel S. (1990) *The role of scent glands in pollination*. Washington: Smithsonian Institution Libraries.
- Waser N.M., Chittka L., Price M.V., Williams N. M., Ollerton J. (1996) Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*, **77**(4), 1043–1060.
- Woodcock T.S., Larson B.M., Kevan P.G., Inouye D.W., Lunau K. (2014) Flies and flowers II: floral attractants and rewards. *Journal of Pollination Ecology*, **12**(8), 63–94.
- Wragg P.D., Johnson S.D. (2011) Transition from wind pollination to insect pollination in sedges: experimental evidence and functional traits. *New Phytologist*, **191**(4), 1128–1140.
- Wright G.A., Schiestl F.P. (2009) The evolution of floral scent: The influence of olfactory learning by insect pollinators on the honest signalling of floral rewards. *Functional Ecology*, **23**(5), 841–851.
- Yano O., Fuse S., Fujiki T., Tamura M. N., Yago M., Sueyoshi M., ... & Ikeda H. (2015) Insect pollination of *Carex* (Cyperaceae) from Yunnan SW China. *Shokubutsu Kenkyu Zasshi*, **90**, 407–412.

Lista de tabelas

Tabela 1. Medidas morfométricas referentes as estruturas florais nas fases feminina e masculina de *Eleocharis mutata* e *E. geniculata*.

| | <i>Eleocharis mutata</i> | | | | <i>Eleocharis geniculata</i> | | | |
|----------------------|--------------------------|----------|-------------|----------|------------------------------|----------|-------------|----------|
| | FBO | FFE | FMA | FFR | FBO | FFE | FMA | FFR |
| Tam. estilete | 0.58 ± 0.19 | a | 2.29 ± 0.61 | b | 0.41 ± 0.10 | a | 0.58 ± 0.18 | b |
| Tam. estigma | 1.74 ± 0.29 | a | 3.45 ± 0.51 | b | 0.76 ± 0.13 | a | 1.13 ± 0.26 | b |
| Tam. estigma exposto | | | 2.25 ± 0.99 | | | | 0.6 ± 0.13 | |
| Diâm. ovário | 0.29 ± 0.03 | a | 0.39 ± 0.04 | b | 0.63 ± 0.21 | c | 1.01 ± 0.16 | d |
| Tam. filete | 0.39 ± 0.08 | a | 0.64 ± 0.17 | b | 5.64 ± 0.81 | c | 0.24 ± 0.04 | b |
| Tam. antera | 1.79 ± 0.20 | a | 2.35 ± 0.14 | b | 2.17 ± 0.17 | b | 0.74 ± 0.09 | b |
| | | | | | 0.2 ± 0.05 | a | 1.65 ± 0.34 | c |
| | | | | | 0.63 ± 0.11 | a | 0.75 ± 0.11 | b |
| | | | | | | | 0.41 ± 0.12 | c |
| | | | | | | | 0.6 ± 0.06 | d |

Unidades de medida em milímetros. Letras iguais indicam que não há diferença significativa entre as variáveis, enquanto letras diferentes indicam diferença significativa entre as variáveis. FBO: Fase de botão em pré-antese; FFE: Fase feminina; FMA: Fase masculina; FFR: Fase fruto; Tam: Tamanho; Diâm: Diâmetro.

Tabela 2. Valores estatísticos referentes a cada teste estatístico (Shapiro-Wilk, Teste T e Wilcoxon) feito entre fases florais de cada estrutura floral em *Eleocharis mutata* e *E. geniculata*.

| Medida | Fase floral | | Teste estatístico | | | | | | Teste estatístico | | | | | |
|--------------------------|-------------|---------|-------------------|---------|---------|------------------------------|----------|-------------|-------------------|---------|---------|-------------|----------|-------------|
| | | | Shapiro-Wilk | | T. Test | | Wilcoxon | | Shapiro-Wilk | | T. Test | | Wilcoxon | |
| | | | W | Valor-P | T | Valor-P | V | Valor-P | W | Valor-P | T | Valor-P | V | Valor-P |
| <i>Eleocharis mutata</i> | | | | | | <i>Eleocharis geniculata</i> | | | | | | | | |
| Tam. Estilete | FBO | vs. FFE | 0.95 | 0.70 | -7.28 | 0.00 | | | 0.87 | 0.10 | -2.80 | 0.02 | | |
| Tam. estigma | FBO | vs. FFE | 0.93 | 0.42 | -6.93 | 0.00 | | | 0.87 | 0.10 | -3.46 | 0.01 | | |
| | FBO | vs. FFE | 0.96 | 0.78 | -5.05 | 0.00 | | | 0.86 | 0.08 | -2.26 | 0.05 | | |
| | FBO | vs. FMA | 0.83 | 0.03 | | | 0.00 | 0.00 | 0.93 | 0.45 | -5.07 | 0.00 | | |
| Diâm. ovário | FBO | vs. FFR | 0.92 | 0.38 | -14.20 | 0.00 | | | 0.89 | 0.15 | -20.51 | 0.00 | | |
| | FFE | vs. FMA | 0.92 | 0.36 | -3.26 | 0.01 | | | 0.89 | 0.17 | -5.41 | 0.00 | | |
| | FFE | vs. FFR | 0.98 | 0.95 | -9.84 | 0.00 | | | 0.94 | 0.53 | -16.83 | 0.00 | | |
| | FMA | vs. FFR | 0.89 | 0.18 | -7.31 | 0.00 | | | 0.93 | 0.43 | -6.23 | 0.00 | | |
| | FBO | vs. FFE | 0.95 | 0.64 | -5.12 | 0.00 | | | 0.75 | 0.00 | | | 3.00 | 0.01 |
| Tam. Filete | FBO | vs. FMA | 0.82 | 0.03 | | | 0.00 | 0.00 | 0.96 | 0.80 | -11.04 | 0.00 | | |
| | FFE | vs. FMA | 0.89 | 0.17 | -22.22 | 0.00 | | | 0.95 | 0.69 | -11.09 | 0.00 | | |
| | FBO | vs. FFE | 0.98 | 0.94 | -6.28 | 0.00 | | | 0.93 | 0.41 | -3.26 | 0.01 | | |
| Tam. antera | FBO | vs. FMA | 0.91 | 0.27 | -4.12 | 0.00 | | | 0.94 | 0.53 | -2.26 | 0.05 | | |
| | FFE | vs. FMA | 0.96 | 0.81 | 2.18 | 0.06 | | | 0.93 | 0.49 | -0.41 | 0.69 | | |

Valores em negrito indicam que há diferença significativa entre as variáveis. FBO: Fase de botão em pré-antese; FFE: Fase feminina; FMA: Fase masculina; FFR: Fase fruto; Tam: Tamanho; Diâm: Diâmetro.

Tabela 3. Tratamentos de exclusão de vetores de pólen em *Eleocharis mutata* e *E. geniculata*.

| Tratamento de polinização | | Flor (n) | Fruto (n) | SR (%) | Valor-P |
|------------------------------|------------------|----------|-----------|--------|-----------------------|
| <i>Eleocharis mutata</i> | | | | | |
| AE | | 2124 | 698 | 33 a | AE vs. PV: p = 0.04 |
| PV | | 808 | 434 | 53.7 b | AE vs. PN: p < 0.01 |
| PN | | 1162 | 689 | 59.3 b | PV vs. PN: p = 0.82 |
| <i>Eleocharis geniculata</i> | | | | | |
| | Exposição à água | | | | |
| AE | Seco | 294 | 90 | 31 | a AE vs. PV: p = 0.38 |
| | Molhado | 159 | 6 | 3.8 | |
| PV | Seco | 413 | 152 | 36.8 | a AE vs. PN: p < 0.01 |
| | Molhado | 128 | 11 | 8.6 | |
| PN | Seco | 772 | 525 | 68 | b PV vs. PN: p < 0.01 |
| | Molhado | 181 | 28 | 15.5 | |

AE: Autopolinização espontânea. PV: Polinização pelo vento. PN: Polinização natural. SR: Sucesso reprodutivo.

Tabela 4. Lista de compostos orgânicos voláteis (COV's) florais emitidos por *Eleocharis mutata* (Cyperaceae) e indicações da literatura da ocorrência e funcionalidade para alguns dos componentes. Para *E. geniculata* não foram detectados COV's florais.

| Compostos | RI | <i>Eleocharis mutata</i> | Ocorrência e Funcionalidade | Referências |
|-----------|----|--------------------------|-----------------------------|-------------|
|-----------|----|--------------------------|-----------------------------|-------------|

| | | | | |
|---|------|--------------|--|--|
| Éter n-butílico | 887 | 17.4 ± 25.96 | Orquídeas enganosas | Gallego et al. 2012 |
| Propanoato de n-butila | 913 | 2.81 ± 3.98 | Orquídeas enganosas e frutas em decomposição | Gallego et al. 2012; Stökl et al. 2010 |
| Butil-2-butenato | 1045 | 4.72 ± 2.36 | Frutas em decomposição | Lee et al. 2016 |
| Dihidromircenol | 1073 | 8.83 ± 1.88 | | |
| Linalol* | 1100 | 17.6 ± 5.73 | Atrativo | Pherobase 2021 |
| Acetato de benzila* | 1165 | 3.07 ± 1.68 | Frutas em decomposição e atrativo | Stökl et al. 2010; Pherobase 2021 |
| Acetato de isononila | 1174 | 2.89 ± 0.72 | Frutas em decomposição | Stökl et al. 2010 |
| α -terpineol* | 1191 | 3.79 ± 1.45 | Atrativo | Pherobase 2021 |
| Acetato de linalil | 1255 | 1.63 ± 0.98 | | |
| α -Acetato de terpinila | 1350 | 1.13 ± 0.77 | | |
| 4-terc-butilciclohexila acetato | 1370 | 7.03 ± 4.50 | Atrativo | Pherobase 2021 |
| Benzoato de butila | 1374 | 1.44 ± 1.00 | | |
| Acetato de geranila* | 1382 | 0.46 ± 0.32 | Feromônio | El-Sayed 2019 |
| Benzoato de 2-metil butil | 1437 | 4.11 ± 2.79 | | |
| Ionone<metil-gamma-> | 1481 | 1.61 ± 1.10 | | |
| Desconhecido 1 (mz 41,57,73,89,103,129) | 1358 | 12.9 ± 8.36 | | |
| Desconhecido 2 (mz, 41,69,85,119,190,208) | 1363 | 0.95 ± 0.64 | | |

RI: índice de retenção. *: identificação de compostos com base em padrões autênticos.

Lista de figuras

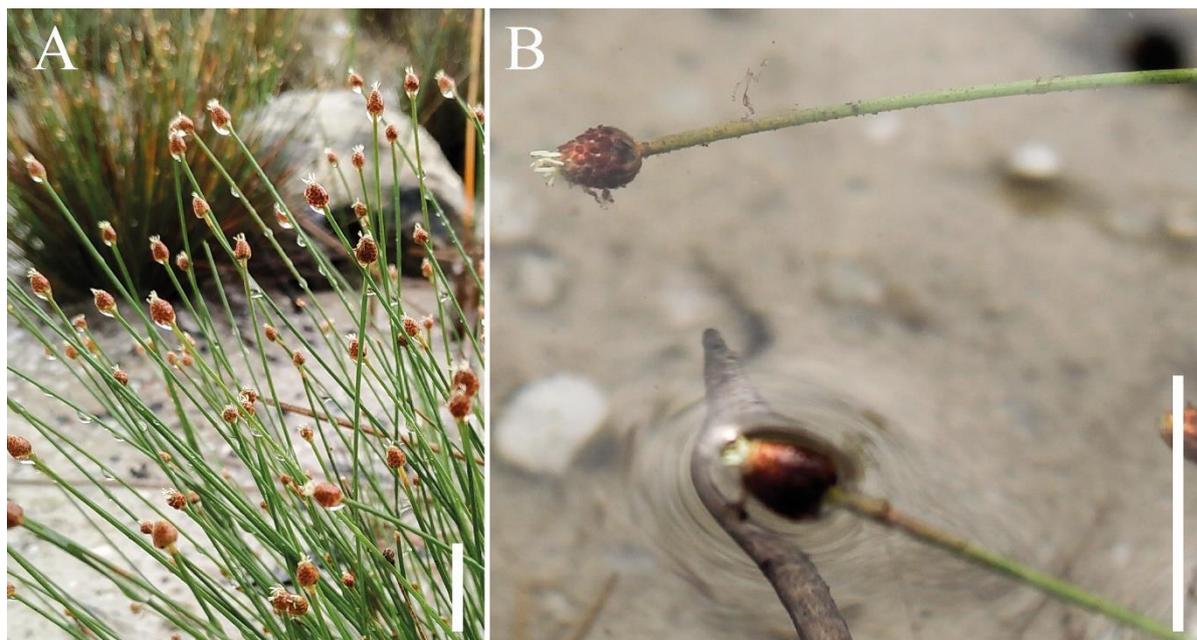


Figura 1. Inflorescências de *Eleocharis geniculata* em indivíduos da RPPN Nossa Senhora do Oiteiro, Maracáipe, PE. A: Inflorescências retendo gotas de chuva. B: Inflorescências submersas durante a maré alta. Escalas: 10 mm.

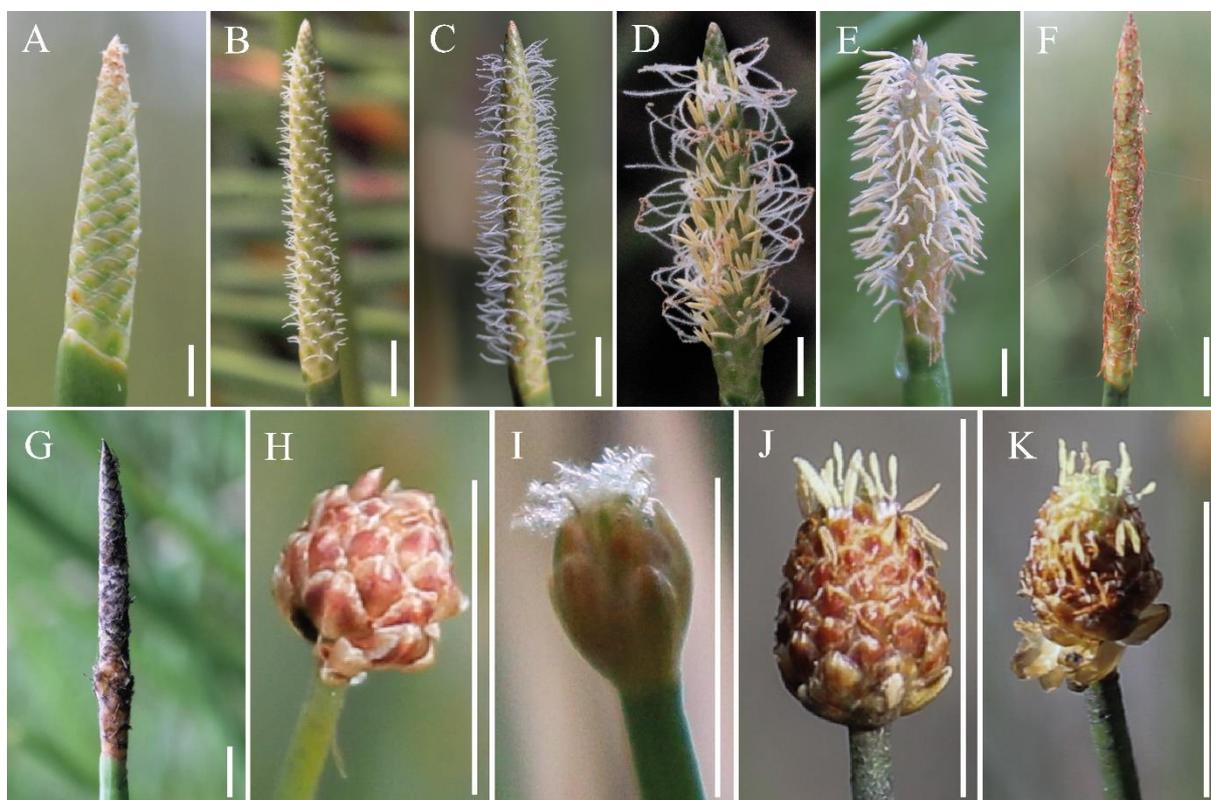


Figura 2. Antese floral de *Eleocharis mutata* (A-G) e *E. geniculata* (H-K) em indivíduos da RPPN Nossa Senhora do Oiteiro, Maracáipe, PE destacando as fases feminina, que dura dois

dias, e a masculina, com duração de pelo menos cinco dias consecutivos. A e H: fase de botão, B – C e I: fase feminina, D – F e J: fase masculina, G e K (base da inflorescência): fase de fruto. Escalas: 5 mm.

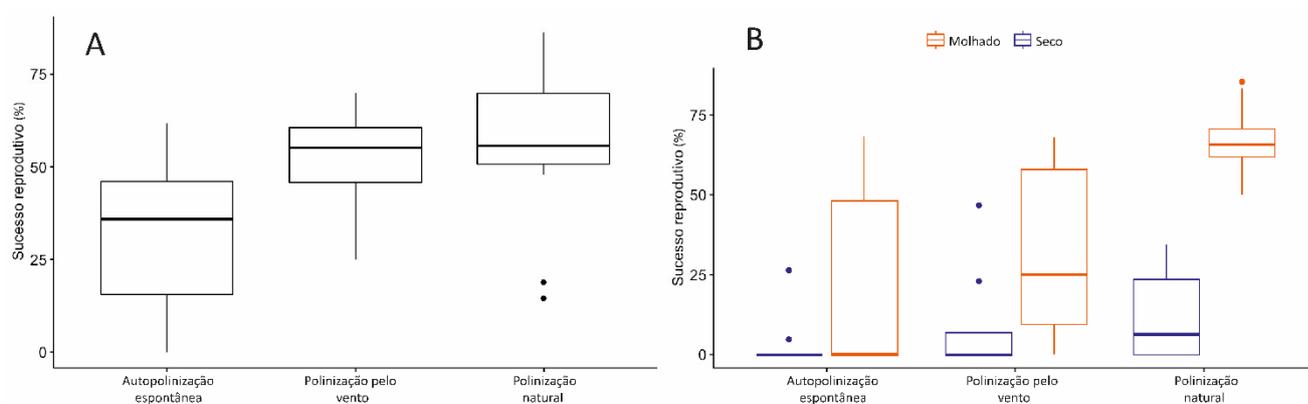


Figura 3. Boxplot do sucesso de sucesso reprodutivo de *Eleocharis mutata* em diferentes tratamentos de polinização em indivíduos da RPPN Nossa Senhora do Oiteiro, Maracáipe, PE (A). boxplot do sucesso de sucesso reprodutivo de *Eleocharis geniculata* em diferentes tratamentos de polinização com e sem exposição a água (B).

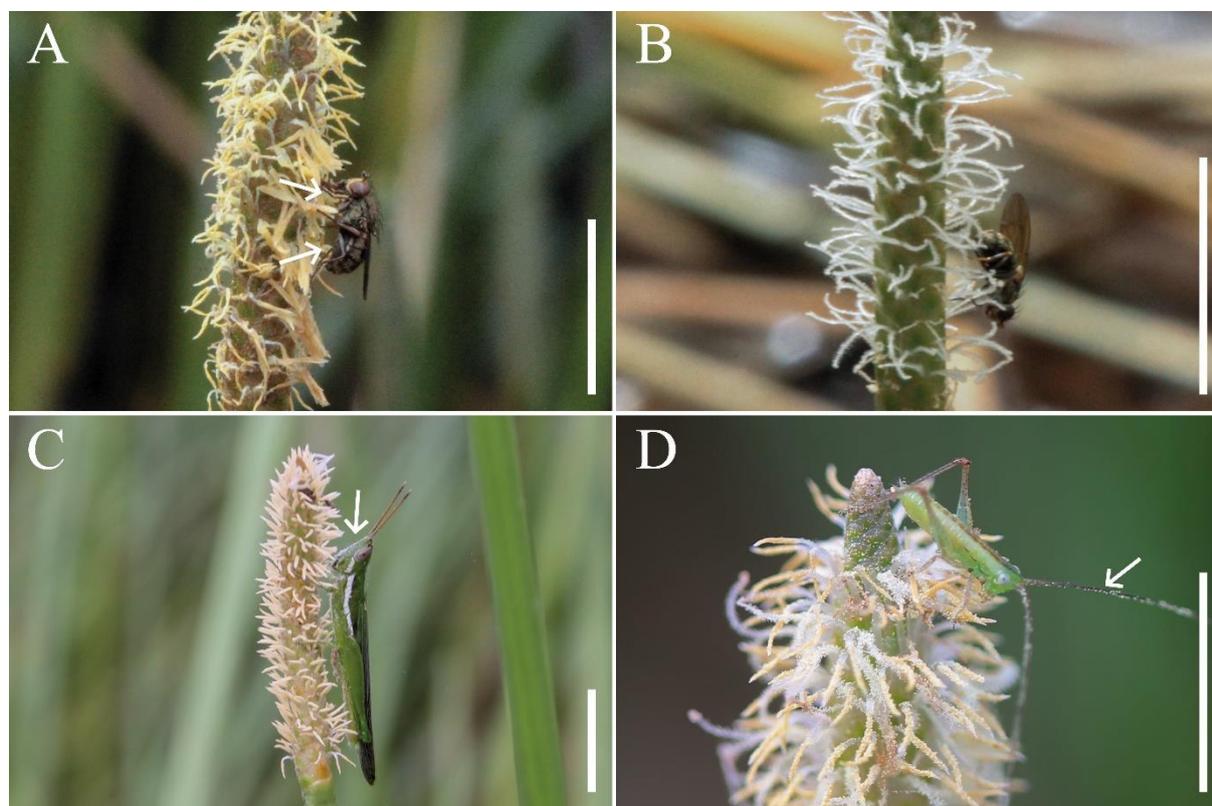


Figura 4. Visitantes florais de *Eleocharis mutata* em indivíduos da RPPN Nossa Senhora do Oiteiro, Maracáipe, PE. A: Mosca Fanniidae visitando flores em fase masculina. B: Mosca

Fanniidae visitando flores em fase feminina. C: Acrididae sp. visitando flores em fase masculina. D: Gryllidae sp. visitando flores em fase masculina. Setas apontam para o pólen localizado no corpo dos insetos. Escala: 10 mm.

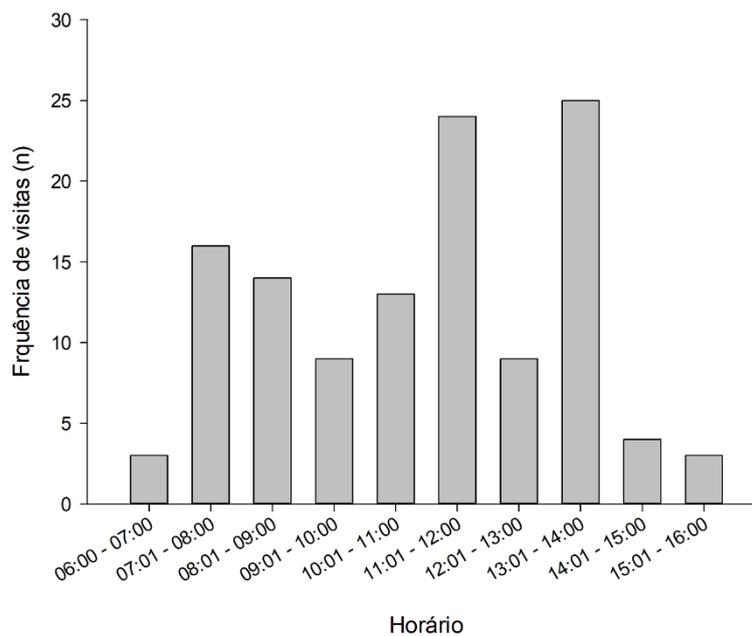


Figura 5. Frequência total de oito visitantes florais em *Eleocharis mutata* em indivíduos da RPPN Nossa Senhora do Oiteiro, Maracápe, PE.

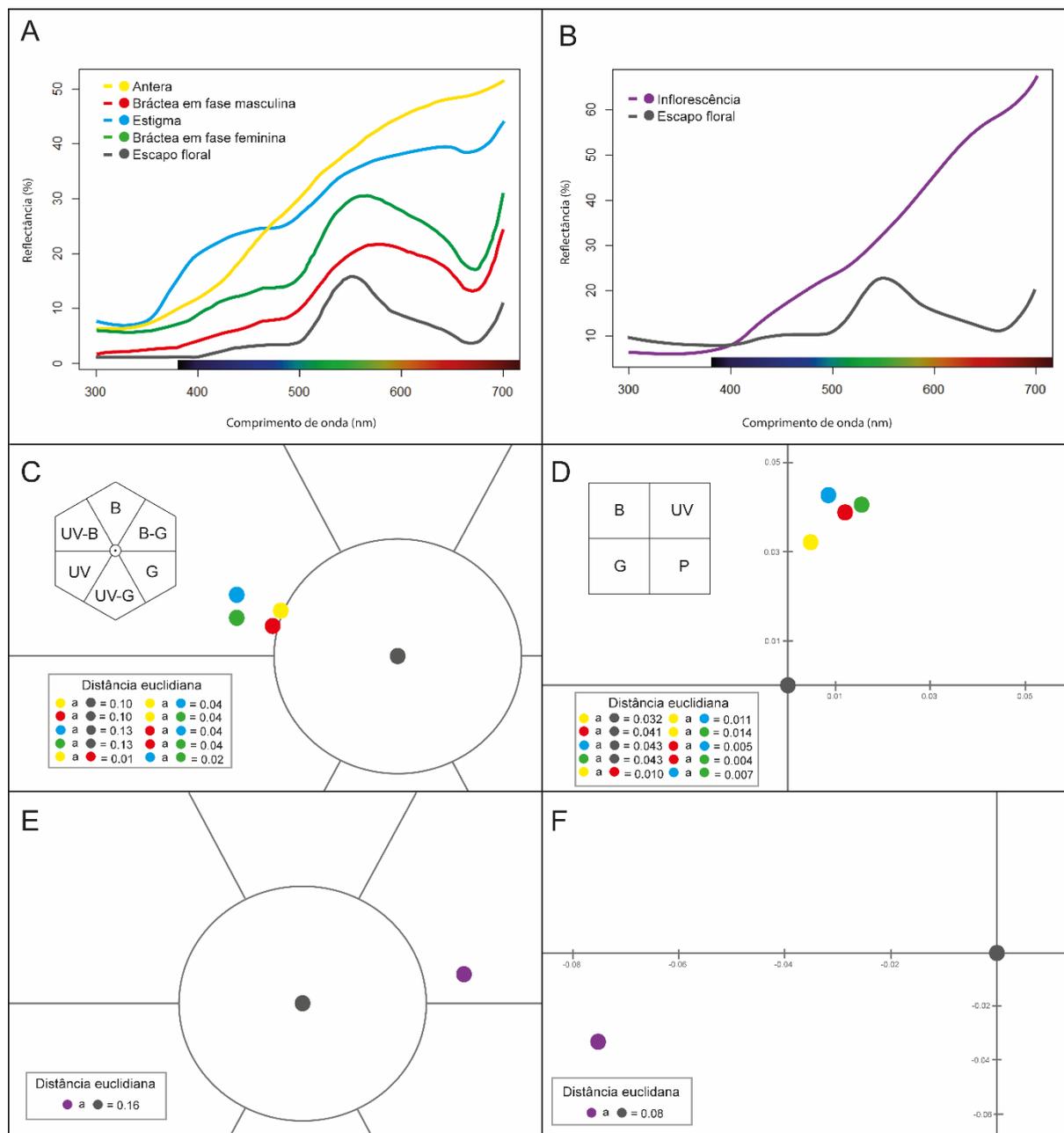


Figura 6. Espectrofotometria e modelos de visão de cores em *Eleocharis mutata* (A, C e E) e *E. geniculata* (B, D e F). Curva de espectrofotometria (A e B); Modelo de visão de cores de abelhas (C e D) e em moscas (E e F). Anteras: pontos e linhas em amarelo. Bráctea de flores em fase masculina: pontos e linhas em vermelho. Estigma: pontos e linhas em azul. Bráctea de flores em fase feminina: pontos e linhas em verde. Inflorescências: pontos e linhas em roxo. Escapos florais (plano de fundo): pontos e linhas em preto.

5 CONCLUSÕES

Nesta dissertação analisamos quais são os vetores de polinização envolvidos no sucesso reprodutivo de *Eleocharis mutata* e *E. geniculata*. Ambas as espécies apresentam atributos relacionados à polinização pelo vento, como exposição das estruturas reprodutivas, alta razão pólen-óvulo e protoginia. Em *E. mutata*, de fato o vento foi o principal vetor no sucesso reprodutivo, enquanto que em *E. geniculata*, foi possivelmente a água, uma vez que houve diminuição no sucesso reprodutivo quando a interação com a água foi excluída, sendo possível que este vetor tenha influência na reprodução da espécie. Foram registrados oito visitantes florais diferentes em *E. mutata*, sendo o principal uma mosca Fanniidae. Estes visitantes podem estar associados a polinização pelo vento induzida por insetos, visto que movimentam as inflorescências ao se deslocarem de uma para a outra durante as visitas, possibilitando a liberação do pólen no ar. A coloração das estruturas reprodutivas e brácteas florais são visíveis para os insetos, porém as estruturas não são distinguíveis entre si, sendo relacionados à atração dos visitantes em *E. mutata*. Os COV's florais emitidos por *E. mutata* são encontrados em frutos em decomposição, bem como em flores enganosas de Orchidaceae e também são atrativos para Diptera. Sendo assim, as flores em fase feminina, que não possuem recursos (pólen), podem estar utilizando um sistema de engano, uma vez que as flores são visualmente iguais e apresentam esse tipo de buquê floral. Com isto, a partir deste estudo, pode-se sugerir duas estratégias reprodutivas inéditas em Cyperaceae, a polinização por engano em *E. mutata* e a possível polinização pela água em *E. geniculata*, ampliando o conhecimento acerca dos sistemas de polinização em Cyperaceae e auxiliando na compreensão da transição entre sistemas de polinização nesse grupo.

6 ANEXO A – NORMAS PARA PUBLICAÇÃO NO PERIÓDICO PLANT BIOLOGY

Author Guidelines

Downloads: Page Charge Form.

Editorial Policy

Plant Biology publishes research results from all fields of plant science. Manuscripts must be of general interest, not only addressed to a specialized readership. The journal encourages publications with an interdisciplinary approach.

Plant Biology accepts

1. Problem-oriented original research papers (maximum 9000 words)
2. Problem-oriented short research papers (maximum five typeset pages)
3. Concise review articles
4. Acute views, i.e., comments on actual problems and provocative opinion articles.

Purely descriptive papers will not be accepted. The Editors welcome contributions from all over the world.

Effective with the 2015 volume, this journal will be published in an online-only format. Print subscription and single issue sales are available from Wiley's Print-on-Demand Partner. To order online click through to the ordering portal from the journal's subscribe and renew page on Wiley Online Library.

Data Sharing and Data Accessibility

Plant Biology will consider for review articles previously available on preprint servers. Authors may also post the submitted version of their manuscript to preprint servers at any time. Authors are requested to update any pre-publication versions with a link to the final published article

As normas completas para publicação podem ser acessadas em:

<https://onlinelibrary.wiley.com/page/journal/14388677/homepage/ForAuthors.html>