

ANA VIRGÍNIA DE LIMA LEITE

**Sistema Reprodutivo em Plantas da Caatinga: Evidências de
um Padrão**

Recife-PE

2006

ANA VIRGÍNIA DE LIMA LEITE

**Sistema Reprodutivo em Plantas da Caatinga: Evidências de um
Padrão**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Doutor em Biologia Vegetal.

Orientadora: Profa. Dra. Isabel Cristina Machado
Co-Orientador: Prof. Dr. Peter Edward Gibbs

Recife-PE

2006

Leite, Ana Virgínia de Lima

Sistema reprodutivo em plantas da caatinga: evidências de um padrão – Recife: O Autor, 2006.

v, 105 folhas : il., fig., tab.

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco.
CCB. Biologia Vegetal, 2007.

Inclui bibliografia e anexo.

1. Biologia reprodutiva 2. Polinização 3. Plantas da caatinga
– Sistema reprodutivo I. Título.

581.162.3 CDU (2.ed.)
571.864 CDD (22.ed.)

UFPE
CCB – 2007-091

ANA VIRGÍNIA DE LIMA LEITE

“SISTEMA REPRODUTIVO EM PLANTAS DA
CAATINGA: EVIDÊNCIAS DE UM PADRÃO”

BANCA EXAMINADORA:

Isabel Cristina Machado

Prof^a. Dra. Isabel Cristina Sobreira Machado (orientadora) - UFPE

Mary Janice Lima dos Santos

Dra. Mary Janice Lima dos Santos

Leonor Morellato

Prof. Dra. Leonor Patrícia Cerdeira Morellato – UNESP-Rio Claro

Paulo Eugênio Alves Macedo de Oliveira

Prof^o. Dr. Paulo Eugênio Alves Macedo de Oliveira - UFU

Ariadna Valentina de F. e Lopes

Prof^a. Dra. Ariadna Valentina de Freitas e Lopes - UFPE

Recife-PE.
2006

AGRADECIMENTOS

A Deus, por ter permitido mais esta conquista;

A toda minha família maravilhosa, pelas brincadeiras, pelo enorme amor, apoio e compreensão em todos os momentos;

Aos orientadores Isabel Cristina Machado e Peter Edward Gibbs pelas valiosas sugestões, orientações e importantes ensinamentos ao longo da realização da pesquisa;

A Ariadna Lopes por estar sempre disposta a ajudar, tirando dúvidas e orientando também meus passos desde o mestrado;

À Sra. Ana Maria Almeida por ter permitido a realização do trabalho de campo em sua fazenda e por ter me hospedado em sua casa;

À Sra. Eunice Brás por ter permitido a realização de algumas pesquisas na RPPN Fazenda Almas;

A André Santos por sua compreensão, companheirismo e ajuda constante ao longo de vários anos. Também pelo tempo dispensado durante algumas idas ao campo, por sua versatilidade (prestando apoio logístico, atuando também como mateiro, motorista e carregador de escada) e pela ajuda com os testes estatísticos;

A Tarcila Nadia pela amizade, momentos de descontração e por sua valiosa ajuda durante o trabalho de campo;

Aos colegas Natan Messias e Eduardo Barros pelas ajudas durante uma ida ao campo;

À Sra. Tonila pelos lanches deliciosos que tornaram as idas ao campo ainda mais gostosas;

Aqueles que gentilmente me acolheram em suas casas, nas pessoas de Sra. Tota, Sr. Ovídio, Sra. Socorro, Claudeci e Claudiana;

Ao professor Marcelo Guerra, pela permissão ao uso do microscópio de fluorescência para análises de crescimento de tubos polínicos;

Às Dras. Rita de Cássia e Maria Bernadete Costa e Silva, da Empresa Pernambucana de Pesquisas Agropecuárias (IPA), pela identificação taxonômica de algumas das espécies vegetais estudadas;

Aos especialistas que identificaram os insetos: Dra. Danúncia Urban (UFPR) e Dr. Fernando César Vieira Zanella (UFCG);

Ao Cícero (Laboratório de Citogenética), pelas ajudas prestadas durante as observações de tubo polínico;

A Marcelo e Claudeci que algumas vezes me ajudaram, facilitando meu trabalho de campo;

A todos os colegas do Laboratório de Biologia Floral e Reprodutiva da UFPE;

A CAPES, pela bolsa concedida para a realização desta pesquisa;

ÍNDICE

AGRADECIMENTOS.....	IV
INTRODUÇÃO	8
FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA.....	9
Introdução	9
Sistema reprodutivo nas Angiospermas	9
Sistema reprodutivo <i>vs.</i> formações vegetacionais	13
Conservação e sistema reprodutivo	17
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	19
CAPÍTULO 1: BIOLOGIA REPRODUTIVA EM PLANTAS DA CAATINGA, NORDESTE DO BRASIL	28
CAPÍTULO 2: BIOLOGIA REPRODUTIVA EM <i>CAESALPINIA PYRAMIDALIS</i> TUL. (LEGUMINOSAE-CAESALPINIOIDEAE), UMA ESPÉCIE ENDÊMICA DA CAATINGA.....	57
CAPÍTULO 3: MONOFILIA EM <i>AOSA RUPESTRIS</i> (GARD.) WEIGEND NA CAATINGA, NORDESTE DO BRASIL: MAIS UM CASO DE POLINIZAÇÃO EXCLUSIVA POR ABELHA COLLETIDAE EM LOASACEAE	79
CONCLUSÕES.....	97
RESUMO.....	98
ABSTRACT	99
ANEXOS.....	99

INTRODUÇÃO

Elevada quantidade de informações tem sido gerada sobre a biologia reprodutiva para um grande número de espécies vegetais distribuídas em diversas famílias, entre as várias formas de vida e ocorrentes tanto em zonas tropicais quanto temperadas (e.g. Simpson, 1977; Godley, 1979; Bawa *et al.*, 1985; Garwood & Horvitz, 1985; Barrett & Hellenur, 1987; Dafni & O'Toole, 1994). Essas informações podem levar à compreensão da estrutura e diversidade das comunidades (Ashton, 1969; Bawa, 1990), bem como das relações ecológicas entre as plantas e os polinizadores. Através do conhecimento da biologia reprodutiva das espécies pode-se estimar o potencial de vulnerabilidade destas às perturbações ambientais, bem como estabelecer comparações entre: (a) as diferentes formações vegetacionais, (b) as formas de vida e (c) a freqüência de espécies autocompatíveis e xenógamas. Além disso, com as informações do tipo de sistema reprodutivo de uma espécie particular, pode-se estimar, através do uso de marcadores genéticos, se o mecanismo de auto-incompatibilidade resulta em exogamia ou endogamia.

Estudos sobre o sistema reprodutivo no Brasil, ao nível de comunidades, não são disponíveis para a floresta Atlântica, Amazônia e Pantanal. Para a Caatinga, apenas os trabalhos de Machado (1990) e Machado *et al.* (2006) trazem informações sobre os sistemas sexuais e reprodutivos de espécies ocorrentes nesse ecossistema. Entretanto, informações sobre outros aspectos mais detalhados da biologia reprodutiva (por exemplo, razões fruto/flor, semente/óvulo e crescimento de tubos polínicos) ainda são escassos ou ausentes. A Caatinga constitui um ecossistema exclusivamente brasileiro e compreende uma das 37 grandes áreas naturais do planeta (Gil, 2002; MMA, 2002). Embora esforços tenham sido direcionados para a conservação desse ecossistema (Leal *et al.*, 2005), a eficiência destes vai depender também da amplitude de conhecimento sobre os vários aspectos da biologia reprodutiva de suas espécies.

A fim de aumentar as informações disponíveis para a Caatinga, foram realizados no presente trabalho, estudos sobre a biologia reprodutiva de espécies vegetais que ocorrem nessa formação vegetacional. As informações estão divididas em três capítulos: (1) referente a aspectos da biologia reprodutiva de 14 espécies lenhosas, características desse ecossistema, bem como uma revisão de trabalhos contendo informações sobre os

sistemas sexuais e reprodutivos de outras 39 espécies distribuídas entre as diferentes formas de vida; (2) estudo da biologia reprodutiva de *Caesalpinia pyramidalis*, espécie típica da Caatinga e (3) estudo de caso envolvendo o papel de abelhas oligoléticas na polinização e reprodução de uma espécie herbácea da família Loasaceae. Espera-se com estes estudos, inserir a Caatinga no contexto de conhecimento das demais formações vegetacionais da América do Sul e orientar futuras pesquisas sobre o sistema reprodutivo e demais aspectos da biologia reprodutiva.

FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

Introdução

Análises acerca da biologia reprodutiva de espécies vegetais exercem um papel ecológico fundamental, principalmente quando tratadas ao nível de populações ou comunidades. Estudos sobre esse tema podem contemplar informações quanto ao tipo de sistema reprodutivo, relações de dependência das espécies com os seus polinizadores e o sucesso reprodutivo pré-emergente, que corresponde ao número de sementes viáveis que são incorporadas ao meio ambiente (*sensu* Wiens *et al.*, 1987). Ainda, essas informações dão suporte a pesquisas que abordam outros processos biológicos, tais como fenologia, polinização, dispersão, herbivoria e predação (v. Bawa & Hadley, 1990).

O objetivo desta seção foi reunir informações disponíveis na literatura sobre sistemas reprodutivos vegetais. Inicialmente foi elaborada uma breve revisão sobre o tema, dando enfoque apenas em alguns dos principais pontos que levaram ao conhecimento atual dos mecanismos envolvidos no processo de reprodução sexual nas plantas. O item seguinte traz informações sobre trabalhos que têm sido realizados ao nível de comunidade. Por fim, é abordada a importância de estudos do sistema reprodutivo para a conservação das espécies.

Sistema reprodutivo nas Angiospermas

A polinização e a reprodução dos vegetais têm despertado a atenção de vários pesquisadores ao longo dos anos, possivelmente desde os primórdios das atividades agrícolas. Theophrastus (373-287 A.C.) já apresentava uma noção inicial sobre o

mecanismo de fertilização nas plantas quando ressaltou que em *Phoenix dactylifera* havia a necessidade de proximidade entre “machos” e “fêmeas” para ocorrer a formação e o amadurecimento do fruto (Apud Proctor *et al.*, 1996). Apesar dos escritos de Theophrastus, a possibilidade de sexo nas plantas foi rejeitada por Caesalpino (1519-1630). Os estudos científicos, abordando aspectos de polinização e reprodução dos vegetais, tiveram grande impacto com Camerarius em 1694, que reconheceu a sexualidade das plantas e a função das estruturas sexuais da flor para a formação do fruto (Apud Faegri & Pijl, 1979). Em algumas das observações realizadas por Camerarius, ficou constatado que, ao remover as anteras das flores masculinas de *Ricinus communis*, as flores femininas não produziam frutos. Através de seus estudos, concluiu também que a grande maioria das plantas era hermafrodita (Apud Proctor *et al.*, 1996).

Os séculos XVII e XVIII constituíram o principal período quanto à aceitação da sexualidade nas plantas e a descoberta da importância da polinização cruzada (Schmid, 1975). A descoberta da necessidade de polinização cruzada e do papel dos insetos no transporte de pólen, por Dobbs (1750) e Müller (1751), abriram novas perspectivas sobre a reprodução das plantas. No que antes se acreditava ser um mecanismo passivo, no qual a própria flor se autopolinizava, ficou evidente a necessidade também de agentes externos que promovessem a transferência dos grãos de pólen para o estigma da flor. Além disso, a partir das observações feitas por Kölreuter (1761) e Sprengel (1793) (Apud Faegri & Pijl, 1979) sobre, respectivamente, a obrigatoriedade da polinização cruzada e a dicogamia em algumas espécies vegetais, novos rumos foram seguidos, levando ao reconhecimento dos mecanismos de sistema reprodutivo das Angiospermas.

Desde 1764, Kölreuter percebeu o princípio da auto-esterilidade nas plantas a partir de seu estudo com *Verbascum pheoniceum*. Verificou que flores perfeitas, com ambas as estruturas reprodutivas, não produziam frutos através de autopolinização, mas eram capazes de produzir se fossem polinizadas por outros indivíduos (Apud de Nettancourt, 1977). Em 1877, Charles Darwin também trouxe importante contribuição para o conhecimento sobre o sistema reprodutivo das plantas, publicando um livro sobre o efeito da polinização cruzada e da autofertilização nas Angiospermas. Embora naquela época não houvesse informações suficientes para muitas indagações, Darwin propôs que havia uma lei geral na natureza em que as flores eram adaptadas à fertilização cruzada, pelo menos ocasionalmente, por pólen proveniente de uma planta distinta. Mesmo sem tomar conhecimento dos princípios da genética, descreveu a ocorrência de algumas

espécies auto-incompatíveis e constatou que esse mecanismo garante a alogamia (Richards, 1986). No início do século XX, a redescoberta das observações de Mendel foi fundamental para os estudos posteriores relacionados aos aspectos genéticos dos mecanismos de incompatibilidade das Angiospermas. Até então, as informações publicadas por Herbert (1837), Scott (1865) e Darwin (1878), por exemplo, diziam respeito à ausência de frutos formados a partir de autopolinizações, sem entrar em detalhes quanto ao processo pelo qual a auto-incompatibilidade ocorria (Apud Arasu, 1968).

Três maiores sistemas de auto-incompatibilidade foram reconhecidos entre as Angiospermas: Heteromórfico, Homomórfico gametofítico e Homomórfico esporofítico. Espécies que apresentam auto-incompatibilidade heteromórfica caracterizam-se por possuírem indivíduos com duas (distilia) ou três (tristilia) formas florais. Em espécies distílicas, por exemplo, há a ocorrência de flores que possuem estiletes longos, chamadas de longistilas e flores com estiletes curtos, as brevistilas. Desde o século XVI, a presença de diferentes morfos florais foi reconhecida como uma característica de certos grupos de Angiospermas, quando Clusius estudava espécies do gênero *Primula* (Apud Barrett, 1992). Posteriormente, Darwin (1862) e Hildebrand (1863) publicaram suas observações iniciais também com espécies desse gênero. Darwin havia verificado que em espécies distílicas, uma das formas era completamente fértil apenas quando polinizada com pólen proveniente de flores com o outro tipo floral (por exemplo, flores longistilas *vs.* flores brevistilas) (Apud Arasu, 1968). Somente em 1880, Darwin adotou o termo ‘Heterostilia’ para descrever essa condição observada em flores de diferentes indivíduos da mesma espécie (Apud Arasu, 1968). Devido ao fácil reconhecimento dos distintos morfos florais, cerca de 25 famílias e 165 gêneros têm sido mencionados como apresentando o sistema de auto-incompatibilidade heteromórfico (Ganders, 1979). Geneticamente, esse sistema é controlado por um gene com dois alelos (um dominante e um recessivo, nas espécies distílicas) e dois genes epistáticos (cada um com dois alelos dominante-recessivo, em espécies tristílicas) (Ganders, 1979). Com relação ao sistema heteromórfico, as publicações de Vuilleumier (1967) e Ganders (1979) trouxeram importantes contribuições. Alguns estudos posteriores, como àqueles publicados por Barrett (1988, 1992), Lloyd & Webb (1992), Barrett & Cruzan (1994) e Barrett & Jesson (2000) também contribuíram com informações detalhadas e complementares sobre esse mecanismo.

Estudos pioneiros realizados por Prell (1921), East & Mangelsdorf (1925), East

(1926) e Lehmann (1926), juntamente com Filzer (1926), deram suporte ao estabelecimento do mecanismo oposicional (Apud Arasu, 1968) para explicar o sistema de auto-incompatibilidade, atualmente chamado de homomórfico gametofítico. No entanto, entre os estudos realizados, houve maior aceitação às observações feitas por East & Mangelsdorf (1925) com *Nicotiana sanderae* (Solanaceae). Estima-se que o sistema homomórfico gametofítico seja o mais comum e ocorra em pelo menos 71 famílias de Angiospermas (Richards, 1986), porém, esse número pode ser menor, uma vez que algumas informações de espécies apresentando esse sistema têm sido baseadas em características como presença de pólen com duas células, ausência de mais de um morfo floral e ausência de inibição do pólen na região estigmática (v. Brewbaker, 1957; Talavera *et al.*, 2001).

Outro sistema de auto-incompatibilidade homomórfico, o esporofítico, foi proposto por Gerstel (1950) e Hughes & Babcock (1950), que observaram diferenças no mecanismo reprodutivo das espécies com as quais estavam pesquisando (*Parthenium argentatum* e *Crepis foetida*, respectivamente) (Apud Brewbaker, 1957). Esses autores propuseram um modelo para explicar o funcionamento do sistema esporofítico, mesmo havendo ainda uma carência de informações para explicar como os grãos de pólen apresentavam alta especificidade para determinado alelo, quando este alelo não estava aparentemente presente no grão de pólen. O sistema esporofítico parece estar presente em famílias, como por exemplo, Asteraceae, Brassicaceae, Convolvulaceae, Polygonaceae, Portulacaceae (v. Brewbaker, 1950). Ambos os sistemas homomórficos têm usualmente um controle genético de um gene com múltiplos alelos, porém, enquanto no gametofítico o alelo S do pólen efetivamente determina a reação de incompatibilidade, no esporofítico, a reação de incompatibilidade do pólen é determinada por ambos os alelos S presentes na planta mãe que originou o grão de pólen (v. de Nettancourt, 1977; Gibbs, 1986). Alguns trabalhos posteriores podem ser mencionados que tratam de aspectos genéticos ou morfológicos dos mecanismos homomórficos de incompatibilidade (e.g. Heslop-Harrison *et al.*, 1973; Boyle, 1997; Hiscock, 2000; Lawrence, 2000).

Em 1986, Seavey & Bawa introduziram o termo auto-incompatibilidade de ação tardia para as espécies em que tubos polínicos oriundos de autopolinizações crescem até o óvulo e, em geral, a fertilização ocorre antes da abscisão do pistilo, mas as flores não chegam a formar os frutos. Corresponde a um mecanismo no qual a reação de incompatibilidade pode ocorrer no ovário, no óvulo ou após a formação do zigoto.

Algumas espécies economicamente importantes como *Theobroma cacao* e *Medicago sativa* foram tratadas como auto-incompatíveis de ação tardia por Seavey & Bawa (1986). Entretanto, alguns autores (Klekowski Jr., 1988; Krebs & Hancock, 1991; Weller & Ornduff, 1991) têm comentado que esse fenômeno pode ser explicado pela depressão endogâmica, devido aos efeitos deletérios causados por alelos recessivos. Algumas características têm sido destacadas para ajudar a distinguir a auto-incompatibilidade de ação tardia da depressão endogâmica, tais como: (1) poucos (próximo a zero) ou nenhum fruto é produzido após autopolinizações; (2) após autopolinizações os pistilos caem de maneira uniforme, ativa; (3) pode-se esperar que em uma população haja indivíduos interincompatíveis, com um número limitado de indivíduos intercompatíveis (Seavey & Bawa, 1986; Sage *et al.*, 1994). A auto-incompatibilidade de ação tardia tem sido bastante discutida recentemente e já foi registrada para várias espécies de diferentes famílias, como por exemplo, em Asclepiadaceae (Lipow & Wyatt, 1998, 2000), Apocynaceae (Lipow & Wyatt, 1999), Bignoniaceae (Gibbs & Bianchi, 1999; Bittencourt Jr. & Semir, 2005), Bombacaceae (Gibbs *et al.*, 2004; Gibbs & Bianchi, 1993), Leguminosae (Kenrick *et al.*, 1986; Gibbs & Sasaki, 1998; Gibbs *et al.*, 1999) e Velloziaceae (Oliveira *et al.*, 1991).

Característica interessante, embora ainda pouco estudada, é a possibilidade de uma espécie auto-incompatível de ação tardia produzir frutos com sementes provenientes de polinizações mistas (autopolinização e polinização cruzada na mesma flor). Bertin & Sullivan (1988) demonstraram que a polinização mista em *Campsis radicans* produziu frutos com uma proporção de 2-33% de sementes provenientes de autopolinização. Essa característica tem sido mencionada para a família Bombacaceae, em algumas espécies dos gêneros *Cavanillesia* (Murawski & Hamrick, 1992), *Ceiba* (Gibbs *et al.*, 2004), *Pseudobombax* (Gribel & Gibbs, 2002). Entretanto, a maioria dos estudos envolvendo espécies auto-incompatíveis de ação tardia relata, em linhas gerais, a proporção de frutos produzidos através de polinizações controladas e análises do crescimento de tubos polínicos. Para a maioria das espécies, tubos polínicos de autopolinização chegam até o óvulo, podendo penetrar a micrópila.

Sistema reprodutivo vs. formações vegetacionais

No nível de comunidades, várias informações têm sido fornecidas sobre o sistema reprodutivo, embora com um número ainda relativamente baixo de espécies (N=744).

Diferentes formações vegetacionais têm sido estudadas, como florestas tropicais úmidas (e.g. Bawa, 1974; Sobrevida & Arroyo, 1982; Bawa *et al.*, 1985; Ramirez & Seres, 1994), florestas neotropicais semi-decíduas e decíduas (Zapata & Arroyo, 1978; Bullock, 1985), Chaco (Aizen & Feinsinger, 1994; Bianchi *et al.*, 2000), Restinga (Ormond *et al.*, 1991; Matallana *et al.*, 2005), Cerrado (Saraiva *et al.*, 1996; Oliveira, 1996; Oliveira & Gibbs, 2000) e Caatinga (Machado, 1990; Machado *et al.*, 2006). Alguns estudos também foram realizados em ecossistemas de buritizal (Ramírez & Brito, 1990) e insulares (McMullen, 1987; Bernardello *et al.*, 2001). Dentre estas formações vegetacionais, considerando o número total de espécies analisadas, as florestas tropicais úmidas apresentaram maior percentual de espécies estudadas (Fig. 1A). Essas informações estão relacionadas com o tipo de sistema reprodutivo (autocompatível e auto-incompatível) ou com o número de espécies dióicas de uma determinada comunidade. Análises com esse enfoque servem como base para o estabelecimento de padrões reprodutivos locais (Ashton, 1969; Bawa, 1990), permitem também comparações entre comunidades de diferentes formações vegetais e fornecem subsídios para projetos de manejo de comunidade/ecossistemas.

Em sua maioria, os estudos realizados relacionam o percentual de espécies autocompatíveis e auto-incompatíveis na comunidade. Alta proporção de autocompatibilidade tem sido reportada principalmente em ecossistema insulares, tais como nas Ilhas Galápagos, Equador (n=41) (McMullen, 1987) e Juan Fernández, Chile (n=21) (Bernardello *et al.*, 2001), onde foram relatadas, respectivamente, 40 (98%) e 18 (85%) espécies autocompatíveis, distribuídas entre as formas de vida herbáceas, arbustivas e arbóreas. Ainda, Ramírez & Seres (1994), em uma floresta úmida na Venezuela, analisaram apenas monocotiledôneas herbáceas e verificaram que entre as 23 espécies estudadas, 17 (73,9%) eram autocompatíveis. Entre as formações vegetacionais estudadas, os números de espécies auto-incompatíveis e dióicas (xenógamas obrigatórias) observadas foram elevados para as florestas tropicais úmidas (Bawa, 1974; Sobrevida & Arroyo, 1982; Bawa *et al.*, 1985; Ramirez & Seres, 1994), florestas neotropicais semi-decíduas e decíduas (Zapata & Arroyo, 1978; Bullock, 1985), Restinga (Ormond *et al.*, 1991; Matallana *et al.*, 2005) e Cerrado (Saraiva *et al.*, 1996; Oliveira, 1996; Oliveira & Gibbs, 2000) (Fig. 1B).

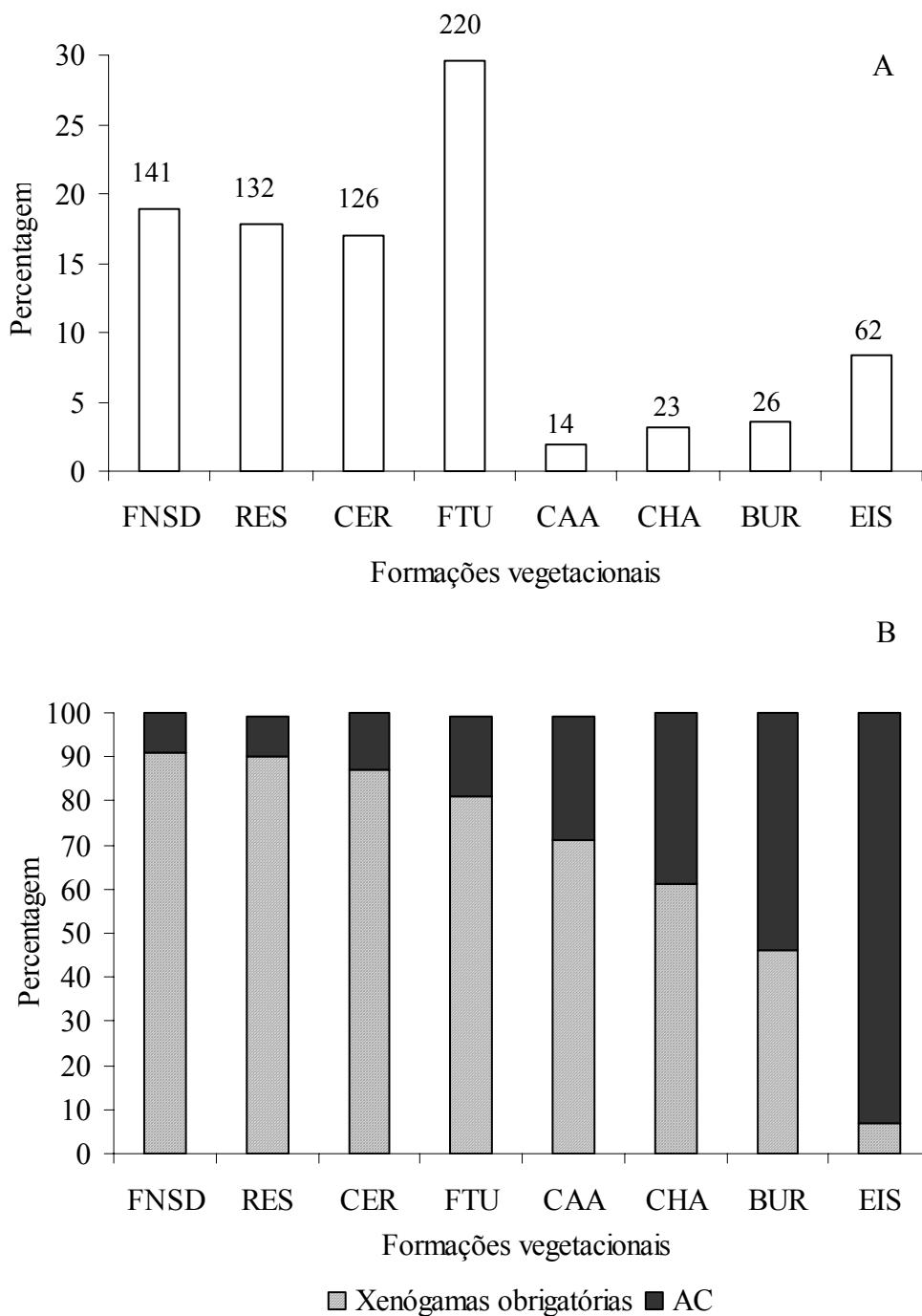


Figura 1. (A) Percentual e número de espécies já estudadas quanto ao sistema reprodutivo e dioicia, no nível de comunidades, para Floresta Neotropical semi-decídua e decídua (FNSD), Restinga (RES), Cerrado (CER), Floresta Tropical úmida (FTU), Caatinga (CAA), Chaco (CHA) e em ecossistemas de Buritzal (BUR) e insulares (EIS). (B) Percentual de espécies xenógamas obrigatórias (auto-incompatíveis e dióicas) e autocompatíveis entre as formações vegetacionais.

Em florestas tropicais há uma alta frequência de dioicia que em geral está relacionada com as formas de vida arbustiva e arbórea (Bawa, 1974). Famílias como Burseraceae, Clusiaceae, Meliaceae e Moraceae contribuem com maior número de espécies dióicas e estão comumente correlacionadas com ambas as formas de vida (e.g. Bawa & Opler, 1975; Sobrevila & Arroyo, 1982; Bawa *et al.*, 1985; Ramírez & Brito, 1990; Ormond *et al.*, 1991; Renner & Feil, 1993; Oliveira, 1996; Saraiva *et al.*, 1996). Embora haja uma relação positiva entre dioicia e os hábitos arbustivos e arbóreos, Bullock (1985), em uma floresta decídua no México, encontrou 16 espécies dióicas de trepadeiras (13%), duas herbáceas (1,6%) e uma epífita (0,8%). Em área de restinga no Brasil, Matallana *et al.* (2005), mencionaram também um percentual de 4% de espécies herbáceas apresentando dioicia.

Contrário ao que foi assumido por Federov (1966), o qual relatou que a polinização cruzada deveria ser escassa em árvores da floresta tropical úmida, havendo predominância de autopolinização, alguns autores têm verificado a existência de relação entre espécies arbustivas-arbóreas e mecanismo de auto-incompatibilidade (Ashton, 1969; Bawa, 1974; Bawa *et al.*, 1985). Entretanto, para as espécies herbáceas, a freqüência desse mecanismo é relativamente baixa (Kress, 1983; Ramírez & Seres, 1994). De fato, entre os trabalhos que foram realizados com as diferentes formas de vida e que compararam as informações do sistema reprodutivo com os respectivos hábitos (n=107 espécies estudadas no total), os arbustivos e arbóreos compreendem àqueles com maior número de espécies analisadas (n=78), apresentando elevado percentual de auto-incompatibilidade (69%, n=54). Para os demais hábitos, distribuídos entre as ervas, trepadeiras, epífitas e hemiparasitas, apenas 29 espécies foram estudadas e destas, 31% são auto-incompatíveis e 68% autocompatíveis (Zapata & Arroyo, 1978; Sobrevila & Arroyo, 1982; Bullock, 1985; Ramírez & Brito, 1990; Aizen & Feinsinger, 1994).

A partir de trabalhos já publicados, Kress & Beach (1994) e Jaimes & Ramírez (1998) fizeram uma revisão sobre o tipo de sistema reprodutivo das espécies tropicais, considerando a forma de vida das mesmas (totalizando 178 espécies distintas). Unindo-se as informações obtidas em ambos os levantamentos, foram estudadas 94 espécies entre arbustos e árvores e 84 entre trepadeiras e ervas. Pode-se verificar maior percentual de incompatibilidade entre arbustos e árvores (69%, n=65) e o predomínio de autocompatibilidade entre as trepadeiras e ervas (82%, n=69), constituindo, assim, fortes evidências sobre a associação do tipo de sistema reprodutivo com a forma de vida

das espécies.

No Brasil, não há registros disponíveis sobre o sistema reprodutivo no nível de comunidade na Amazônia, floresta Atlântica e Pantanal. Porém, há muitos estudos com espécies individuais (e.g. Lopes & Machado, 1998, 1999; Gribel *et al.*, 1999; Gribel & Gibbs, 2002) e levantamentos do sistema sexual e aspectos da biologia floral e da polinização (e.g. Ormond *et al.*, 1993; Silva *et al.*, 1997; Matallana *et al.*, 2005). Para a Caatinga, Machado (1990) estudou a biologia floral, polinização e o sistema reprodutivo de 10 espécies entre ervas e arbustos, das quais seis eram auto-incompatíveis (cinco arbustos e uma erva) e as demais, autocompatíveis (duas ervas e dois arbustos). Recentemente Machado *et al.* (2006) conduziram um estudo sobre o sistema sexual de 147 espécies e realizaram uma revisão de trabalhos publicados até então sobre o sistema reprodutivo de espécies ocorrentes nesse ecossistema. As autoras relataram que para as 39 espécies já estudadas, entre ervas, lianas, arbustos e árvores, 61,5% eram auto-incompatíveis, representadas por 24 espécies. A proporção de autocompatibilidade foi de 38,5%, em 15 espécies.

Em geral, os trabalhos que têm sido realizados para grupos de espécies em áreas de Caatinga, trazem informações sobre fenologia, síndromes de polinização e de dispersão e sistemas sexuais (Barbosa *et al.*, 1989, 2002, 2003; Machado *et al.*, 1997; Griz & Machado, 2001; Machado & Lopes, 2003, 2004) ou, mais freqüentemente, estão relacionados com a polinização e reprodução de espécies isoladas (e.g. Vogel & Machado, 1991; Machado & Sazima, 1995; Lewis & Gibbs, 1999; Locatelli & Machado, 1999; Kiill & Ranga, 2000 a,b; Quirino & Machado, 2001; Machado *et al.*, 2002; Santos *et al.*, 2005). Entretanto, pouca ou nenhuma atenção tem sido dada, no nível de comunidades, a aspectos detalhados da biologia reprodutiva (i.e., razões fruto/flor, semente/óvulo; sucesso reprodutivo; mecanismos de incompatibilidade; número de flores e frutos por inflorescência; etc.) de grupos de espécies típicas desse ecossistema.

Tendo em vista os dados fornecidos a partir dos vários trabalhos já publicados em diferentes ecossistemas, faz-se necessário também estudos que levem em consideração as relações diretas entre o sistema reprodutivo, vulnerabilidade e a polinização.

Conservação e sistema reprodutivo

Um dos maiores desafios da biologia da conservação é manter os sistemas

ecológicos funcionando de maneira adequada, apesar do acelerado processo de perda e fragmentação de habitat (Primack & Rodrigues, 2001). A tarefa é difícil porque estes processos exercem grande influência negativa em várias dimensões da ecologia, indo desde a autoecologia, passando pela ecologia de populações, comunidades e ecossistemas, até a ecologia global (Primack & Rodrigues, 2001). Em uma escala intermediária, a perda e fragmentação de habitat afetam a ecologia reprodutiva vegetal, por interferir nas relações mutualísticas entre plantas e animais (Murcia, 1995; Kearns & Inouye, 1997; Renner, 1998).

Uma das consequências mais críticas da perda e fragmentação de habitat é a diminuição do fluxo polínico e, consequentemente gênico, entre os indivíduos em decorrência da redução e isolamento das populações (Aizen & Feinsinger, 1994; Murcia, 1995; Young *et al.*, 1996). Por exemplo, para espécies auto-incompatíveis ou dióicas, que dependem obrigatoriamente da participação dos vetores de polinização para reprodução, a diminuição do fluxo de pólen ou mesmo a chegada de grãos não compatíveis no estigma resultam em baixa produção de frutos e sementes (Kearns & Inouye, 1997). O baixo sucesso reprodutivo pode levar à perda de variabilidade genética e também à extinção local (Kearns & Inouye, 1997).

A sensibilidade de uma espécie vegetal à fragmentação pode depender tanto do sistema reprodutivo quanto da forma de vida (Murcia, 1995). Devido a elevada freqüência de auto-incompatibilidade ser observada principalmente entre as árvores (v. Stebbins, 1957; Bawa *et al.*, 1985) e estas apresentarem geralmente baixas densidades (Ashton, 1969), há uma tendência crescente de perda de espécies com esta forma de vida. Por isso, cada vez mais estão sendo necessários trabalhos abordando o sistema reprodutivo de espécies arbóreas isoladamente ou em comunidades. Com essas informações disponíveis, esforços devem ser conduzidos a fim de associar os vários aspectos da biologia reprodutiva das espécies com as características ecológicas do ambiente em que elas ocorrem e determinar meios para a conservação dos processos chave do ecossistema.

Para a Caatinga, análises recentes registraram cerca de 932 espécies vegetais, das quais 318 são endêmicas para essa região (Giulietti *et al.*, 2004). Quanto ao sistema reprodutivo, apenas uma pequena proporção das espécies registradas (ca. 5,57%, incluindo as do presente estudo) já foram estudadas e se considerarmos apenas a forma de vida arbórea, esse percentual é ainda menor (ca. 1,5%) (v. Silva & Machado, 1997; Kiill & Drumond, 2001; Primo, 2004; este estudo). Recentemente, esforços têm sido

direcionados para a biologia e conservação da Caatinga, uma vez que menos de 2% desse ecossistema está protegido sob a forma de unidades de conservação (Tabarelli *et al.*, 2000; Leal *et al.*, 2003, 2005). No entanto, a eficiência da conservação vai depender também de um bom conhecimento sobre a biologia reprodutiva de suas espécies, principalmente àquelas endêmicas ou que interferem de forma mais direta para a manutenção de processos tanto ecológicos quanto sócio-econômicos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AIZEN, M. A.; FEINSINGER, P. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. **Ecology**, v. 75, p. 330-351, 1994.
- ARASU, N. T. Self-incompatibility in angiosperms: a review. **Genetica**, 39, 1-24, 1968.
- ASHTON, P. S. Speciation among tropical forest trees: some deductions in the light of recent evidence. **Biological Journal of Linnean Society**, v. 1, p. 155-196, 1969.
- BARBOSA, D. C. A.; ALVES, J. L. H.; PRAZERES, S. M.; PAIVA, A. M. A. Dados fenológicos de 10 espécies arbóreas de uma área de caatinga (Alagoinha-PE). **Acta Botanica Brasílica**, v. 3, p. 109-117, 1989.
- BARBOSA, D. C. A.; SILVA, P. G. G.; BARBOSA, M. C. A. Tipos de frutos e síndromes de dispersão de espécies lenhosas da Caatinga de Pernambuco. In: TABARELLI, M; SILVA, J. M. C. (Orgs.). **Diagnóstico da Biodiversidade de Pernambuco**, v.2, Recife: Secretaria de Ciência, Tecnologia e Meio Ambiente, Fundação Joaquim Nabuco, Editora Massangana, 2002. Pp. 609-621.
- BARBOSA, D. C. A.; BARBOSA, M. C. A.; LIMA, L. C. M. Fenologia de espécies lenhosas da Caatinga. In: LEAL, I. R.; TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C. (Eds.). **Ecologia e conservação da Caatinga**. Recife: Editora Universitária-UFPE, 2003. Pp. 657-693.
- BARRETT, S. C. H.; HELENURM, K. The reproductive biology of boreal forest herbs. I. Breeding systems and pollination. **Canadian journal of Botany**, v. 65, p. 2036-2046, 1987.
- BARRETT, S. C. H. The evolution, maintenance and loss of self-incompatibility systems. In: Lovett-Doust, J.; Lovett-Doust, L. L. (Eds.). **Plant Reproductive Ecology**. Oxford: Oxford University Press, 1988. Pp. 98-124.
- BARRETT, S. C. H. **Evolution and function of heterostyly**. Berlin, Springer Verlag, 1992.
- BARRETT, S. C. H.; CRUZAN, M. B. Incompatibility in heteromorphic systems. In WILLIAMS, E. G.; CLARKE, A. E.; KNOX, R. B. (Eds.). **Genetic control of self-**

incompatibility and reproductive development in flowering plants. London: Kluwer Academic Publishers, 1994. Pp. 189-219.

BARRETT, S. C. H.; JESSON, L. K. The evolution and function of stylar polymorphisms in flowering plants. **Annals of Botany**, v. 85, p. 253-265, 2000.

BAWA, K. S. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. **Evolution**, v. 28, p. 85-92, 1974.

BAWA, K. S.; OPLER, P. A. Dioecism in tropical forest trees. **Evolution**, v. 29, p. 167-179, 1975.

BAWA, K. S.; PERRY, D. R.; BEACH, J. H. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. **American Journal of Botany**, v. 72, p. 331-345, 1985.

BAWA, K. S. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 21, p. 399-422, 1990.

BAWA, K. S.; HADLEY, M. **Reproductive ecology of tropical forest plants.** Man and the Biosphere Series. Paris, UNESCO, The Parthenon Publishing Group, 1990.

BERNARDELLO, G.; ANDERSON, G. J.; STUESSY, T. F.; CRAWFORD, D. J. A survey of floral traits, breeding systems, floral visitors, and pollination systems of the Angiosperms of the Juan Fernández Islands (Chile). **Botanical Review**, v. 67, p. 255-308, 2001.

BERTIN, R. I.; SULLIVAN, M. Pollen interference and cryptic self-fertility in *Campsis radicans*. **American Journal of Botany**, v. 75, p. 1140-1147, 1988.

BIANCHI, M. B.; GIBBS, P. E.; PRADO, D. E.; VESPRINI, J. L. Studies on the breeding systems of understorey species of a chaco woodland in NE Argentina. **Flora**, v. 195, p. 339-348, 2000.

BITTENCOURT JR, N. S.; SEMIR, J. Late-acting self-incompatibility and other breeding systems in *Tabebuia* (Bignoniaceae). **International Journal of Plant Science**, v.166, n. 3, p. 493-506, 2005.

BOYLE, T. H. The genetics of self-incompatibility in the genus *Schlumbergera* (Cactaceae). **Heredity**, v. 88, p. 209-214, 1997.

BREWBAKER, J. L. Pollen cytology and self-incompatibility systems in plants. **Journal of Heredity**, v. 48, p. 271-277, 1957.

BULLOCK, S. H. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. **Biotropica**, v. 17, p. 287-301, 1985.

DAFNI, A.; O' TOOLE, C. 1994. Pollination sysdromes in the Mediterranean: generalizations and peculiarities. In ARIANOUTSON, M.; GROVEY, R. H. (Eds.).

Plant-animal interactions in Mediterranean-type ecosystems. Netherland: Kluwer Academic Publishers, 1994. Pp. 125-135.

DARWIN, C. **Des effets de la fecondation croisée et de la fecondation directe dans de Regne Vegetal.** Paris, Reinwald Libraires-Éditeurs, 1877.

de NETTANCOURT, D. **Incompatibility in angiosperms.** New York, Springer Verlag, 1977.

EAST, E. M.; MANGELSDORF, A. J. A new interpretation of the hereditary behaviour of self-sterile plants. **Proceeding of the National Academic Science**, v. 11, p. 166-171, 1925.

FAEGRI, K.; PIJL, van der. L. **The principles of pollination ecology.** Oxford, Pergamon Press, 1979.

FEDEROV, A. The structure of the tropical rain forest and speciation in the humid tropics. **Journal of Ecology**, v. 54, p. 1-11, 1966.

GANDERS, F. R. The biology of heterostyly. **New Zealand Journal of Botany**, v. 17, p. 607-635, 1979.

GARWOOD, N. C.; HORVITZ, C. C. Factors limiting fruit and seed production of a temperate shrub, *Staphylea trifolia* (Staphyleaceae). **American Journal of Botany**, v. 72, p. 453-466, 1985.

GIBBS, P. E. Do homomorphic and heteromorphic self-incompatibility systems have the same sporophytic mechanism? **Plant Systematics and Evolution**, v. 154, p. 285-323, 1986.

GIBBS, P. E.; BIANCHI, M. Post-pollination events in species of *Chorisia* (Bombacaceae) and *Tabebuia* (Bignoniaceae) with late-acting self-incompatibility. **Botanica Acta**, v. 106, p. 64-71, 1993.

GIBBS, P.; SASSAKI, R. Reproductive biology of *Dalbergia miscolobium* Benth. (Leguminosae-Papilionoideae) in SE Brazil: The effects of pistillate sorting on fruit-set. **Annals of Botany**, v. 81, p. 735-740, 1998.

GIBBS, P. E.; BIANCHI, M. B. Does late-acting self-incompatibility (LSI) show family clustering? Two more species of Bignoniaceae with LSI: *Dolichandra cyananchoides* and *Tabebuia nodosa*. **Annals of Botany**, v. 84, p. 449-45, 1999.

GIBBS, P. E.; OLIVEIRA, P. E.; BIANCHI, M. B. Postzygotic control of selfing in *Hymenaea stigonocarpa* (Leguminosae – Caesalpinoideae), a bat-pollinated tree of the Brazilian cerrados. **International Journal of Plant Science**, v. 160, p. 72-78, 1999.

GIBBS, P.; BIANCHI, M. B.; RANGA, N. T. Effects of self-, chase and mixed self/cross-pollinations on pistil longevity and fruit set in *Ceiba* species (Bombacaceae) with late-acting self-incompatibility. **Annals of Botany**, v. 94, p. 305-310, 2004.

GIL, P. R. **Wilderness – Earth's cast wild places**. Mexico, CEMEX, 2002.

GIULIETTI, A. M.; DU BOCAGE NETA, A. L.; CASTRO, A. A. J. F.; GAMARRA-ROJAS, C. F. L.; SAMPAIO, E. V. S. B.; VIRGÍNIO, J. F.; QUEIROZ, L. P.; FIGUEIREDO, M. A.; RODAL, M. J. N.; BARBOSA, M. R. V.; HARLEY, R. M. Diagnóstico da vegetação nativa do bioma Caatinga. In: SILVA, J. M. C.; TABARELLI, M.; FONSECA, M. T.; LINS, L. V. (Orgs.). **Biodiversidade da Caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação**. Brasília: MMA, UFPE, Conservation International do Brasil, Fundação Biodiversitas, EMBRAPA Semi-Árido, 2004. Pp. 48-90.

GODLEY, E. J. Flower biology in New Zealand. **New Zealand Journal of Botany**, v. 17, p. 441-466, 1979.

GRIBEL, R.; GIBBS, P. E.; QUEIRÓZ, A. L. Flowering phenology and pollination biology of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) in Central Amazonia. **Journal of Tropical Ecology**, v. 15, p. 247-263, 1999.

GRIBEL, R.; GIBBS, P. E. High outbreeding as a consequence of selfed ovule mortality and single vector bat pollination in the Amazonian tree *Pseudobombax munguba* (Bombacaceae). **International Journal of Plant Science**, v. 163, p. 1035-1043, 2002.

GRIZ, L. M. S.; MACHADO, I. C. S. Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, v. 17, p. 303-321, 2001.

HESLOP-HARRISON, J. R.; KNOX, R. B.; HOWLETT, B. Pollen wall proteins: “gametophytic” and “sporophytic” fractions in the pollen wall of Malvales. **Annals of Botany**, v. 37, p. 403-412, 1973.

HISCOCK, S. J. Genetic control of self-incompatibility in *Senecio squalidus* (Asteraceae): a successful colonizing species. **Heredity**, v. 85, p. 10-19, 2000.

JAIMES, I.; RAMÍREZ, N. Autocompatibilidad, autogamy y agamospermia en angiospermas tropicales. **Acta Biologica Venezolica**, v. 18, n. 3, p. 59-80, 1998.

KEARNS, C. A.; INOUYE, D. W. Pollinators, flowering plants, and conservation biology. **BioScience**, v. 47, n. 5, p. 297-307, 1997.

KENRICK, J. V.; KAUL, V.; WILLIAMS, E. G. Self-incompatibility in *Acacia retinoides*: site of pollen tube arrest is the nucellus. **Planta** v. 169, p. 245-250, 1986.

KILL, L. H. P.; RANGA, N. T. Biologia da polinização de *Merremia aegyptia* (L.) URB. (Convolvulaceae) no sertão de Pernambuco. **Naturalia**, v. 25, p. 149-158, 2000a.

KILL, L. H. P.; RANGA, N. T. Biologia floral e sistema de reprodução de *Jacquemontia multiflora* (Choisy) Hallier f. (Convolvulaceae). **Revista Brasileira de Botânica**, v. 23, p. 37-43, 2000b.

KILL, L. H. P.; DRUMOND, M. A. Biologia floral e sistema reprodutivo de *Gliricidia sepium* (Jacq.) Steud. (Fabaceae-Papilionoidae) na região de Petrolina, Pernambuco. **Ciência Rural**, v. 31, n. 4, p. 597-601, 2001.

KLEKOWSKI JR., E. J. Mutation, developmental selection and plant evolution. New York: Columbia University Press, 1988.

KREBS, S. L.; HANCOCK, J. F. Embryonic genetic load in the highbush blueberry, *Vaccinium corymbosum* (Ericaceae). **American Journal of Botany**, v. 78, p. 1427-1437, 1991.

KRESS, W. J. Self-incompatibility in Central American *Heliconia*. **Evolution**, v. 37, p. 735-744, 1983.

KRESS, W. J.; BEACH, J. H. Flowering plant reproductive systems. In: MCDADE, L. A.; BAWA, K. S.; HESPENHEIDE, H. A.; HARTSHORN, G. S. (Eds.). **La Selva: Ecology and natural history of a Neotropical rain forest**. Chicago: University of Chicago Press, 1994. Pp. 161-182.

LAWRENCE, M. J. Population genetics of the homomorphic self-incompatibility polymorphisms in flowering plants. **Annals of Botany**, v. 85, p. 221-226, 2000.

LEAL, I. R.; TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C. **Ecologia e conservação da Caatinga**. Recife, Editora Universitária- UFPE, 2003.

LEAL, I. R.; SILVA, J. M. C.; TABARELLI, M.; LACHER Jr., T. E. Changing the course of biodiversity conservation in the Caatinga of northeastern Brazil. **Conservation Biology**, v. 19, p. 701-706, 2005.

LEWIS, G.; GIBBS, P. Reproductive biology of *Caesalpinia calycina* and *C. pluviosa* (Leguminosae) of the Caatinga of north-eastern Brazil. **Plant Systematics and Evolution**, v. 217, p. 43-53, 1999.

LIPOW, S.; WYATT, R. Reproductive biology and breeding system of *Gonolobus suberosus* (Asclepiadaceae). **Journal of Torrey Botanical Society**, v. 125, p. 183-193, 1998.

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

LIPOW, S.; WYATT, R. Single gene control of postzygotic incompatibility in poke milkweed, *Aclepias exaltata* L. **Genetics**, v. 154, p. 893-907, 2000.

LLOYD, D. G.; WEBB, C. J. The evolution of heterostyly. In: BARRETT, S. C. H. (Ed). **Evolution and Function of Heterostyly**. New York: Springer Verlag, 1992. Pp. 151-178.

LOCATELLI, E.; MACHADO, I. C. S. Comparative study of the floral biology in two

Ornithophilous species of Cactaceae: *Melocactus zehntneri* and *Opuntia palmadora*. **Bradleya**, v. 17, p. 75-85, 1999.

LOPES, A. V.; MACHADO, I. C. Floral biology and reproductive ecology of *Clusia nemorosa* (Clusiaceae) in northeastern Brazil. **Plant Systematics and Evolution**, v. 213, p. 71-90, 1998.

LOPES, A. V.; MACHADO, I. C. Pollination and reproductive biology of *Rauvolfia grandiflora* (Apocynaceae): Secondary pollen presentation, herkogamy and self-incompatibility. **Plant Biology**, v. 1, p. 547-553, 1999.

MACHADO, I. C. S. **Biologia floral de espécies de caatinga no município de Alagoinha – PE**. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, São Paulo, 1990.

MACHADO, I. C.; SAZIMA, M. Biologia da polinização e pilhagem por beija-flores em *Ruellia asperula* Lindau (Acanthaceae) na caatinga, nordeste brasileiro. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 18, p. 27-33, 1995.

MACHADO, I. C. S.; BARROS, M.; SAMPAIO, E. V. S. B. Phenology of Caatinga species at Serra Talhada, PE, Northeastern Brazil. **Biotropica**, v. 29, p. 57-68, 1997.

MACHADO, I. C.; VOGEL, S.; LOPES, A. V. Pollination of *Angelonia cornigera* (Scrophulariaceae) by long-legged, oil-collecting bees in NE Brazil. **Plant Biology**, v. 4, p. 352-359, 2002.

MACHADO, I. C.; LOPES, A. V. Recursos florais e sistemas de polinização e sexuais em Caatinga. In: Leal, I.R., Tabarelli, M., Silva, J. M. C. (Eds.). **Ecologia e conservação da Caatinga**. Recife: Editora Universitária-UFPE, 2003. Pp. 515-563.

MACHADO, I. C.; LOPES, A. V. Floral traits and pollination systems in the Caatinga, a Brazilian tropical dry Forest. **Annals of Botany**, v. 94, p. 365-376, 2004.

MACHADO, I. C.; LOPES, A. V.; SAZIMA, M. Plant sexual systems and a review on breeding system studies in the Caatinga, a Brazilian tropical dry Forest. **Annals of Botany**, v. 97, p. 277-287.

MATALLANA, G.; WENDT, T.; ARAUJO, D. S .D.; SCARANO, F. R. High abundance of dioecious plants in a tropical coastal vegetation. **American Journal of Botany**, v. 92, p. 1513-1519, 2005.

MCMULLEN, C. K. Breeding systems of selected Galápagos islands Angiosperms. **American Journal of Botany**, v. 74, n. 11, p. 1694-1705, 1987.

MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE. **Avaliação e ações prioritárias para a conservação da biodiversidade da caatinga**. Recife, Universidade Federal de Pernambuco, Fundação International do Brasil – Fundação Biodiversitas, EMBRAPA Semi-Árido, 2002.

MURAWSKI, D. A.; HAMRICK, S. P. The mating system of *Cavallinesia platanifolia* under extremes of flowering-tree density: a test of predictions. **Biotropica**, v. 24, p. 99-101, 1992.

MURCIA, C. Forest fragmentation and the pollination of neotropical plants. In: SCHELLAS, J; GREENBERG, R. (Eds.). **Forest patches in tropical landscapes**. London: Island Press, 1995. Pp. 19-36.

OLIVEIRA, P. E. Dioecy in the Cerrado vegetation of central Brazil. **Flora**, v. 191, p. 235-243, 1996.

OLIVEIRA, P. E.; GIBBS, P. E.; BIANCHI, M. B. Pollination biology and breeding system of *Vellozia squamata* (Liliales – Velloziaceae): a species of the Brazilian cerrados. **Botanica Acta**, v. 104, p. 392-398, 1991.

OLIVEIRA, P. E.; GIBBS, P. E. Reproductive biology of woody plants in a cerrado community of central Brazil. **Flora**, v. 195, p. 311-329, 2000.

ORMOND, W. T.; PINHEIRO, M. C. B.; De LIMA, H. A. Sexualidade das plantas da restinga de Maricá, RJ. **Boletim do Museu Nacional do Rio de Janeiro**, Série Botânica, v. 87, p. 1-24, 1991.

ORMOND, W. T.; PINHEIRO, M. C. B.; De LIMA, H. A.; CORREIA, M. C. R.; PIMENTA, M. L. Estudo das recompensas florais das plantas da restinga de Maricá – Itaipuaçu, RJ – Nectaríferas. **Bradea**, v. 6, p. 179-195, 1993.

PRIMACK, R. B.; RODRIGUES, E. **Biologia da Conservação**. Londrina, 2001.

PRIMO, L. M. **Biologia floral e reprodutiva de *Capparis jacobinae* Moric. ex Eichler e *Capparis hastata* L. (Capparaceae)**. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2004.

PROCTOR, M.; YEO, P; LACK, A. **The natural history of pollination**. Oregon, Timber Press, 1996.

QUIRINO, Z. G. M.; MACHADO, I. C. Biologia da polinização e da reprodução de três espécies de *Combretum* Loefl. (Combretaceae). **Revista Brasileira de Botânica**, v. 24, p. 181-193, 2001.

RAMÍREZ, N.; BRITO, Y. Reproductive biology of a tropical palm swamp community in the Venezuelan llanos. **American Journal of Botany**, v. 77, n. 10, p. 1260-1271, 1990.

RAMIREZ, N.; SERES, A. Plant reproductive biology of herbaceous monocots in a Venezuelan tropical cloud forest. **Plant Systematics and Evolution**, v. 190, p. 129-142, 1994.

RENNER, S. S. Effects of habitat fragmentation on plant pollinator interactions in the tropics. In: NEWBERY, D. M.; PRINS, H. H. T.; BROWN, N. D. (Eds.). **Dynamics of tropical communities**. New York: Blackwell Science, 1998. Pp. 339-360.

RENNER, S. S.; FEIL, J. P. Pollinators of tropical dioecious angiosperms. **American Journal of Botany**, v. 80, p. 1100-1107, 1993.

RICHARDS, A. J. **Plant breeding systems**. London, George Allen & Unwin, 1986.

SAGE, T. L.; BERTIN, R. I.; WILLIAMS, E. G. Ovarian and other late-acting self-incompatibility systems. In: WILLIAMS, E. G.; KNOX, R. B.; CLARKE, A. E. (Eds.). **Genetic control of self-incompatibility and reproductive development in flowering plants**. Amsterdam: Kluwer, 1994. Pp. 116-140.

SANTOS, M. J.; MACHADO, I. C.; LOPES, A. V. Biologia reprodutiva de duas espécies de *Jatropha* L. (Euphorbiaceae) em Caatinga, Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de botanica**, v. 28, n. 2, p. 361-373, 2005.

SARAIWA, L. C.; CESAR, O.; MONTEIRO, R. Breeding systems of shrubs and trees of a Brazilian savanna. **Arquivos de Biologia e Tecnologia**, v. 39, p. 751-763, 1996.

SCHMID, R. Two hundred years of pollination biology: an overview. **The Biologist**, 57, p. 26-35, 1975.

SEAVEY, S. R.; BAWA, K. J. Late-acting self-incompatibility in angiosperms. **The Botanical Review**, v. 52, p. 195-219, 1986.

SILVA, A. G.; GUEDES-BRUNI, R. R.; LIMA, M. P. M. Sistema sexuais e recursos florais do componente arbustivo-arbóreo em mata preservada na Reserva Ecológica de Macaé de Cima. In: LIMA, H. C.; GUEDES-BRUNI, R. R. (Eds.). **Serra de Macaé de Cima: diversidade florística e conservação em mata Atlântica**. Rio de Janeiro: Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 1997. Pp. 187-211.

SILVA, M. A. P.; MACHADO, I. C. S. Biologia da reprodução e morfologia polínica de *Auxema* Miers (Boraginaceae). **Boletim da Sociedade Broteriana**, v. 68, n. 2, p. 73-88, 1997.

SIMPSON, B. B. Breeding systems of dominant perennial plants of two disjunct warm desert ecosystems. **Oecologia**, v. 27, p. 203-226, 1977.

SOBREVILA, C.; ARROYO, M. T. K. Breeding systems in a montane tropical cloud forest in Venezuela. **Plant Systematics and Evolution**, v. 140, p. 19-37, 1982.

STEBBINS, G. L. Self fertilization and population variability in the higher plants. **American Naturalist**, v. 91, p. 337-354, 1957.

TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C.; SANTOS, A. M. M.; VICENTE, A. Análise de representatividade das unidades de conservação de uso direto e indireto na Caatinga: análise preliminar. In: **Workshop Avaliação e identificação de ações prioritárias para a conservação, utilização sustentável e repartição de benefícios da biodiversidade do bioma Caatinga**. Petrolina- Pernambuco, 2000. Pp. 13.

TALAVERA, S.; GIBBS, P. E.; FERNÁNDEZ-PIEDRA, M. P.; ORTIZ-HERRERA,

M. A. Genetic control of self-incompatibility in *Anagallis monelli* (Primulaceae: Myrsinaceae). **Heredity**, v. 87, p. 589-597, 2001.

VOGEL, S.; MACHADO, I. C. Pollination of four sympatric species of *Angelonia* (Scroph.) by oil-collecting bees in NE Brazil. **Plant Systematics and Evolution**, v. 178, p. 153-178, 1991.

VUILLEUMIER, B. S. The origin and evolutionary development of heterostyly in the angiosperms. **Evolution**, v. 21, p. 210-226, 1967.

WELLER, S. G.; ORNDUFF, R. Pollen tube growth and inbreeding depression in *Amsinckia grandiflora* (Boraginaceae). **American Journal of Botany**, v. 78, p. 801-804, 1991.

WIENS, D.; CALVIN, C. L.; WILSON, C. A.; DAVERN, C. I.; FRANK, D.; SEAVEY, S. R. Reproductive success, spontaneous embryo abortion, and genetic load in flowering plants. **Oecologia**, v. 71, p. 501-509, 1987.

YOUNG, A.; BOYLE, T.; BROWN, T. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 11, p. 413-418, 1996.

ZAPATA, T. R.; ARROYO, M. T. K. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. **Biotropica**, v. 10, p. 221-230, 1978.

CAPÍTULO 1

BIOLOGIA REPRODUTIVA EM PLANTAS DA CAATINGA, NORDESTE DO BRASIL

Manuscrito a ser enviado ao Periódico Flora

Biologia reprodutiva em plantas da Caatinga, Nordeste do Brasil

Ana Virgínia Leite¹, Peter Edward Gibbs² e Isabel Cristina Machado³

¹Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco. ²School of Environmental and Evolutionary Biology, University of St. Andrews, KY 169AL, Scotland, UK. ³Departamento de Botânica, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Pernambuco. Av. Profº Moraes Rego, s/n.º, Cidade Universitária, 50.372-970, Recife-PE, Brasil.

Resumo

O período de floração, os sistemas sexuais e reprodutivos e as razões fruto/flor e semente/óvulo foram estudados em 14 espécies lenhosas típicas da Caatinga. Além destas, foram extraídas da literatura dados sobre os sistemas sexuais e reprodutivos de outras 39 espécies já estudadas nesse ecossistema, entre os diferentes hábitos. O número de espécies em floração foi maior durante a estação seca, entre os meses de julho a dezembro. Foi observado maior percentual de espécies hermafroditas (79%) quando comparadas com as monóicas (7%), dióicas (5%), andromonóicas (5%) e ginodíocas (2%). Sessenta e um porcento das espécies foram auto-incompatíveis, não havendo diferença significativa quando comparado com a frequência de autocompatibilidade (39%). Entretanto, a freqüência de espécies arbustivas e arbóreas (70%) auto-incompatíveis foi diferente daquelas herbáceas e lianas (30%). Entre as 14 espécies analisadas, a maioria apresentou razão fruto/flor menor que a razão semente/óvulo, garantindo uma reduzida perda de óvulos e maior produção de sementes. A partir dos resultados obtidos, constata-se que a Caatinga compreende um tipo vegetacional tão complexo quanto os demais ecossistemas florestais tropicais, sendo dependente, para a maioria de suas espécies, da distância entre os indivíduos e da presença de polinizadores eficientes para garantir o fluxo gênico e a reprodução sexuada.

Palavras-chave: Caatinga, sistema reprodutivo, auto-incompatibilidade, sucesso reprodutivo pré-emergente, razão fruto/flor e razão semente/óvulo.

Introdução

Alguns autores têm demonstrado a predominância de diferentes tipos de sistema reprodutivo em espécies vegetais de várias formações vegetais tropicais. Esses padrões são importantes para entender a estrutura e diversidade das comunidades (Ashton, 1969; Bawa, 1974, 1990), bem como para a compreensão das relações de dependência entre as plantas e seus agentes de polinização e dispersão.

Estudos sobre o sistema reprodutivo têm sido conduzidos principalmente em ambientes de florestas tropicais úmidas (e.g. Bawa, 1974; Sobrevila e Arroyo, 1982; Bawa et al., 1985; Kress e Beach, 1994; Ramirez e Seres, 1994), florestas neotropicais semi-decíduas e decíduas (Zapata e Arroyo, 1978; Bullock, 1985), Chaco (Aizen e Feinsinger, 1994; Bianchi et al., 2000), Cerrado (Oliveira e Gibbs, 2000) e em ambientes insulares (McMullen, 1987; Bernardello et al., 2001).

Com relação à Caatinga, único ecossistema exclusivamente brasileiro (MMA, 2002), os trabalhos em geral trazem informações sobre fenologia, síndromes de polinização e dispersão (Barbosa et al., 1989, 2003; Machado et al., 1997; Griz e Machado, 2001) ou, mais freqüentemente, estão relacionados com a polinização e reprodução de espécies isoladas (e.g. Vogel e Machado, 1991; Machado e Sazima, 1995; Lewis e Gibbs, 1999; Locatelli e Machado, 1999; Kiill e Ranga, 2000a, b; Quirino e Machado, 2001; Machado et al., 2002). Entretanto, relativamente pouca atenção tem sido dada à biologia reprodutiva de espécies ocorrentes em áreas de Caatinga, principalmente no nível de comunidade. Apenas recentemente, Machado e Lopes (2003) e Machado et al. (2006) realizaram um estudo sobre os sistemas sexuais e uma revisão de trabalhos já publicados sobre o sistema reprodutivo de espécies ocorrentes nesse ecossistema.

A caatinga é uma das 37 Grandes Áreas Naturais do Planeta (Gil, 2002), sendo importante pelo papel crítico que exerce na manutenção do equilíbrio macroecológico e, de forma indireta, pelo suporte às regiões de mais alta diversidade e endemismos do Brasil e do mundo (Gil, 2002). Análises recentes demonstraram que para a flora, embora ainda mal conhecida, há o registro de cerca de 932 espécies, sendo 318 endêmicas para essa região (Giulietti et al., 2004). Apesar de importante, a Caatinga vem sendo explorada principalmente através da agropecuária, criação de caprinos e extrativismo (Sampaio e Batista, 2004). Com relação à vegetação original, o percentual de alteração por atividades humanas é superior a 28% (Castelletti et al., 2003).

Recentemente, esforços têm sido direcionados para a biologia e conservação da Caatinga, uma vez que menos de 2% desse ecossistema está protegido sob a forma de unidades de conservação (Tabarelli et al., 2000; Leal et al., 2003, 2005).

O presente estudo traz informações sobre a biologia reprodutiva de espécies vegetais característica de áreas de Caatinga e responde às seguintes questões: (1) Há maior freqüência, na Caatinga, de espécies auto-incompatíveis do que autocompatíveis? (2) A freqüência de espécies auto-incompatíveis na Caatinga é maior entre arbustos e árvores quando comparada com ervas e lianas? (3) Entre as espécies autocompatíveis, a freqüência de frutos formados através da polinização cruzada é maior do que através de autopolinização manual? Os resultados obtidos constituem uma referência para futuros estudos com espécies vegetais da Caatinga e incluem esse ecossistema no contexto de conhecimento sobre o sistema reprodutivo das demais formações vegetais lenhosas da América do Sul, possibilitando comparações com outros ecossistemas.

Material e métodos

Área de estudo e espécies analisadas

Os experimentos de campo foram realizados na Fazenda Dona Soledade (S 7020'30,7" e W 36°18'5,8"), uma propriedade particular com 690 ha, localizada entre os municípios de Cabaceiras e Boa Vista, no Estado da Paraíba. Esta região, situada no sertão dos cariris velhos, corresponde a uma das áreas mais secas de todo o Nordeste semi-árido do Brasil (Ab'Saber, 2003; Prado, 2003). Para os municípios de Cabaceiras e Boa Vista, a precipitação média é de aproximadamente 330 mm/ano (Governo da Paraíba), tendo sido registrados valores de 252 mm/ano (SUDENE, 1990). O período chuvoso ocorre entre os meses de fevereiro a junho e a temperatura média anual é alta, atingindo cerca de 32°C (Governo da Paraíba). A área de estudo está constituída predominantemente por uma vegetação arbustiva-arbórea aberta, com espécies características de Caatinga, tais como *Aspidosperma pyrifolium* (Apocynaceae), *Bauhinia cheilantha* e *Caesalpinia pyramidalis* (Leguminosae), *Commiphora leptophloeos* (Burseraceae), *Pilosocereus* spp. (Cactaceae), *Schinopsis brasiliensis* e *Spondias tuberosa* (Anacardiaceae), entre outras.

Foram analisadas 14 espécies lenhosas típicas da Caatinga, distribuídas entre as famílias **Anacardiaceae** (*Myracrodruon urundeuva* Allemão, *Spondias tuberosa*

Arruda, *Schinopsis brasiliensis* Engl.), **Burseraceae** (*Commiphora leptophloeos* (Mart.) J.B. Gillett), **Celastraceae** (*Maytenus rigida* Mart.), **Cochlospermaceae** (*Cochlospermum insigne* A. St.-Hil.), **Euphorbiaceae** (*Croton sonderianus* Müll. Arg.), **Leguminosae** (*Bauhinia cheilantha* (Bong.) Steud., *Erythrina velutina* Willd., *Parkinsonia aculeata* L., *Senna martiana* (Benth.) H.S. Irwin & Barneby, *S. spectabilis* (DC) H.S. Irwin & Barneby), **Rhamnaceae** (*Ziziphus joazeiro* Mart.) e **Sapotaceae** (*Sideroxylon obtusifolium* (Humb. ex Roem. & Schult.) T.D. Penn.). Espécimes testemunho foram depositados no Herbário UFP da Universidade Federal de Pernambuco. Além das espécies amostradas neste estudo, foram incluídas informações obtidas na literatura sobre o tipo de sistema sexual e reprodutivo de outras 39 espécies analisadas em áreas de caatinga (entre árvores, arbustos, lianas e ervas). O total de espécies (N=53), corresponde a 19 endêmicas, três importantes economicamente como frutíferas e oito com potencial forrageiro (v. Giulietti et al., 2004) (Anexo 1).

Fenologia da floração, biologia floral e reprodutiva

Entre os meses de abril/2004 a abril/2005 foram feitas observações mensais sobre o período de floração das 14 espécies selecionadas, registrando-se a presença ou ausência desta fenofase em 10-15 indivíduos/espécie. A partir de polinizações controladas realizadas em campo, análises das flores ou através de dados publicados (Machado e Lopes, 2003, 2004), foi determinado o tipo de sistema sexual das espécies amostradas. Foram também verificadas a simetria, o horário de antese e a longevidade floral em cerca de 20 flores de diferentes indivíduos e inflorescências. Para cada espécie, as razões fruto/flor (Fr/FI) e semente/óvulo (S/O) foram determinadas a partir da contagem aleatória de frutos e flores por inflorescência (n=40 e 20, respectivamente) e do número de sementes (n=50 frutos) e óvulos (n= 20 flores) produzidos, coletados de diferentes indivíduos. A partir das razões Fr/FI e S/O foi estimado o sucesso reprodutivo pré-emergente (PERS), que consiste no produto de ambas as razões (Wiens et al., 1987).

Foram realizados experimentos de polinizações manuais controladas (Bawa, 1974; Radford et al., 1974) e análise de crescimento de tubos polínicos. Em cada experimento, botões em pré-antese foram ensacados com voal (malha = 0,05 mm). Em todos os tratamentos foi manipulado um mínimo de 30 flores de diferentes indivíduos e inflorescências, sendo utilizadas apenas 1 a 2 flores por inflorescência. Em *Croton sonderianus* e *Parkinsonia aculeata*, o total de flores manipuladas nos experimentos de

polinizações controladas foi menor que nas demais espécies (n=50 e 41, respectivamente). Os experimentos controlados envolveram: (1) autopolinização espontânea, no qual botões em pré-antese foram ensacados e permaneceram dessa maneira até o final de duração da flor; (2) autopolinização manual, em flores que receberam pólen proveniente da mesma flor ou de flores da mesma planta e (3) polinização cruzada, em flores que receberam apenas pólen de outros indivíduos que estavam distantes ca. 50-100 m da planta receptora. Em *Erythrina velutina* não foi realizada polinização cruzada manual, uma vez que os indivíduos presentes na área de estudo apresentaram assincronia na floração.

As polinizações foram realizadas no primeiro dia de antese e para as espécies com longevidade superior a 24 horas, as polinizações foram repetidas a cada dia, até o final da antese floral. Após as polinizações as flores foram novamente encobertas com sacos de voal e permaneceram desta forma até o final da antese. Posteriormente, todas as flores manipuladas foram verificadas quanto à formação de frutos e sementes. Foi calculado o Índice de Auto-incompatibilidade (ISI) de acordo com Bullock (1985), que corresponde à razão entre a proporção de frutos produzidos por autopolinização manual sobre a polinização cruzada. O valor do índice atribuído para as espécies auto-incompatíveis é de 0-0,2 (Zapata e Arroyo, 1978).

Em espécies autógamas, foi verificada também a produção de frutos por agamospermia. Neste tratamento, botões em pré-antese foram emasculados e ensacados com sacos de papel semipermeável (Bawa, 1974; Dafni, 1992). Para estimar a eficiência da produção de frutos em condições naturais, 80-190 flores foram marcadas em diferentes indivíduos e inflorescências e monitoradas até a completa formação dos frutos. Em todos os tratamentos realizados foram amostrados 5-10 indivíduos por espécie. Para determinar a proporção de indivíduos com flores masculinas e femininas entre as espécies dióicas da área de estudo, foi realizada uma amostragem através de caminhadas aleatórias.

As análises de crescimento de tubos polínicos foram realizadas com pistilos oriundos de tratamentos adicionais de autopolinização manual e polinização cruzada, realizados no primeiro ou no segundo dia da flor. Pistilos de cada tratamento foram fixados (FAA₇₀) 24h e 48h após as polinizações. Os pistilos foram amolecidos e clarificados em Hidróxido de Sódio (NaOH) - 9N, a 60°C por 10-20 min e posteriormente foram lavados, dissecados e observados sob microscópio de fluorescência, utilizando-se azul de anilina (Martin, 1959). Em cada pistilo analisado,

foram contados o número de óvulos fecundados em ambos os tratamentos. Apenas em *Croton sonderianus* não foi analisado o crescimento de tubos polínicos.

Foi aplicado o Qui-quadrado (Sokal e Rohlf, 1996) para testar se existe diferença significativa na freqüência de: a) tubos polínicos de autopolinização manual e polinização cruzada que chegam até o óvulo; b) frutos formados através da autopolinização manual e polinização cruzada, c) espécies autocompatíveis e auto-incompatíveis ocorrentes na Caatinga e d) espécies arbustivas e arbóreas auto-incompatíveis ocorrentes na Caatinga, comparada com herbáceas e lianas. Para as duas últimas análises foram também incluídas as 39 espécies da literatura. Os testes foram realizados utilizando-se o software Systat 8.0 (Wilkinson, 1998).

Resultados

Fenologia da floração e biologia floral

Na área de estudo a floração se concentrou principalmente durante a estação seca, entre os meses de julho a janeiro (Fig. 1). Treze espécies (93%) apresentaram floração anual e em 10 espécies (71,4%) a duração da floração foi de 3 a 4 meses. Em *Senna martiana* a floração foi contínua durante todo o período de observação. A floração em *Senna spectabilis*, *Croton sonderianus* e *Maytenus rigida* foi de apenas dois meses, ocorrendo durante a estação úmida para as duas primeiras espécies e no início da estação seca em *M. rigida* (Fig. 1).

Apenas *Bauhinia cheilantha* apresentou antese noturna, com flores abrindo no final da tarde, às 1630h. Nas demais, a antese ocorreu no início da manhã. Dez espécies (71%) apresentaram flores com duração de dois ou três dias, sendo a duração nas demais, de apenas um dia. Nove espécies (64%) apresentaram flores com simetria actinomorfa (incluindo as flores masculinas de *Schinopsis brasiliensis*) e cinco, com simetria zigomorfa. Quanto aos mecanismos florais para evitar a autopolinização, quatro espécies (40%) apresentaram dicogamia (excluindo as dióicas e monóicas), sendo duas (20%) protândricas e duas (20%) protogínicas. Em *Parkinsonia aculeata*, espécie protogínica, a fase exclusivamente feminina foi curta. As flores dessa espécie iniciam sua abertura às 0600h, estando, nessa ocasião, o estigma receptivo e as anteras fechadas. Por volta das 0900h, as anteras começam a expor os grãos de pólen, dando início à fase hermafrodita.

Biologia reprodutiva

Expressão sexual – Das 14 espécies estudadas, oito (57%) são hermafroditas, três (21%) são dióicas, uma (7%) é andromonóica, uma (7%) ginodíoca e uma (7%) é monóica (Tabela 1). Para as três espécies dióicas analisadas, 66% (n=114) dos indivíduos de *Schinopsis brasiliensis* e 72% (n=25) de *Commiphora leptophloeos* possuíram flores masculinas (1,9:1; 2,5:1, respectivamente), enquanto em *Myracrodruon urundeuva*, 53,5% (n=58) apresentaram flores femininas (0,8:1). Considerando todas as espécies presentes (n=53) no Anexo 1, observamos que 79% eram hermafroditas e destas, 14% apresentaram heterostilia, representadas pelas famílias Boraginaceae e Sterculiaceae. As demais apresentaram monoicia (7%), dioicia (5%), andromonoicia (5%) e ginodioicia (2%).

Sistema reprodutivo – Apenas *Maytenus rigida* não formou fruto em qualquer dos tratamentos de polinizações controladas manuais. Para as espécies que formaram frutos, quatro (40%) são autocompatíveis e seis (60%) auto-incompatíveis. As espécies auto-incompatíveis juntamente com as dióicas compreendem nove (69%) espécies xenógamas obrigatórias (Tabela 1). Incluindo as 39 espécies, cujas informações foram obtidas através da literatura, 33 foram xenógamas obrigatórias (63%, N=52), 30 (61%, N=49) foram auto-incompatíveis e 19 autocompatíveis (39%, N=49). Entre as auto-incompatíveis, 12 são endêmicas (Anexo 1). Embora tenha havido alto percentual de auto-incompatibilidade, não houve diferença significativa na freqüência de espécies autocompatíveis e auto-incompatíveis analisadas para a Caatinga. Entretanto, foi verificada diferença significativa na freqüência de espécies arbustivas e arbóreas (70%, n=21) auto-incompatíveis, quando comparada com herbáceas e lianas (30%, n=9) ($\chi^2 = 4,80$; g.l.=1; p=0,028). Com exceção de *Ziziphus joazeiro*, que apresentou Índice de Auto-incompatibilidade (ISI) igual a 0,18, nas demais espécies auto-incompatíveis o índice foi zero. Entre as espécies autocompatíveis, *Parkinsonia aculeata* se destaca como apresentando alto valor de ISI (1,28) (Tabela 1).

Polinizações – As flores de *Bauhinia cheilantha*, *Senna spectabilis* e *Senna martiana*, submetidas ao tratamento de autopolinização manual, caíram entre 24 e 72 horas após as polinizações e as de *Sideroxylon obtusifolium* com cerca de 10-20 dias. Entre as espécies auto-incompatíveis, o percentual de frutos formados através da polinização cruzada manual foi baixo apenas em *Senna martiana* (6%) e *Senna*

spectabilis (10%). Nas demais, os percentuais estiveram entre 23% e 47% (Tabela 1). Em *Ziziphus joazeiro* houve a formação de dois frutos através de autopolinização manual (n=50), havendo diferença significativa quando comparado com a formação de frutos através da polinização cruzada ($\chi^2 = 5,866$; g.l.=1; p=0,0154) (Tabela 1). Entre as espécies autocompatíveis, não houve diferença significativa na proporção de frutos formados através da polinização cruzada, quando comparada com a autopolinização manual. Apenas em *Parkinsonia aculeata* houve a produção de frutos por autopolinização espontânea (23%, n=30), não havendo formação de frutos através de agamospermia.

Apenas em *Sideroxylon obtusifolium* não houve formação de frutos na polinização natural. Entre as espécies hermafroditas, *Parkinsonia aculeata* (32%) e *Senna martiana* (44%) apresentaram altas proporções de frutos produzidos naturalmente. Para as demais, o percentual de frutos produzidos sob condições naturais esteve entre 1,5% e 25% (Tabela 1). Foram verificados também baixos percentuais para *Maytenus rigida* (0,8%), espécie ginodíoca e *Spondias tuberosa* (1%), andromonóica. Para a espécie monóica, *Croton sonderianus*, o percentual foi de 27%. Entre as dióicas, a proporção de frutos formados naturalmente ficou entre 28% e 78%, sendo o maior valor observado para *Schinopsis brasiliensis*.

Crescimento de tubos polínicos – Entre as espécies autocompatíveis (AC) analisadas (*Cochlospermum insigne*, *Erythrina velutina* e *Parkinsonia aculeata*), apenas em *C. insigne* não foram observados tubos polínicos chegando até o óvulo 24 ou 48 horas após as autopolinizações manuais (AM) e polinizações cruzadas (PC). No entanto, nesses horários foram verificados grãos de pólen crescendo ao longo do estilete e chegando até o ovário nessa espécie. Em *E. velutina* e *P. aculeata*, óvulos foram fecundados 24 horas após as autopolinizações manuais.

Entre as espécies auto-incompatíveis (AI), apenas em *Spondias tuberosa* não foram observados óvulos fecundados 24 ou 48 horas após as polinizações cruzadas, sendo observado o crescimento de tubos polínicos ao longo do estilete. Em *Z. joazeiro*, apenas dois óvulos foram penetrados 48h após a polinização cruzada (AM₂₄ e 48h: 0 óvulos penetrados em 42 óvulos observados de 21 pistilos examinados vs. PC_{48h}: 2 penetrados em 25 óvulos de 12 pistilos).

Em *Senna spectabilis*, *S. martiana* e *Sideroxylon obtusifolium*, todas espécies auto-incompatíveis, foram verificados tubos polínicos crescendo até o óvulo nas flores autopolinizadas manualmente. Em *S. spectabilis*, foi observada diferença significativa

entre o número de óvulos penetrados 24 e 48 horas após as autopolinizações e as polinizações cruzadas (AM: 13 óvulos penetrados em 270 óvulos observados e 3 pistilos examinados vs. PC: 94 penetrados em 201 óvulos e 2 pistilos; $\chi^2=71,20$; g.l.=1; $p<0,001$).

Para *Senna martiana* e *Sideroxylon obtusifolium*, 24 e 48h após as polinizações controladas, não foi observada diferença significativa no número de óvulos fecundados (*S. martiana* - AM: 28 óvulos penetrados em 380 óvulos observados e 33 pistilos examinados vs. PC: 13 penetrados em 189 óvulos e 16 pistilos; $\chi^2=0,03$; g.l.=1; $p>0,05$); (*S. obtusifolium* - AM: 17 óvulos penetrados em 53 óvulos observados e 14 pistilos examinados vs. PC: 5 penetrados em 24 óvulos e 6 pistilos; $\chi^2=0,58$; g.l.=1; $p>0,05$). Em *Sideroxylon obtusifolium*, embora haja a formação de $4\pm0,0$ óvulos/flor, há a produção de apenas uma semente/fruto. No entanto, foram verificados em cinco pistilos de autopolinização manual e um de polinização cruzada, cerca de 2-4 óvulos fecundados por flor.

Razões fruto/flor, semente/óvulo e Sucesso Reprodutivo Pré-emergente (PERS) – A razão Fr/Fl foi menor que a razão S/O para a maioria das espécies analisadas, exceto em *Cochlospermum insigne* e *Commiphora leptophloeos*. Os valores mais baixos da razão Fr/Fl foram observados em *Erythrina velutina*, *Spondias tuberosa* e *Ziziphus joazeiro*. Entretanto, nessas espécies, a razão S/O esteve entre as mais altas (Tabela 2). A razão S/O foi 1,0 (100%) para quatro espécies (*Myracrodruron urundeuva*, *Schinopsis brasiliensis*, *Spondias tuberosa* e *Croton sonderianus*) que possuíram o número de sementes sempre correspondente ao número de óvulos produzidos (1, 1, 1, 1 e 3, respectivamente). Para outras quatro espécies, o número de sementes por fruto não variou (1 semente/fruto) mesmo quando o número de óvulos diferiu, como em *Commiphora leptophloeos*, *Maytenus rigida*, *Sideroxylon obtusifolium* (4 ± 0 óvulos) e *Ziziphus joazeiro* (2 ± 0). Nessas espécies, a razão S/O foi 0,25 e 0,5, respectivamente (Tabela 2). A espécie monóica (*Croton sonderianus*), as três dióicas (*Commiphora leptophloeos*, *Myracrodruron urundeuva* e *Schinopsis brasiliensis*) e uma das hermafroditas (*Senna martiana*), apresentaram elevadas razões Fr/Fl e S/O. *Croton sonderianus* apresentou o maior percentual de sucesso reprodutivo pré-emergente (92%), enquanto para as demais espécies, os percentuais estiveram entre 0,9% e 28% (Tabela 2).

Discussão

Fenologia da floração e biologia floral

A maioria das espécies estudadas floresceu na estação seca, favorecendo a polinização biótica nesta época do ano, uma vez que os vetores têm uma fonte de alimentação concentrada em um determinado período (Frankie et al., 1974). Por exemplo, *Erythrina velutina* que tem suas flores visitadas por beija-flores e abelhas médio-grandes (observação pessoal), *Spondias tuberosa* e *Ziziphus joazeiro*, visitadas principalmente por vespas, moscas e abelhas pequenas (Pinheiro et al., 1991; Nadia, 2005), mantém um amplo espectro de polinizadores na comunidade durante esse período de estação seca. Algumas espécies observadas no presente estudo também apresentaram o mesmo comportamento de floração na estação seca, quando estudadas em outras comunidades vegetais de Caatinga, como Alagoinha-PE (Barbosa et al., 1989) e Serra Talhada-PE (Machado et al., 1997).

A maior freqüência de flores com simetria actinomorfa, verificada entre as espécies analisadas, é uma característica que em geral está associada a espécies que utilizam polinizadores não especializados ou generalistas. Elevada proporção de espécies com simetria actinomorfa foi registrada também por Machado e Lopes (2003, 2004) para outras três áreas de Caatinga e por Ramírez et al. (1990), em uma floresta úmida na Venezuela, os quais observaram alta freqüência de flores actinomorfas (54,6%) em relação aos demais tipos analisados (assimétricas e zígomorfas).

Entre as 14 espécies estudadas, 13 apresentaram flores com antese diurna e 10 possuíram longevidade de dois ou três dias, podendo ambas as características estarem relacionadas aos seus modos de polinização e reprodução. Segundo Ramírez (2004), espécies com antese diurna tendem a ser polifílicas (i.e., possuem flores visitadas por amplo espectro de polinizadores) e àquelas que apresentam longevidade floral mais prolongada freqüentemente estão associadas com a polinização cruzada (Primack, 1985; Ramírez, 1998). Além da longevidade floral, a dicogamia, que foi observada em 40% das espécies estudadas, também tem sido relacionada com a polinização cruzada (Lloyd e Webb, 1986). A partir da simetria floral, horário de antese, longevidade floral e dicogamia, pode-se inferir que a maioria das espécies analisadas no presente estudo são generalistas, visitadas por animais diurnos (insetos e/ou aves) e preferencialmente xenógamas.

Biologia reprodutiva

Expressão sexual – O alto percentual de espécies hermafroditas em relação aos demais tipos sexuais já era esperado e está de acordo com o encontrado tanto para a Caatinga (Machado e Lopes, 2003; Machado et al., 2006) como para outras formações vegetacionais decíduas (Bullock, 1985; Saraiva et al., 1996). Quanto a dioicia, embora esse dimorfismo sexual seja relativamente pouco comum entre as espécies de Angiospermas (ca. 6%, segundo Renner e Ricklefs, 1995), Oliveira (1996), trabalhando apenas com dióicas lenhosas, relatou para o Cerrado pelo menos 52 espécies com essa característica. Para a Restinga, Ormond et al. (1991), analisaram 226 espécies e relataram 23 (10,22%) apresentando dioicia. Recentemente, Matallana et al. (2005) fizeram um levantamento do sistema sexual de 566 espécies em outra área de Restinga e encontraram 78 (14%) espécies dióicas entre os diferentes hábitos e entre 43 espécies lenhosas dominantes, 35% apresentaram dioicia.

No presente estudo, das 14 espécies analisadas, 3 (21%) apresentaram dioicia. Em outro levantamento realizado para a Caatinga, Machado et al. 2006 analisaram 147 espécies entre os diferentes hábitos e relataram apenas quatro espécies dióicas (2,1%). De maneira geral, o baixo número de espécies dióicas para a Caatinga pode ser atribuído principalmente aos poucos representantes de famílias tais como Moraceae, Clusiaceae e Rubiaceae as quais estão constituídas por número representativo de espécies dióicas (v. Bawa e Opler, 1975; Renner e Feil, 1993; Oliveira, 1996; Matallana et al., 2005). Entre as três espécies dióicas estudadas, duas (*Schinopsis brasiliensis* e *Commiphora leptophloeos*) possuíram maior proporção de indivíduos com flores masculinas (1,9:1; 2,5:1, respectivamente). A predominância de indivíduos com flores estaminadas, entre as espécies dióicas analisadas, pode estar relacionada ao baixo gasto de energia em indivíduos masculinos e à necessidade de maior produção de grãos de pólen para aumentar as chances de polinização das flores femininas e consequente aumento do sucesso reprodutivo masculino (v. Bawa e Opler, 1975). Embora seja esperada uma razão sexual de 1:1 entre as espécies dióicas, elevada proporção de indivíduos masculinos tem sido encontrado também para outras espécies analisadas (Styles, 1972; Opler e Bawa, 1978).

Sistema reprodutivo – Embora não tenha havido diferença significativa entre o número de espécies autocompatíveis e auto-incompatíveis na Caatinga, foi constatado elevado percentual (63%, N=52) de espécies xenógamas obrigatórias nesse ecossistema.

Por outro lado, foi verificada diferença significativa na freqüência de espécies arbustivas e arbóreas auto-incompatíveis, quando comparada com herbáceas e lianas. Elevada freqüência de espécies xenógamas obrigatórias também tem sido relatada para outras formações vegetais como floresta úmida (95%) (Bawa et al., 1985), semi-decídua (88%) (Bawa, 1974) e decídua (76 e 93%) (Zapata e Arroyo, 1978; Bullock, 1985), Cerrado (81%) (Oliveira e Gibbs, 2000) e Chaco (63 e 57%) (Aizen e Feinsinger, 1994; Bianchi et al., 2000). Baixos percentuais de espécies xenógamas têm sido reportados principalmente em ecossistema insulares, tais como nas Ilhas Galápagos, Equador (2,4%, N=41) (McMullen, 1987) e Juan Fernández, Chile (14%, N=21) (Bernardello et al., 2001) e em uma floresta úmida na Venezuela (26%, N=26) (Ramírez e Seres, 1994).

Contrário ao que foi assumido por Federov (1966), o qual relatou que a polinização cruzada deveria ser escassa em árvores da floresta tropical úmida, havendo predominância de autopolinização, alguns autores têm verificado a existência de relação entre espécies arbustivas-arbóreas e mecanismo de auto-incompatibilidade (Ashton, 1969; Bawa, 1974; Bawa et al., 1985). Entretanto, para as espécies herbáceas, a freqüência desse mecanismo é relativamente baixa (Kress, 1983; Ramírez e Seres, 1994). De fato, entre os trabalhos que foram realizados com as diferentes formas de vida e que compararam as informações do sistema reprodutivo com os respectivos hábitos (N=107 espécies estudadas no total), os arbustivos e arbóreos compreendem àqueles com maior número de espécies analisadas (N=78), apresentando elevado percentual de auto-incompatibilidade (69%, n=54). Para os demais hábitos, distribuídos entre as ervas, trepadeiras, epífitas e hemiparasitas, apenas 29 espécies foram estudadas e destas, 31% são auto-incompatíveis e 68% autocompatíveis (Zapata e Arroyo, 1978; Sobrevila e Arroyo, 1982; Bullock, 1985; Ramírez e Brito, 1990; Aizen e Feinsinger, 1994).

Entre as espécies auto-incompatíveis analisadas, apenas em *Ziziphus joazeiro* houve a formação de frutos através de autopolinização manual (4%), entretanto, não foram observados tubos polínicos chegando até o óvulo 48h após esse tratamento, demonstrando o lento crescimento destes quando comparados com os tubos polínicos provenientes de polinização cruzada. Esta espécie apresenta heterodicogamia (i.e. uma dicogamia na qual os indivíduos apresentam horários distintos de antese) (Lloyd e Webb; 1986), que consiste em uma estratégia eficiente para evitar a autopolinização e a geitonogamia, aumentando o número de polinizações cruzadas (Pinheiro et al., 1991; Nadia, 2005). Desse modo, a produção de frutos por autopolinização provavelmente foi possível devido a manipulação controlada das flores. Entretanto, Pinheiro et al. (1991),

a partir de polinizações controladas em *Z. joazeiro*, verificaram um percentual de 17,5% de frutos produzidos através de autopolinização e consideraram esta espécie como autocompatível, sendo, no entanto, principalmente xenogâmica devido a características florais e fenológicas por elas observadas.

Entre as espécies hermafroditas auto-incompatíveis analisadas no presente estudo, espécies dos gêneros *Senna* (Leguminosae) e *Sideroxylon* (Sapotaceae), apresentaram mecanismo de auto-incompatibilidade de ação tardia, com tubos polínicos oriundos de auto-polinização manual crescendo até a micrópila do óvulo e nenhum fruto formado neste tratamento, sendo este o primeiro registro de ação tardia para a família Sapotaceae. A auto-incompatibilidade de ação tardia já vem sendo observada em diferentes famílias (v. Seavey e Bawa, 1986) e tem sido mencionada para outras espécies ocorrentes em áreas de Caatinga, como *Caesalpinia calycina* – Leguminosae (Lewis e Gibbs, 1999), *C. pyramidalis* (Leite et al. v. capítulo 2), *Capparis jacobinae* – Capparaceae (Primo, 2004) e *Ipomoea asarifolia* – Convolvulaceae (Kiill e Ranga, 2003) e para alguns gêneros que foram estudados em outros ecossistemas, mas que possuem representantes na Caatinga, tais como *Tabebuia* (Bignoniaceae) (Gibbs e Bianchi, 1993; Barros, 2001; Bittencourt Jr. e Semir, 2005) e *Pseudobombax* (Bombacaceae) (Gribel e Gibbs, 2002). Considerando que o mecanismo de incompatibilidade de ação tardia pode estar presente em outras espécies da mesma família ou do mesmo gênero (v. Seavey e Bawa, 1986; Barros, 2002; Bittencourt Jr. e Semir, 2005), possivelmente o número de espécies com esse tipo de incompatibilidade, observado até o momento para a Caatinga, poderá ser ainda maior. Dessa forma, são necessários estudos direcionados para as seis famílias acima mencionadas, a fim de se obter mais informações sobre o mecanismo de auto-incompatibilidade de ação tardia nesses grupos.

Os baixos percentuais de frutos formados naturalmente para a maioria das espécies analisadas e a ausência destes em *Sideroxylon obtusifolium* (v. Tabela 1) podem ser, principalmente, uma consequência da limitação de recursos ou da seleção sexual (Bawa e Webb, 1984) como tem sido comumente sugerido para diversas espécies em diferentes ambientes (e.g. Stephenson, 1981; Bawa e Webb, 1984; Campbell, 1989; Burd, 1998). Bawa e Webb (1984), analisaram o aborto de flores, frutos e sementes em sete espécies e mencionam a limitação de recursos e a seleção sexual como causas mais prováveis para a ocorrência dos abortos. Esses autores consideraram a limitação de polinizadores ou a quantidade insuficiente de pólen compatível no estigma fator

limitante principalmente em espécies com muitos óvulos, como *Cochlospermum vitifolium*. Nadia (2005) verificou elevada frequência dos polinizadores em *Ziziphus joazeiro*, porém baixa proporção de frutos produzidos (1,3%) naturalmente (781 flores marcadas de 30 inflorescências). A autora sugeriu que a seleção sexual, através do aborto seletivo de frutos, seria uma possível explicação para o baixo percentual observado, uma vez que na inflorescência pode ocorrer cinco ou mais frutos em estágio de desenvolvimento inicial, porém, apenas um ou dois permanecem até a fase final de maturação. Essa característica foi observada também em espécies como *Sideroxylon obtusifolium*, *Maytenus rigida* e *Spondias tuberosa* (obs. pess.), sendo um fator importante para a baixa produção de frutos nessas espécies.

Suntherland e Delph (1984) também consideram a seleção sexual fator significante para a proporção de frutos observados em ca. 445 espécies analisadas. Os autores mencionam que plantas hermafroditas devem produzir flores que irão atuar principalmente como doadoras de pólen, reduzindo a produção de frutos (ca. 42%), quando comparado com espécies monóicas e dióicas (ca. 62-73%). No presente estudo, os percentuais de formação natural de frutos estiveram abaixo daqueles relatados por Suntherland e Delph (1984), exceto para a espécie hermafrodita *Senna martiana* (44%) e para a dióica *Schinopsis brasiliensis* (78%). Entretanto, análises detalhadas devem ser conduzidas para cada espécie a fim de verificar quais fatores podem melhor explicar os resultados obtidos.

Razões fruto/flor, semente/óvulo e Sucesso Reprodutivo Pré-emergente (PERS) – A baixa razão Fr/Fl observado para a maioria das espécies estudadas demonstra a necessidade de elevado número de flores para haver a produção de um fruto, característica que vem sendo descrita para várias espécies (Wiens et al., 1987; Bawa e Buckley, 1989). A razão S/O, quando comparada com a razão Fr/Fl, foi mais elevada, garantindo uma reduzida perda de óvulos e maior produção de sementes que deverão contribuir com o aumento do número de indivíduos reprodutivos na população. Entretanto, para a maioria das espécies estudadas, tanto autocompatíveis quanto auto-incompatíveis, os valores observados para ambas as razões foram reduzidos, levando ao baixo sucesso reprodutivo pré-emergente (exceto em *Croton sonderianus*).

Exceto para quatro espécies que apresentaram sucesso reprodutivo pré-emergente entre 12% e 92%, os percentuais de PERS observados para a maioria das espécies analisadas no presente estudo estiveram bem abaixo (entre 0,9% e 8,8%) daquele relatado por Wiens et al. (1987) para espécies auto-incompatíveis (22%). Nesse

contexto, a partir das razões Fr/Fl, S/O e do PERS, a maioria das espécies analisadas no presente estudo podem ser consideradas preferencialmente xenógamas. Entre as observações realizadas por Bawa e Buckley (1989) com 14 espécies de Leguminosae (10 auto-incompatíveis) e Proença e Gibbs (1994) para oito espécies de Myrtaceae (cinco auto-incompatíveis), pode-se verificar também baixos percentuais de PERS para a maioria das espécies analisadas, tanto autocompatíveis quanto auto-incompatíveis.

O presente trabalho trouxe importantes informações relacionadas com a biologia reprodutiva de 14 espécies lenhosas típicas da caatinga, bem como informações de espécies já estudadas nesse ecossistema quanto ao sistema reprodutivo. A partir do que foi obtido, constata-se que a caatinga compreende um tipo vegetacional tão complexo quanto os demais ecossistemas florestais tropicais. Quanto ao padrão observado para o sistema reprodutivo, as espécies arbustivas e arbóreas contribuem com maior proporção de auto-incompatibilidade, enquanto as herbáceas e lianas, com autocompatibilidade. Assim como as demais formações vegetacionais, a Caatinga, como um ecossistema que apresenta alta proporção de espécies xenógamas obrigatórias, é altamente dependente da distância entre os indivíduos e da presença de polinizadores eficientes para realizar o fluxo gênico e promover a reprodução das espécies. Após a polinização, o sucesso reprodutivo é garantido através de alta azão semente/óvulo, levando a uma reduzida perda de óvulos e maior produção de sementes que contribuirão com o aumento do número de indivíduos reprodutivos na população. Essas características da biologia reprodutiva devem ser levadas em consideração durante a elaboração de planos de manejo, implementação de unidades de conservação e uso racional dos recursos vegetacionais desse ecossistema.

Agradecimentos

Os autores agradecem à Sra. Ana Maria Almeida pela permissão da pesquisa na Fazenda Dona Soledade, às Dras. Rita de Cássia e M^a. Bernadete Costa e Silva (IPA), pela identificação taxonômica de algumas das espécies vegetais estudadas; ao Dr. Marcelo Guerra (UFPE), pela permissão ao uso do microscópio de fluorescência; a Tarcila Nadia (UFPE), pela ajuda no trabalho de campo e André Santos (UFPE), pelo auxílio com os testes estatísticos. Os autores também agradecem à CAPES (bolsa de doutorado da primeira autora) e ao CNPq (financiamento de parte da pesquisa e bolsa de Produtividade em Pesquisa a I.C. Machado).

Referências

- Ab'Saber, A., 2003. Os domínios de natureza no Brasil. Potencialidades Paisagísticas. Ateliê Editorial, São Paulo.
- Aizen, M.A., Feinsinger, P., 1994. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75, 330-351.
- Ashton, F.L.S., 1969. Speciation among tropical forest trees: some deductions in the light of recent evidence. *Biol. J. Linn. Soc.* 1, 155-196.
- Barbosa, D.C.A., Alves, J.L.H., Prazeres, S.M., Paiva, A.M.A., 1989. Dados fenológicos de 10 espécies arbóreas de uma área de caatinga (Alagoinha - PE). *Acta Bot. Bras.* 3, 109-117.
- Barbosa, D.C.A., Barbosa, M.C.A., Lima, L.C.M. 2003. Fenologia de espécies lenhosas da Caatinga. In: Leal, I.R., Tabarelli, M., Silva, J.M.C. (Eds.), *Ecologia e conservação da Caatinga*. Editora Universitária, UFPE, Recife, pp. 657-693.
- Barros, M.G., 2001. Pollination ecology of *Tabebuia aurea* (Manso) Benth. & Hook. And *T. ochracea* (Cham.) Standl. Bignoniaceae in Central Brazil cerrado vegetation. *Rev. Brasil. Bot.* 24, 255-261.
- Barros, M.A.G., 2002. Floração sincrônica e sistemas reprodutivos em quatro espécies de *Kielmeyera* (Guttiferae). *Acta Bot. Bras* 16, 113-122.
- Bawa, K.S., 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. *Evolution* 28, 85-92.
- Bawa, K.S., Opler, P.A., 1975. Dioecism in tropical forest trees. *Evolution* 29, 167-179.
- Bawa, K.S., Webb, C.J., 1984. Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. *Am. J. Bot.* 71, 736-751.
- Bawa, K.S., Perry, D.R., Beach, J.H., 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. *Am. J. Bot.* 72, 331-345.
- Bawa, K.S., Buckley, D.P., 1989. Seed:ovule ratios, selective seed abortion, and mating systems in Leguminosae. *Monogr. Syst. Bot. Miss. Bot. Gard.* 29, 243-262.
- Bawa, K.S., 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21, 399-422.

- Bernardello, G., Anderson, G.J., Stuessy, T.F., Crawford, D.J., 2001. A survey of floral traits, breeding systems, floral visitors, and pollination systems of the Angiosperms of the Juan Fernández Islands (Chile). *Bot. Rev.* 67, 255-308.
- Bezerra, E.L.S. 2004. Polinização e fenologia reprodutiva de *Byrsonima gardneriana* Juss e *Stigmaphyllon paralias* Juss (Malpighiaceae) em áreas de caatinga/Nordeste do Brasil. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
- Bianchi, M.B., Gibbs, P.E., Prado, D.E., Vesprini, J.L., 2000. Studies on the breeding systems of understorey species of a chaco woodland in NE Argentina. *Flora* 195, 339-348.
- Bittencourt Jr., N.S., Semir, J., 2005. Late-acting self-incompatibility and other breeding systems in *Tabebuia* (Bignoniaceae). *Int. J. Plant Sci.* 166, 493-506.
- Bullock, S.H., 1985. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 17, 287-301.
- Burd, M., 1998. "Excess" flower production and selective fruit abortion: a model of potential benefits. *Ecology* 79, 2123-2132.
- Campbell, D.R., 1989. Inflorescence size: test of the male function hypothesis. *Am. J. Bot.* 76, 730-738.
- Castelletti, C.H.M., Santos, A.M.M., Tabarelli, M., Silva, J.M.C., 2003. Quanto ainda resta da Caatinga? Uma estimativa preliminar. In: Leal, I.R., Tabarelli, M., Silva, J.M.C. (Eds.), *Ecologia e conservação da Caatinga*. Editora Universitária, UFPE, Recife, pp. 719-734.
- Dafni, A., 1992. *Pollination ecology: a practical approach*. Oxford University Press, New York.
- Federov, A., 1966. The structure of the tropical rain forest and speciation in the humid tropics. *J. Ecol.* 54, 1-11.
- Frankie, G.W., Baker, H.G., Opler, P.A., 1974. Tropical plant phenology: Applications for studies in community ecology. In: Lieth, H. (Ed.), *Phenology and seasonality modeling*. Springer Verlag, Berlin, pp. 287-296.
- Gibbs, P.E., Bianchi, M.B., 1993. Post-pollination events in species of *Chorisia* (Bombacaceae) and *Tabebuia* (Bignoniaceae) with late-acting self-incompatibility. *Bot. Acta* 106, 64-71.
- Gil, P.R., 2002. *Wilderness – Earth's last wild places*. CEMEX, Mexico.
- Giulietti, A.M., du Bocage Neta, A.L., Castro, A.A.J.F., Gamarra-Rojas, C.F.L., Sampaio, E.V.S.B., Virgílio, J.F., Queiroz, L.P., Figueiredo, M.A., Rodal, M.J.N.,

- Barbosa, M.R.V., Harley, R.M., 2004. Diagnóstico da vegetação nativa do bioma Caatinga. In: Silva, J.M.C., Tabarelli, M., Fonseca, M.T., Lins, L.V. (Orgs.), Biodiversidade da Caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação. MMA, UFPE, Conservation International do Brasil, Fundação Biodiversitas, EMBRAPA Semi-Árido, Brasília, pp. 48-90.
- GOVERNO DA PARAÍBA [on line]. Disponível na internet via <http://www.paraiba.pb.gov.br>, consulta realizada em 15/março/2005.
- Gribel, R., Gibbs, P.E., 2002. High outbreeding as a consequence of selfed ovule mortality and single vector bat pollination in the Amazonian tree *Pseudobombax munguba* (Bombacaceae). *Int. J. Plant Sci.* 163, 1035-1043.
- Griz, L.M.S., Machado, I.C.S., 2001. Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil. *J. Trop. Ecol.* 17, 303-321.
- Kill, L.H.P., Drumond, M.A., 2001. Biologia floral e sistema reprodutivo de *Gliricidia sepium* (Jacq.) Steud. (Fabaceae-Papilionoidae) na região de Pertolina, Pernambuco. *Ciênc. Rural* 31, 597-601.
- Kill, L.H.P., Ranga, N.T., 2000a. Biologia da polinização de *Merremia aegyptia* (L.) URB. (Convolvulaceae) no sertão de Pernambuco. *Naturalia* 25, 149-158.
- Kill, L.H.P., Ranga, N.T., 2000b. Biologia floral e sistema de reprodução de *Jacquemontia multiflora* (Choisy) Hallier f. (Convolvulaceae). *Rev. Brasil. Bot.* 23, 37-43.
- Kiill, L.H.P., Ranga, N.T., 2003. Ecologia da polinização de *Ipomoea asarifolia* (Ders.) Roem. & Schult. (Convolvulaceae) na Região Semi-Árida de Pernambuco. *Acta Bot. Bras.* 17, 355-362.
- Kress, W.J., 1983. Self-incompatibility in Central American *Heliconia*. *Evolution* 37, 735-744.
- Kress, W.J., Beach, J.H., 1994. Flowering plant reproductive systems. In: McDade, L.A., Bawa, K.S., Hespenheide, H.A., Hartshorn, G.S. (Eds.), *La Selva: Ecology and natural history of a Neotropical rain forest*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 161-182.
- Leal, I.R., Tabarelli, M., Silva, J.M.C., 2003. Ecologia e conservação da Caatinga. Editora Universitária, UFPE, Recife.
- Leal, I.R., Silva, J.M.C., Tabarelli, M., Lacher Jr., T.E., 2005. Changing the course of biodiversity conservation in the Caatinga of northeastern Brazil. *Conservation Biology* 19, 701-706.

- Lewis, G., Gibbs, P., 1999. Reproductive biology of *Caesalpinia calycina* and *C. pluviosa* (Leguminosae) of the caatinga of north-eastern Brazil. *Pl. Syst. Evol.* 217, 43-53.
- Lloyd, D.G., Weeb, C.J., 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms I. Dichogamy. *New Zeal. J. Bot.* 24, 135-162.
- Locatelli, E., Machado, I.C.S., 1999. Comparative study of the floral biology in two Ornithophilous species of Cactaceae: *Melocactus zehntneri* and *Opuntia palmadora*. *Bradleya* 17, 75-85.
- Machado, I.C.S., 1990. Biologia floral de espécies de caatinga no município de Alagoinha – PE. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, São Paulo.
- Machado, I.C., Sazima, M., 1995. Biologia da polinização e pilhagem por beija-flores em *Ruellia asperula* Lindau (Acanthaceae) na caatinga, nordeste brasileiro. *Rev. Brasil. Bot.* 18, 27-33.
- Machado, I.C.S., Barros, M., Sampaio, E.V.S.B., 1997. Phenology of caatinga species at Serra Talhada, PE, Northeastern Brazil. *Biotropica* 29, 57-68.
- Machado, I.C., Vogel, S., Lopes, A.V., 2002. Pollination of *Angelonia cornigera* Hook. (Scrophulariaceae) by long-legged, oil-collecting bees in NE Brazil. *Plant. Biol.* 4, 352-359.
- Machado, I.C., Lopes, A.V., 2003. Recursos florais e sistemas de polinização e sexuais em Caatinga. In: Leal, I.R., Tabarelli, M., Silva, J.M.C. (Eds.), *Ecologia e conservação da Caatinga*. Editora Universitária, UFPE, Recife, pp. 515-563.
- Machado, I.C., Lopes, A.V., 2004. Floral traits and pollination systems in the Caatinga, a Brazilian tropical dry Forest. *Ann. Bot.* 94, 365-376.
- Machado, I.C., Lopes, A.V., Sazima, M., 2006. Plant sexual systems and a review on breeding system studies in the Caatinga, a Brazilian tropical dry Forest. *Ann. Bot.* 97, 277-287.
- Martin, F.W., 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. *Stain Tecnol.* 34, 125-128.
- Matallana, G., Wendt, T., Araujo, D.S.D., Scarano, F.R., 2005. High abundance of dioecious plants in a tropical coastal vegetation. *Am. J. Bot.* 92, 1513-1519.
- McMullen, C.K., 1987. Breeding systems of selected Galápagos islands Angiosperms. *Am. J. Bot.* 74, 1694-1705.
- MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE, 2002. Avaliação e ações prioritárias para a conservação da biodiversidade da caatinga. Universidade Federal de Pernambuco,

- Fundação International do Brasil – Fundação Biodiversitas, EMBRAPA Semi-Árido, Recife.
- Nadia, T.C.L. 2005. Sistemas de polinização de duas espécies frutíferas endêmicas da Caatinga: *Ziziphus joazeiro* Mart. (Rhamnaceae) e *Spondias tuberosa* Arruda (Anacardiaceae). Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
- Oliveira, P.E., 1996. Dioecy in the Cerrado vegetation of central Brazil. Flora 191, 235-243.
- Oliveira, P.E., Gibbs, P.E., 2000. Reproductive biology of woody plants in a cerrado community of central Brazil. Flora 195, 311-329.
- Opler, P.A., Bawa, K.S., 1978. Sex ratios in tropical forest trees. Evolution 32, 812-821.
- Ormond, W.T., Pinheiro, M.C.B., De Castells, A.R.C., 1984. Contribuição ao estudo da reprodução e biologia floral de *Jatropha gossypifolia* L. (Euphorbiaceae). Rev. Brasil. Biol. 44, 159-167.
- Ormond, W.T., Pinheiro, M.C.B., Lima, H.A., Correia, M.C.R., Castro, A.C., 1991. Sexualidade das plantas da restinga de Maricá, RJ. Bol. Museu Nac. 87, 1-24.
- Piedade, L.H., 1998. Biologia da polinização e reprodutiva de sete espécies de Convolvulaceae na Caatinga do sertão de Pernambuco. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Pinheiro, M.C., Ormond, W.T., Castro, A.C., 1991. Biologia da reprodução e fenologia de *Ziziphus joazeiro* Mart. (Rhamnaceae). Rev. Brasil. Biol. 51, 143-152.
- Prado, D.E., 2003. As Caatingas da América do Sul. In: Leal, I.R., Tabarelli, M., Silva, J.M.C. (Eds.), Ecologia e conservação da Caatinga. Editora Universitária, UFPE, Recife, pp. 3-73.
- Primack, R.B., 1985. Longevity of individual flowers. Ann. Rev. Ecol. Syst. 16, 15-37.
- Primo, L.M., 2004. Biologia floral e reprodutiva de *Cappris jacobinae* Moric. ex Eichler e *Capparis hastata* L. (Capparaceae). Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
- Proença, C.E.B., Gibbs, P.E., 1994. Reproductive biology of eight sympatric Myrtaceae from central Brazil. New Phytol. 126, 343-354.
- Quirino, Z.G.M., Machado, I.C., 2001. Biologia da polinização e da reprodução de três espécies de *Combretum* Loefl. (Combretaceae). Rev. Brasil. Bot. 24, 181-193.

- Radford, A.E., Dickinson, W.C., Massey, J.R., Bell, C.R., 1974. Vascular plant systematics. Harper & Row Publishers, New York.
- Ramírez, N., Brito, Y., 1990. Reproductive biology of a tropical palm swamp community in the Venezuelan llanos. *Am. J. Bot.* 77, 1260-1271.
- Ramírez, N., Seres, A., 1994. Plant reproductive biology of herbaceous monocots in a Venezuelan tropical cloud forest. *Pl. Syst. Evol.* 190, 129-142.
- Ramírez, N., 1998. Biología reproductiva a nivel comunitario. *Mem. Inst. Biol. Exp.* 1, 185-188.
- Ramírez, N., 2004. Pollination specialization and time of pollination on a tropical Venezuelan plain: variations in time and space. *Bot. J. Linn. Soc.* 145, 1-16.
- Ramírez, N., Gil, C., Hokche, O., Seres, A., Brito, Y., 1990. Biología floral de uma comunidad arbustiva tropical en la Guayana Venezolana. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 77, 383-397.
- Renner, S.S., Feil, J.P., 1993. Pollinators of tropical dioecious angiosperms. *Am. J. Bot.* 80, 1100-1107.
- Renner, S.S., Ricklefs, R.E., 1995. Dioecy and its correlates in the flowering plants. *Am. J. Bot.* 82 (5), 596-606.
- Sampaio, Y., Batista, J.E.M., 2004. Desenvolvimento regional e pressões antrópicas no bioma Caatinga. In: Silva, J.M.C., Tabarelli, M., Fonseca, M.T., Lins, L.V. (Orgs.), *Biodiversidade da Caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação*. MMA, UFPE, Conservation International do Brasil, Fundação Biodiversitas, EMBRAPA semi-árido, Brasília, Pp. 312-324.
- Santos, M.J., Machado, I.C., Lopes, A.V. 2005. Biología reproductiva de duas espécies de *Jatropha* L. (Euphorbiaceae) em Caatinga, Nordeste do Brasil. *Revta. Brasil. Bot.* 28(2), 361-373.
- Saraiva, L.C., Cesar, O., Monteiro, R., 1996. Breeding systems of shrubs and trees of a Brazilian sananna. *Arq. Biol. Tecnol.* 39, 751-763.
- Seavey, S.R., Bawa K.S., 1986. Late-acting self-incompatibility in Angiosperms. *Bot. Rev.* 52, 195-219.
- Silva, M.A.P., Machado, I.C.S., 1997. Biología da reprodução e morfologia polínica de *Auxema* Miers (Boraginaceae). *Bol. Soc. Brot. série 2*, 68, 73-88.

- Silva, V.C., 2004. Biologia floral e sistema de reprodução de duas espécies de *Chamaecrista* (Leguminosae) ocorrentes em Buíque-PE. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
- Sobrevila, C., Arroyo, M.T.K., 1982. Breeding systems in a montane tropical cloud forest in Venezuela. *Pl. Syst. Evol.* 140, 19-37.
- Sokal, R.R., Rohlf, F.J., 1996. Biometry. Freeman and Company, New York.
- Stephenson, A.G., 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12, 253-279.
- Styles, B.T., 1972. The flower biology of the Meliaceae and its earring on tree breeding. *Silvae Gen.* 21, 175-182.
- SUDENE, 1990. Dados pluviométricos mensais do Nordeste. Estado da Paraíba. Série Pluviométrica-5. Ministério do Interior, Superintendência do Desenvolvimento do Nordeste, Recife.
- Sutherland, S., Delph, L.F., 1984. On the importance of male fitness in plants: patterns of fruit-set. *Ecology* 65, 1093-1104.
- Tabarelli, M., Silva, J.M.C., Santos, A.M.M., Vicente, A., 2000. Análise de representatividade das unidades de conservação de uso direto e indireto na Caatinga: análise preliminar. In: Workshop Avaliação e identificação de ações prioritárias para a conservação, utilização sustentável e repartição de benefícios da biodiversidade do bioma Caatinga. Petrolina- Pernambuco, Pp. 13..
- Vogel, S., Machado, I.C., 1991. Pollination of four sympatric species of *Angelonia* (Scroph.) by oil-collecting bees in NE Brazil. *Pl. Syst. Evol.* 178, 153-178.
- Wiens, D., Calvin, C.L., Wilson, C.A., Davern, C.I., Frank, D., Seavey, S.R., 1987. Reproductive success, spontaneous embryo abortion, and genetic load in flowering plants. *Oecologia* 71, 501-509.
- Wilkinson, L., 1998. Systat, ver 8,0. SPSS, Chicago.
- Zapata, R.T., Arroyo, M.T.K., 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest. *Biotropica* 10, 221-230.

Tabela 1. Sistema sexual, frutos produzidos através de polinizações controladas e polinização natural, índice de auto-incompatibilidade e sistema reprodutivo em 14 espécies lenhosas de Caatinga. Sistema sexual – H: hermafrodita, M: monóica, D: dióica, GD: ginodíoca e AM: andromonóica. Sistema reprodutivo – AC: auto-compatível, AI: auto-incompatível, D: dióica e LSI: auto-incompatível de ação tardia.

Espécies	Sistema sexual	Autopolinização manual Fl/Fl (%)	Polinização cruzada Fl/Fl (%)	Polinização natural Fl/Fl (%)	ISI [†]	Sistema reprodutivo
<i>Bauhinia cheilantha</i>	H	34/0	42/20 (47)	93/23 (25)	0	AI
<i>Cochlospermum insigne</i>	H	30/9 (26)	30/13 (43)	125/30 (24)	0,60	AC
<i>Commiphora leptophloeos</i>	D	-	-	130/37 (28)	-	D
<i>Croton sonderianus</i>	M	20/8 (40)	30/13 (43)	63/17 (27)	0,93	AC
<i>Erythrina velutina</i>	H	30/3	-	90/4 (4)	-	AC
<i>Maytenus rigida</i>	GD	50/0	50/0	122**/1 (0,8)	-	-
<i>Myracrodruron urundeuva</i>	D	-	-	1335*/433 (32)	-	D
<i>Parkinsonia aculeata</i>	H	31/24 (77)	10/6 (60)	116/37 (32)	1,28	AC
<i>Schinopsis brasiliensis</i>	D	-	-	80/62 (78)	-	D
<i>Senna martiana</i>	H	37/0	34/2 (6)	100/44 (44)	0	LSI
<i>Senna spectabilis</i>	H	30/0	30/3 (10)	102/3 (3)	0	LSI
<i>Sideroxylon obtusifolium</i>	H	31/0	31/7 (23)	100/0	0	LSI
<i>Spondias tuberosa</i>	AM	55/0	55/12 (22)	176**/2 (1)	0	AI
<i>Ziziphus joazeiro</i>	H	50/2 (4)	50/11 (22)	190/3 (1,5)	0,18	AI

[†] Índice de Auto-Incompatibilidade segundo Bullock (1985).

* valor correspondente ao total de flores em 10 inflorescências.

** valor referente apenas para flores hermafroditas.

Tabela 2. Razões fruto/flor, semente/óvulo e sucesso reprodutivo pré-emergente em 13 espécies lenhosas de Caatinga.

Espécies	Razão Fr/Fl*	Razão S/O	PERS
<i>Bauhinia cheilantha</i>	0,17	0,71	0,12
<i>Cochlospermum insigne</i>	0,19	0,14	0,026
<i>Commiphora leptophloeos</i>	0,35	0,25	0,088
<i>Croton sonderianus</i>	0,92	1,0	0,92
<i>Erythrina velutina</i>	0,08	0,36	0,028
<i>Maytenus rigida</i>	0,17	0,25	0,042
<i>Myracrodruon urundeuva</i>	0,28	1,0	0,28
<i>Parkinsonia aculeata</i>	0,11	0,24	0,026
<i>Schinopsis brasiliensis</i>	0,22	1,0	0,22
<i>Senna martiana</i>	0,27	0,65	0,17
<i>Senna spectabilis</i>	-	-	-
<i>Sideroxylon obtusifolium</i>	0,14	0,25	0,035
<i>Spondias tuberosa</i>	0,009	1,0	0,009
<i>Ziziphus joazeiro</i>	0,05	0,5	0,025

* em espécies dióicas ou monóicas, a razão Fr/Fl incluiu apenas a média de flores femininas.

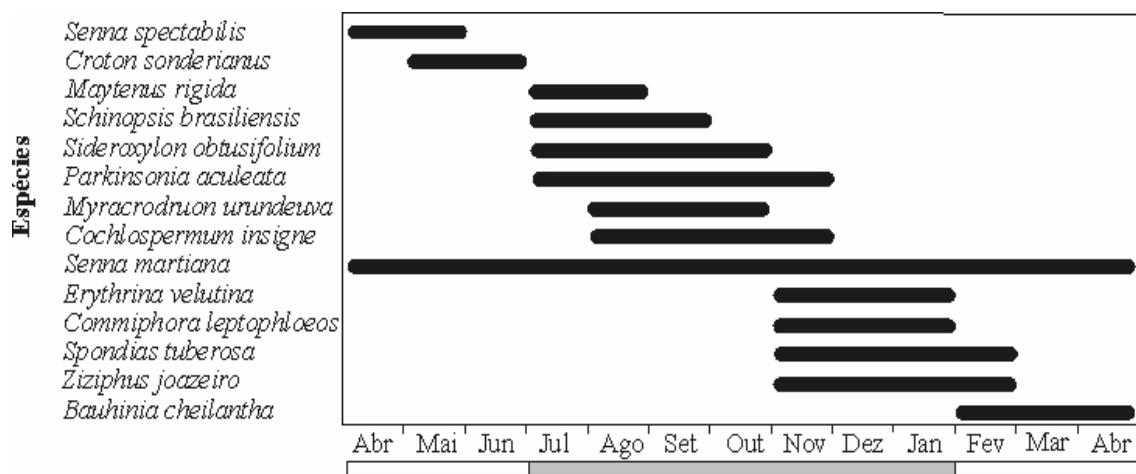


Figura 1. Período de floração (abril/2004 a abril/2005) de cada espécie estudada na Fazenda Dona Soledade, Boa Vista, Paraíba. As espécies foram organizadas com relação aos meses de floração. Área em cinza representa a estação seca na área de estudo.

Anexo 1. Espécies ocorrentes em áreas de Caatinga analisadas quanto ao tipo de sistema sexual e reprodutivo, definido como Auto-incompatível (AI), Autocompatível (AC), Auto-incompatível de ação tardia (LSI) e Dióico (D).

Espécie	Família	Hábito	Sistema Sexual	Sistema Reprodutivo	Referência
<i>Angelonia cornigera</i>	Scrophulariaceae	Arbusto	Hermafrodita	AI	Machado et al., 2002
<i>Angelonia bisaccata</i>	"	Arbusto	Hermafrodita / Protândrica	AI	Vogel e Machado, 1991
<i>Angelonia hirta</i>	"	Erva	Hermafrodita / Protândrica	AI	Vogel e Machado, 1991
<i>Angelonia hookeriana</i>	"	Arbusto	Hermafrodita / Protândrica	AI	Vogel e Machado, 1991
<i>Angelonia pubescens</i>	"	Erva	Hermafrodita / Protândrica	AC	Vogel e Machado, 1991
<i>Aosa rupestris</i>	Loasaceae	Erva	Hermafrodita / Protândrica	AC / Autógama	Leite et al. <i>in prep.</i>
<i>Auxema glazioviana*</i>	Boraginaceae	Árvore	Heterostílica	AI	Silva e Machado, 1997
<i>Auxema oncocalyx*</i>	"	Árvore	Heterostílica	AI	Silva e Machado, 1997
<i>Bauhinia cheilantha</i> [†]	Leguminosae	Arbusto	Hermafrodita	AI	Este estudo
<i>Byrsonima gardneriana</i>	Malpighiaceae	Arbusto	Hermafrodita	AI	Bezerra, 2004
<i>Caesalpinia calycina*</i>	Leguminosae	Arbusto	Andromonóica	LSI	Lewis e Gibbs, 1999
<i>Caesalpinia pyramidalis*</i> [†]	"	Árvore	Hermafrodita / Protogínica	LSI	Leite et al. <i>in prep</i>
<i>Chamaecrista cytisoides</i>	"	Arbusto	Hermafrodita	AC	Silva, 2004
<i>Chamaecrista ramosa</i>	"	Arbusto	Hermafrodita	AC	Silva, 2004
<i>Capparis hastata</i>	Capparaceae	Árvore	Hermafrodita / Protogínica	AC	Primo, 2004
<i>Capparis jacobinae*</i>	"	Arbusto	Andromonóica / Protogínica	LSI	Primo, 2004
<i>Cochlospermum insigne</i>	Cochlospermaceae	Árvore	Hermafrodita	AC	Este estudo
<i>Combretum leprosum</i> [†]	Combretaceae	Arbusto	Hermafrodita	AI	Quirino e Machado, 2001
<i>Combretum fruticosum</i>	"	Liana	Hermafrodita	AI	Quirino e Machado, 2001

Espécie	Família	Hábito	Sistema Sexual	Sistema Reprodutivo	Referência
<i>Combretum pisonioides</i> *	"	Arbusto	Hermafrodita	AI	Quirino e Machado, 2001
<i>Commiphora leptophloeos</i> *	Burseraceae	Árvore	Dióica	D	Este estudo
<i>Cordia globosa</i> *	Boraginaceae	Arbusto	Heterostílica	AI	Machado, 1990
<i>Cordia leucocephala</i> *	"	Arbusto	Heterostílica	AI	Machado, 1990
<i>Croton sonderianus</i> †	Euphorbiaceae	Arbusto	Monóica	AC	Este estudo
<i>Erythrina velutina</i>	Leguminosae	Árvore	Hermafrodita	AC	Este estudo
<i>Gliricidia sepium</i>	"	Árvore	Hermafrodita	AI	Kiill e Drumond, 2001
<i>Ipomoea asarifolia</i>	Convolvulaceae	Liana	Hermafrodita	LSI	Kiill e Ranga, 2003
<i>Ipomoea bahiensis</i>	"	Liana	Hermafrodita	AI	Piedade, 1998
<i>Ipomoea brasiliiana</i> *	"	Liana	Hermafrodita	AI	Piedade, 1998
<i>Ipomoea incarnata</i>	"	Liana	Hermafrodita	AI	Piedade, 1998
<i>Ipomoea martii</i>	"	Liana	Hermafrodita	AI	Piedade, 1998
<i>Jacquemontia multiflora</i>	"	Liana	Hermafrodita	AC	Kiill e Ranga, 2000 a
<i>Jatropha gossypifolia</i>	Euphorbiaceae	Arbusto	Monóica / Protogínica	AC	Ormond et al., 1984
<i>Jatropha mollissima</i> *	"	Arbusto	Monóica	AC	Santos et al., 2005
<i>Jatropha mutabilis</i> *	"	Arbusto	Monóica	AC	Santos et al., 2005
<i>Maytenus rigida</i> *	Celastraceae	Árvore	Ginodióica / Protândrica	-	Este estudo
<i>Melocactus zehntneri</i> *	Cactaceae	Arbusto	Hermafrodita	AC / Autógama	Locatelli e Machado, 1999
<i>Melochia tomentosa</i>	Sterculiaceae	Arbusto	Heterostílica	AI	Machado, 1990
<i>Merremia aegyptia</i> †	Convolvulaceae	Liana	Hermafrodita	AC / Autógama	Kiill e Ranga, 2000 b
<i>Myracrodruon urundeuva</i>	Anacardiaceae	Árvore	Dióica	D	Este estudo
<i>Opuntia palmadora</i> *	Cactaceae	Arbusto	Hermafrodita	AC / Autógama	Locatelli e Machado, 1999
<i>Parkinsonia aculeata</i>	Leguminosae	Arbusto	Hermafrodita / Protogínica	AC / Autógama	Este estudo
<i>Pavonia martii</i> *	Malvaceae	Arbusto	Hermafrodita	AC / Autógama	Machado, 1990
<i>Ruellia asperula</i>	Acanthaceae	Arbusto	Hermafrodita	AC / Autógama	Machado e Sazima, 1995
<i>Ruellia aff. paniculata</i> †	"	Erva	Hermafrodita	AC / Autógama	Machado, 1990

Espécie	Família	Hábito	Sistema Sexual	Sistema Reprodutivo	Referência	
<i>Schinopsis brasiliensis</i>	Anacardiaceae	Árvore	Dióica	D	Este estudo	
<i>Senna martiana</i> *	Leguminosae	Arbusto	Hermafrodita	LSI	Este estudo	
<i>Senna spectabilis</i> †		"	Árvore	Hermafrodita	LSI	Este estudo
<i>Sideroxylon obtusifolium</i> +	Sapotaceae	Árvore	Hermafrodita / Protogínica	LSI	Este estudo	
<i>Spondias tuberosa</i> *+†	Anacardiaceae	Árvore	Andromonóica	AI	Este estudo	
<i>Stigmaphyllon paralias</i>	Malpighiaceae	Erva	Hermafrodita	AI	Bezerra, 2004	
<i>Waltheria rotundifolia</i>	Sterculiaceae	Erva	Heterostílica	AI	Machado, 1990	
<i>Ziziphus joazeiro</i> *+	Rhamnaceae	Árvore	Hermafrodita / Protândrica	AI	Este estudo	

* espécies endêmicas da Caatinga (Giulietti et al., 2004).

+ espécies frutíferas da Caatinga (Giulietti et al., 2004).

† espécies com potencial forrageiro (Giulietti et al., 2004).

CAPÍTULO 2

**BIOLOGIA REPRODUTIVA EM *CAESALPINIA PYRAMIDALIS* TUL.
(LEGUMINOSAE-CAESALPINIOIDEAE), UMA ESPÉCIE ENDÊMICA DA
CAATINGA**

Manuscrito a ser enviado ao Periódico Annals of Botany

**Biologia reprodutiva em *Caesalpinia pyramidalis* Tul. (Leguminosae-Caesalpinoideae),
uma espécie endêmica da Caatinga - Nordeste do Brasil**

Ana Virgínia Leite¹, Isabel Cristina Machado² e Peter Edward Gibbs³

¹ Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco. ² Departamento de Botânica, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Pernambuco. Av. Profº Moraes Rego, s/n.º, Cidade Universitária, 50.670-901, Recife-PE, Brasil. ³ School of Environmental and Evolutionary Biology, University of St. Andrews, KY 169AL, Scotland, UK.

RESUMO

Teoria e objetivos A família Leguminosae está representada na Caatinga por ca. 293 espécies, porém, apenas 13 foram estudadas quanto a polinização e/ou ao sistema reprodutivo. Neste estudo, foram analisadas a biologia floral, a polinização e o sistema reprodutivo de *Caesalpinia pyramidalis*, espécie endêmica da Caatinga.

Métodos Foram estimados o número de flores e frutos por inflorescência e o número de óvulos/flor e sementes/fruto. O volume e a concentração de açúcares no néctar foram medidos em 10 flores, a cada três horas. Foram realizadas 200 horas de observações de campo, onde 40 h foram para verificação do número de visitas e de flores visitadas pelos polinizadores. Foram realizados tratamentos de autopolinização espontânea e manual, polinização cruzada, polinização natural e feitas observações de crescimento de tubos polínicos 8-48 h após as polinizações controladas manuais.

Resultados As razões fruto/flor (0,03) e semente/óvulo (0,36) foram baixas. Cada inflorescência possui ca. $66,9 \pm 47,8$ flores e $2,1 \pm 1,2$ frutos. Foi observado $5,7 \pm 0,9$ óvulos/flor e $2,08 \pm 1,79$ sementes/fruto. A produção de néctar foi baixa, alcançando $1,0 \mu\text{L}$ no primeiro dia da flor (26-50 %), $0,5 \mu\text{L}$ (35-49 %) no segundo dia, não havendo produção de néctar no terceiro dia. Os principais polinizadores foram abelhas do gênero *Xylocopa* e *Centris*, visitando elevado número de flores ao longo do dia. Foi observado que *Caesalpinia pyramidalis* é auto-incompatível de ação tardia, com tubos polínicos oriundos de

autopolinização crescendo até o saco embrionário, havendo neste momento, deposição de calose.

Conclusões Espécies de *Xylocopa* e *Centris* constituem importantes polinizadores de *C. pyramidalis*, transferindo pólen de forma eficiente. Embora hajam polinizações geitonogâmicas, a alta freqüência de visitas aumentam a probabilidade de polinização cruzada. A baixa razão semente/óvulo pode estar relacionada a auto-incompatibilidade de ação tardia, uma vez que tubos polínicos de autopolinização que crescem até o óvulo podem levar à perda dos mesmos, através da prevenção de futuras polinizações.

Palavras-chave: Caatinga, *Caesalpinia pyramidalis*, *Xylocopa*, *Centris*, auto-incompatibilidade de ação tardia, tubo polínico, sucesso reprodutivo pré-emergente.

INTRODUÇÃO

A Caatinga é um ecossistema exclusivamente brasileiro (MMA, 2002) que foi reconhecido como uma das 37 Grandes Áreas Naturais do Planeta (Gil, 2002). Esse ecossistema ocupa uma área de aproximadamente 800.000 km² (70% de toda a região Nordeste), ocorrendo nos Estados do Piauí, Ceará, Rio Grande do Norte, Paraíba, Pernambuco, Alagoas, Sergipe, Bahia e uma pequena faixa no norte de Minas Gerais (Prado, 2003). A vegetação da Caatinga é composta principalmente por espécies xerofíticas, podendo apresentar uma fisionomia arbustiva-arbórea, ocorrendo em áreas com marcada sazonalidade e baixos índices de precipitação pluviométrica (Sampaio, 1995; Rodal e Melo, 1999). Somente recentemente a biota da Caatinga vem sendo melhor estudada (Leal *et al.*, 2003, 2005). Quanto à flora, por exemplo, há registro de 932 espécies vegetais, sendo 380 endêmicas (MMA, 2002; Giulietti *et al.*, 2004). Até o momento, apenas 52 espécies foram estudadas quanto a polinização ou ao sistema reprodutivo (Machado e Lopes, 2004; Machado *et al.*, 2006; Leite *et al.*, v. capítulo 1).

A família Leguminosae consiste em uma das mais representativas da Caatinga, sendo constituída por cerca de 293 espécies que estão distribuídas entre suas três subfamílias (Papilionoideae, Caesalpinoideae e Mimosoideae) (v. Giulietti *et al.*, 2004). Entretanto, apenas 12 (4 %) espécies que ocorrem nesse ecossistema (representando as subfamílias Papilionoideae e Caesalpinoideae) foram estudadas quanto à polinização e/ou ao sistema reprodutivo (Bullock, 1985; McMullen, 1987; Gibbs e Sasaki, 1998; Lewis e Gibbs, 1999; Kill e Drumond, 2001; Silva, 2004; Sazima *et al.*, 2005; Leite *et al.*, v. capítulo 1). Quanto à

polinização, a maioria das espécies estudadas é polinizada principalmente por abelhas médio-grandes e quanto ao sistema reprodutivo, sete espécies são auto-incompatíveis, das quais três apresentam auto-incompatibilidade de ação tardia.

A subfamília Caesalpinoideae compreende a mais bem estudada na Caatinga, havendo registros para espécies dos gêneros *Bauhinia*, *Senna*, *Chamaecrista*, *Parkinsonia* e *Caesalpinia* (Silva, 2004; ver capítulo 1). Entre as oito espécies do gênero *Caesalpinia* listadas para a Caatinga (Lewis, 1998; Rodal e Melo, 1999), das quais cinco são endêmicas desse ecossistema (v. Giulietti *et al.*, 2004), há informações disponíveis apenas sobre a polinização de *C. pluviosa* (Lewis e Gibbs, 1999) e sobre a polinização e o sistema reprodutivo de *C. calycina* (Lewis e Gibbs, 1999). Para as demais espécies deste gênero, não há registros disponíveis nesse nível de abordagem.

No presente estudo, foram analisadas a biologia floral, a polinização e o sistema reprodutivo de *Caesalpinia pyramidalis*, espécie característica e endêmica da Caatinga que ocorre nos Estados da Paraíba, Pernambuco, Alagoas e Bahia (v. Lewis, 1998; Aguiar *et al.*, 2003; Giulietti *et al.*, 2004).

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

As observações de campo foram realizadas em agosto de 2004 e março de 2005. O estudo foi realizado em uma área de Caatinga com 690 ha, localizada na fazenda Dona Soledade (S 70°20'30,7" e W 36°18'5,8"), situada entre os municípios de Cabaceiras e Boa Vista, no Estado da Paraíba. A região está inserida no sertão dos cariris velhos e compreende uma das áreas mais secas do Nordeste semi-árido (Ab'Saber, 2003; Prado, 2003). A precipitação média nos municípios de Cabaceiras e Boa Vista é de aproximadamente 330 mm/ano (Governo da Paraíba), tendo sido registrados valores de 252 mm/ano (SUDENE, 1990). O período chuvoso ocorre entre os meses de fevereiro e junho e a temperatura média anual atinge cerca de 32 °C (Governo da Paraíba).

A vegetação na área estudada é predominantemente arbustiva-arbórea aberta (v. Prado, 2003), com espécies características de Caatinga, tais como *Aspidosperma pyrifolium* (Apocynaceae), *Bauhinia cheilantha* e *Caesalpinia pyramidalis* (Leguminosae), *Commiphora leptophloeos* (Burseraceae), *Maytenus rigida* (Celastraceae), *Pilosocereus* spp. (Cactaceae), *Schinopsis brasiliensis* e *Spondias tuberosa* (Anacardiaceae). Indivíduos de

Caesalpinia pyramidalis possuem porte arbóreo, com cerca de 2 a 6 m de altura e estão distribuídos em toda a área de estudo. A floração ocorre ao longo de quatro meses, principalmente na estação chuvosa, entre meados de janeiro e abril. Em agosto de 2004, estação seca na área estudada, foram observados alguns indivíduos de *C. pyramidalis* em floração logo após um curto período de chuvas. Espécime testemunho foi depositado no Herbário UFP da Universidade Federal de Pernambuco (UFP-33.974).

Biologia floral e polinização

Foram feitas análises da morfologia floral, medidos o comprimento dos estames, ginóforo e gineceu e contado o número de óvulos em 20 flores coletadas aleatoriamente, em diferentes indivíduos. Em outras 10 flores foram verificadas a emissão de odor e o período de antese. Em 20 inflorescências de diferentes indivíduos, foram contados o número de flores abertas por dia e o número de flores por inflorescência. Em outras 40 inflorescências, foi contado o número de frutos produzidos naturalmente. O volume e a concentração de açúcares no néctar foram medidos em 10 flores previamente ensacadas com sacos de papel semipermeável. As medidas foram realizadas a cada três horas (0800-1700 h), durante o período de antese floral, utilizando-se microsseringa (Microliter® 10 µL) e refratômetro de bolso (Atago® 28-62 %), respectivamente.

Foram realizadas 200 horas de observações de campo, onde 40 h foram para análise do comportamento dos visitantes florais, local de deposição do pólen no corpo do polinizador, número de visitas e de flores visitadas (freqüência) ao longo do dia (0500-1800 h), em três indivíduos de *Caesalpinia pyramidalis*. Todas as espécies de abelhas do gênero *Centris* e todas as espécies de borboletas foram agrupadas para a estimativa do número de visitas e de flores visitadas. Exemplares de insetos polinizadores foram coletados para identificação e depositados na coleção entomológica do Laboratório de Biologia Floral e Reprodutiva da Universidade Federal de Pernambuco.

Biologia reprodutiva

Análises do sistema reprodutivo foram realizadas em flores aleatoriamente selecionadas de diferentes indivíduos, cujos botões em pré-antese foram ensacados com voal (malha = 0,05 mm). Os tratamentos envolveram (1) autopolinização espontânea em 30 botões que permaneceram ensacados até o final de antese, (2) autopolinização manual, em 30 flores que

receberam pólen proveniente da mesma flor ou de flores da mesma planta, (3) polinização cruzada, em 33 flores que receberam apenas pólen de outros indivíduos que estavam distantes ca. 50-100 m da planta receptora e (4) polinização natural em 130 flores, as quais foram acompanhadas até a completa formação dos frutos. Todos os tratamentos foram realizados em 15 indivíduos distintos, utilizando-se 1-2 flores/inflorescência. Foram contados o número de sementes desenvolvidas nos frutos produzidos através das polinizações controladas manuais e da polinização natural.

Pistilos de autopolinização manual e polinização cruzada, oriundos de tratamentos adicionais, foram fixados (FAA₇₀) em intervalos de 8, 24 e 48 horas após as polinizações, para análises do crescimento de tubos polínicos. Posteriormente, os pistilos foram amolecidos e clarificados em Hidróxido de Sódio (NaOH) – 9 N, a 60 °C por 10 min, lavados, dissecados e observados sob microscópio de fluorescência, utilizando-se corante azul de anilina (Martin, 1959).

A razão fruto/flor (Fr/Fl) foi estimada a partir da contagem de frutos e flores por inflorescência e a razão semente/óvulo (S/O) foi determinada através da contagem do número de sementes produzidas em 50 frutos coletados aleatoriamente e do número de óvulos por flor. Foi quantificada também a média de sementes e óvulos abortados por fruto. A partir do produto das razões Fr/Fl e S/O, foi determinado o sucesso reprodutivo pré-emergente (PERS) (Wiens *et al.*, 1987).

Análises estatísticas

Foi aplicado o teste qui-quadrado para verificar se existe diferença significativa na: (1) proporção de frutos produzidos através da polinização natural e polinização cruzada e (2) proporção de óvulos penetrados entre os tratamentos de autopolinização manual e polinização cruzada. Foi aplicado o teste t para determinar se há diferença na média de sementes produzidas entre a polinização natural e a polinização cruzada. Os testes foram realizados utilizando-se o software BioEstat 3.0 (Ayres *et al.*, 2003).

RESULTADOS

Biologia floral e polinização

As inflorescências racemosas e dispostas acima da folhagem, possuem $66,9 \pm 47,8$ flores (22-200) e cerca de 3-4 flores abrem-se por dia. Cada inflorescência produziu $2,1 \pm 1,2$ frutos (1-6) do tipo legume, que durante a dispersão, liberam suas sementes de maneira explosiva. As flores emitem leve odor adocicado, são zigomorfas, possuem corola amarela e estandarte apresentando um guia de néctar com marcas vermelhas em sua região mais central (Fig. 1A). O androceu possui 10 estames, com comprimento de ca. $1,20 \text{ cm} \pm 0,08$, dispostos em torno do gineceu, formando dois grupos; um composto por cinco estames anteriores e o outro, composto pelos demais estames, os quais estão distribuídos nos lados e na parte posterior do gineceu. O gineceu mede $1,25 \text{ cm} \pm 0,08$, possui um curto ginóforo ($1,9 \text{ mm} \pm 0,06$) e apresenta cerca de $5,7 \pm 0,9$ óvulos (4-7). O estigma possui uma pequena cavidade margeada por uma franja de pêlos rígidos (Fig. 1B). Ambos, estames e gineceu, estão levemente curvados em direção ao centro da flor. As anteras estão dispostas próximas à cavidade estigmática, tendo sido observado, algumas vezes, grãos de pólen no estigma de flores previamente ensacadas.

As flores iniciam a abertura por volta das 0430 h, estando completamente abertas por volta das 0500 h, horário em que as anteras ainda estão fechadas, sendo as flores funcionalmente femininas. A partir das 0900 h abrem-se as cinco anteras dos estames anteriores (primeiro grupo), dando início à fase hermafrodita da flor, permanecendo até o final de antese que é de três dias. Ao longo do primeiro dia de abertura da flor, dois estames do segundo grupo expõem os grãos de pólen, seguido pelos três estames restantes ou as anteras destes três últimos estames somente se abrem no segundo dia da flor. No terceiro dia após o início de antese, todas as anteras (i.e. do primeiro e segundo grupos) estão com pouco ou nenhum grão de pólen. O néctar é armazenado em uma região logo abaixo da inserção dos estames, no interior da cavidade formada pelas sépalas, ficando disponível até o segundo dia de antese. O volume de néctar produzido a cada três horas (Fig. 2) no primeiro dia foi de $1,0 \mu\text{L} \pm 1,36$, com concentração variando entre 26-50 %. No segundo dia, a produção de néctar ocorreu até às 11 h, com volume de $0,5 \mu\text{L} \pm 0,9$ e concentração de 35-49 %

As visitas às flores iniciaram às 0500 h e continuaram até às 1800 h no primeiro e segundo dia de antese floral e no terceiro dia as visitas ocorrem com menor freqüência. Ao longo do terceiro dia de antese as flores começam a cair naturalmente ou no momento em que são visitadas. Todos os visitantes florais observados forrageavam em busca de néctar. Abelhas dos gêneros *Xylocopa* e *Centris* constituíram os principais polinizadores de *C. pyramidalis* (Tabela 1). As espécies de borboletas (Hesperiidae e Pieridae) aturam principalmente como pilhadoras, no entanto, apenas durante algumas visitas tocavam nas

estruturas reprodutivas com as pernas e o abdômen, podendo eventualmente polinizar as flores. Foram observadas visitas da ave *Coereba flaveola*. Todas as visitas foram legítimas, havendo o contato da região posterior da cabeça com ambas as estruturas reprodutivas. Esta espécie foi pouco frequente (foi observada apenas uma vez, visitando 11 flores de um mesmo indivíduo) (Fig. 3), atuando como eventual polinizador. Foram observada visitas de uma espécie de beija-flor, um esfingídeo diurno e uma borboleta pilhando néctar em flores de *C. pyramidalis* (Tabela 1).

Xylocopa grisescens foi o polinizador mais freqüente, visitando entre 0500-1700 h cerca de 837 flores em 52 visitas (Fig. 3), correspondendo a uma média de 64 ± 93 (média ± sd) flores visitadas por hora. Para esta espécie, os horários com elevado número de visitas e de flores visitadas ocorreram entre 0500-0600 h. *Xylocopa frontalis* visitou 275 flores (Fig. 3) em 17 vistas, correspondendo a 21 ± 32 flores/hora. As visitas às flores ocorreram entre 0900-1100 h e entre 1500-1700 h. As espécies de *Centris* também apresentaram elevada freqüência (Fig. 3), visitando cerca de 261 flores entre 0600-1500 h, correspondendo a uma média de 19 ± 20 flores visitadas/hora. Durante as visitas, os indivíduos de *Xylocopa* e *Centris* introduzem o aparelho bucal no interior da cavidade formada pelo estandarte (Fig. 1C, D), forçando a abertura para a coleta de néctar. Neste momento, a cavidade estigmática da flor entra em contato com a região ventral do polinizador e, através da franja de pêlos, remove os grãos de pólen presentes nesse local. Ao mesmo tempo, os estames depositam o pólen na região ventral (tórax e/ou abdômen) do corpo do polinizador. O pólen então é forçado para dentro da cavidade estigmática através do movimento do polinizador sobre a flor, durante a coleta de néctar.

Biologia reprodutiva

Todas as flores dos tratamentos de autopolinizações manual ($n = 30$) e espontânea ($n = 30$) caíram entre 24-72 horas. Sete frutos (21 %) foram produzidos através do tratamento de polinização cruzada ($n = 33$), com $2,28 \pm 1,25$ sementes desenvolvidas e 17 frutos produzidos (13 %) a partir da polinização natural ($n = 130$), apresentando $3,23 \pm 1,34$ sementes. Em ambos os tratamentos, não houve diferença significativa no número de frutos e sementes produzidas. Em pistilos de autopolinização manual (AM) foram observados tubos polínicos alcançando os óvulos 8 h após as polinizações e crescendo até o saco embrionário após 24 h, havendo neste local, deposição de calose (Fig. 1E). Na polinização cruzada (PC), tubos polínicos penetraram o saco embrionário 24 h após as polinizações (Fig. 1F). Houve

diferença significativa na freqüência de óvulos penetrados em ambos os tratamentos (AM: 6 óvulos penetrados em 401 óvulos observados e 75 pistilos examinados vs. PC: 28 penetrados em 209 óvulos e 37 pistilos; $\chi^2 = 32,02$; g.l. = 1; $p < 0,001$).

Entre os 50 frutos coletados aleatoriamente, foram verificados uma média de $2,08 \pm 1,79$ sementes (1-6) que se desenvolveram até a maturidade e cerca de $1,72 \pm 1,44$ sementes e $0,92 \pm 1,27$ óvulos abortados. Quatorze (28 %) frutos não apresentaram sementes desenvolvidas. A razão semente/óvulo (0,36) foi mais elevada que a razão fruto/flor (0,03), com um sucesso reprodutivo pré-emergente de 0,0108 (1,08 %).

DISCUSSÃO

Biologia floral e polinização

As flores de *C. pyramidalis* apresentam atributos característicos da síndrome de melitofilia (Faegri e van der Pijl, 1979). A reduzida produção de néctar por flor pode induzir os visitantes florais a procurar mais recursos em outros indivíduos ou populações, viabilizando o fluxo polínico. Associada a esta característica, a franja de pêlos do estigma promove, de maneira eficiente, a transferência do pólen que está presente no corpo do polinizador, para dentro da cavidade estigmática, tornando o processo de polinização especializado. Baixos volumes de néctar foram descritos também para *Caesalpinia crista* (ca. 2,0 μ L/dia) (Shi-Jin *et al.*, 2004) e *C. pulcherrima* (ca. 0,65 μ L/hora) (Cruden e Hermann-Parker, 1979). Esses valores, assim como observado para *C. pyramidalis*, contrastaram com àqueles verificados para *C. gilliesii* (30,7 μ L/dia) (Cocucci *et al.*, 1992), *C. calycina* (14,6 μ L/dia) e *C. pluviosa* (7,25 μ L/dia) (Lewis e Gibbs, 1999). Lewis e Gibbs (1999) também observaram que a franja de pêlos na região do estigma, em *C. calycina*, tem importante função durante a remoção do pólen do corpo do polinizador.

O elevado número de flores visitadas por hora, observada para as espécies *Xylocopa grisescens*, *X. frontalis* e *Centris* spp., resulta na transferência de pólen incompatível entre as flores. Entretanto, a geitonogamia foi compensada através da elevada freqüência de visitas realizadas por estas espécies, aumentando a probabilidade de polinização cruzada. As visitas realizadas por *X. grisescens* e *Centris* spp., durante a fase feminina da flor (entre 0500-0700 h e 0600-0800 h, respectivamente), contribuíram para uma maior eficiência na polinização cruzada, uma vez que grãos de pólen provenientes de indivíduos de diferentes populações foram, provavelmente, transferidos para o estigma nesse momento. As visitas da ave *Coereba*

flaveola foram raras em flores de *Caesalpinia pyramidalis*, no entanto, se estas ocorressem com mais freqüência, essa espécie também seria um polinizador importante na reprodução de *C. pyramidalis*. Embora não tenha sido observado o deslocamento de *Coereba flaveola* entre os indivíduos de *C. pyramidalis*, é provável que essa ave, assim como as espécies de *Xylocopa* e *Centris*, se desloque com maior freqüência entre as populações, promovendo o fluxo polínico. *Coereba flaveola* é uma espécie comum na Caatinga e já foi observada visitando flores ornitófilas de *Erythrina velutina* (Leguminosae) (obs. pessoal) e *Schwartzia brasiliensis* (Marcgraviaceae) (Santos, 2005) nesse ecossistema.

Em diferentes áreas de Caatinga, além das espécies de *Xylocopa* e *Centris* observadas no presente estudo, as flores de *C. pyramidalis* têm sido visitadas também por outras espécies de *Centris* (*C. leprieuri*, *C. spilopoda* e *C. trigonioides*) (Aguiar *et al.*, 2003), bem como por outros gêneros de abelhas como *Apis mellifera*, *Friesomelitta silvestrii*, *Mesocheira bicolor*, *Pseudaugochlora pandora* e *Trigona spinipes* (Aguiar *et al.*, 2002; Aguiar, 2003). Algumas das espécies observadas nesses levantamentos, embora não tenha sido registrado, podem possivelmente polinizar as flores de *C. pyramidalis*. Embora a polinização em *C. exostema* (Vogel, 1990), *C. gilliesii* (Cocucci *et al.*, 1992) e *C. pulcherrima* (Cruden e Hermann-Parker, 1979) seja efetuada, respectivamente, por beija-flores, esfingídios noturnos e borboletas, para a maioria das espécies analisadas do gênero *Caesalpinia*, tais como *C. coluteifolia*, *C. exilifolia*, *C. paraguensis* (Cocucci *et al.*, 1992), *C. calycina*, *C. pluviosa* (Lewis e Gibbs, 1999), *C. crista* (Shi-Jin *et al.*, 2004), *C. echinata* (Borges, 2006), *C. eriostachis* (Jones e Buchmann, 1974), *C. exostema*, *C. nelsonii* (Lewis, 1998), *C. ferrea* e *C. microphylla* (Aguiar *et al.*, 2003) é reportada a visita de abelhas dos gêneros *Xylocopa* e/ou *Centris*, atuando como polinizadores. Dessa forma, abelhas desses dois gêneros, *Xylocopa* e *Centris*, constituem os principais polinizadores para espécies melítófilas de *Caesalpinia*.

Biologia reprodutiva

As flores de *Caesalpinia pyramidalis*, autopolinizadas manualmente, caíram 24-72 h após as polinizações. No entanto, nesse tratamento, houve o crescimento de tubos polínicos até o saco embrionário havendo neste local, deposição de calose. Embora tenha havido diferença significativa no número de óvulos penetrados entre os tratamentos de autopolinização manual e polinização cruzada, o crescimento de tubos polínicos até o saco embrionário e a deposição de calose indicam que nesta espécie ocorre auto-incompatibilidade de ação tardia (v. Seavey e Bawa, 1986). Para a família Leguminosae, o sistema reprodutivo

já foi estudado em pelo menos 431 espécies, com 138 (32 %) apresentando mecanismo de auto-incompatibilidade (e.g. v. Arroyo, 1981; Sobrevila e Arroyo, 1982; Bullock, 1985; Ramírez e Brito, 1990; Aizen e Feinsinger, 1994; Kill e Drumond, 2001; Freitas e Oliveira, 2002; Costa *et al.*, 2003).

Para as espécies de Caesalpinoideae, ca. 35 (8,1%) espécies já foram estudadas em diferentes ecossistemas, das quais 23 (65%) foram auto-incompatíveis e destas, *Caesalpinia calycina* (Lewis e Gibbs, 1999), *C. echinata* (Borges, 2006), *Hymenaea stigonocarpa* (Gibbs *et al.*, 1999), *Senna martiana*, *S. spectabilis* (Leite *et al.*, v. capítulo 1) e *S. sylvestris* (Carvalho e Oliveira, 2003) apresentaram auto-incompatibilidade de ação tardia. Uma vez que esse tipo de incompatibilidade pode estar presente em outras espécies da mesma família ou do mesmo gênero (v. Seavey e Bawa, 1986; Gibbs e Bianchi, 1999; Bittencourt Jr. e Semir, 2005), mostrando uma relação filogenética, possivelmente mais espécies de Caesalpinoideae apresentem esse fenômeno. Entre as espécies dessa subfamília que ocorrem na Caatinga (ca. 84) (v. Giulietti *et al.*, 2004), apenas oito (9,5 %) foram analisadas quanto ao sistema reprodutivo (Bullock, 1985; McMullen, 1987; Ormond *et al.*, 1991; Lewis e Gibbs, 1999; Silva, 2004; Leite *et al.*, v. capítulo 1), sendo cinco auto-incompatíveis, com três destas apresentando auto-incompatibilidade de ação tardia. Essas informações demonstram a necessidade de mais estudos com esse grupo, em áreas de Caatinga, levando em consideração o tipo de sistema reprodutivo e as relações de dependência entre plantas e polinizadores.

O elevado número de flores produzidas por inflorescência ($66,9 \pm 47,8$) contrastou com a baixa produção de frutos por inflorescência ($2,1 \pm 1,2$) e de sementes desenvolvidas por fruto ($2,08 \pm 1,79$), conduzindo a baixos valores nas razões fruto/flor (0,03) e semente/óvulo (0,36) e, consequentemente, com reduzido sucesso reprodutivo pré-emergente (0,01). A relação entre o elevado número de flores e a baixa produção de frutos (Stephenson, 1981), bem como muitos óvulos e poucas sementes desenvolvidas, é uma característica típica de muitas espécies vegetais lenhosas (Bawa e Webb, 1984; Wiens, 1984), tendo sido reportado também para espécies de Leguminosae (Bawa e Buckley, 1989). Assim como constatado em *C. pyramidalis*, Bawa e Weeb (1984), também verificaram baixas razões fruto/flor (Fr/Fl) e semente/óvulo (S/O) e altas taxas de aborto de sementes em sete espécies auto-incompatíveis, de diferentes famílias, estudadas em uma floresta decídua na Costa Rica. Esses autores atribuíram essas características principalmente a limitação de recursos e a seleção sexual. Devido ao elevado número de flores visitadas, durante uma única visita realizada pelos polinizadores, em *C. pyramidalis* muitos grãos de pólen que chegam até o estigma podem ser provenientes de polinizações geitonogâmicas. Uma vez que essa espécie apresenta auto-

incompatibilidade de ação tardia, tubos polínicos oriundos de autopolinizações que alcançam os óvulos, podem levar à perda dos mesmos (v. Waser e Price, 1991), conduzindo também ao aborto de flores (v. Bawa e Webb, 1984). As polinizações geitonogâmicas podem reduzir o número de sementes produzidas, afetando o sucesso reprodutivo em *C. pyramidalis*. No entanto, a elevada freqüência dos polinizadores efetivos pode compensar os efeitos negativos da geitonogamia nessa espécie auto-incompatível de ação tardia.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem à Sra. Ana Maria Almeida pela permissão do trabalho de campo na Fazenda Dona Soledade; ao Prof. Dr. Fernando Zanella (UFCG), pela identificação dos insetos polinizadores; ao Prof. Dr. Marcelo Guerra (UFPE), pela permissão ao uso do microscópio de fluorescência; aos MSc. André Santos e Tarcila Nadia (UFPE) pelas ajudas durante o trabalho de campo; à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela bolsa concedida à primeira autora e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela bolsa de produtividade em pesquisa para I.C Machado.

LITERATURA CITADA

Ab'Saber A. 2003. *Os domínios de natureza no Brasil. Potencialidades Paisagísticas*. São Paulo: Ateliê Editorial.

Aguiar CML, Monteiro VM, Santos GMM, Resende JJ, França F, Melo E. 2002. Plantas visitadas por *Apis mellifera* L. (Hymenoptera, Apidae) em uma área de Caatinga em Itatim, Bahia, Brasil. *Sitientibus Série Ciências Biológicas* **2**: 29-33.

Aguiar CML. 2003. Utilização de recursos florais por abelhas (Hymenoptera, Apoidea) em uma área de Caatinga. *Revista Brasileira de Zoologia* **20**: 457-467.

Aguiar CML, Zanella FCV, Martins CF, Carvalho CAL. 2003. Plantas visitadas por *Centris* spp. (Hymenoptera: Apidae) na caatinga para obtenção de recursos florais. *Neotropical Entomology* **32**: 247-259.

Aizen MA, Feinsinger P. 1994. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a chaco dry forest, Argentina. *Ecology* **75**: 330-351.

Arroyo MTK. 1981. Breeding systems and pollination biology in Leguminosae. In: Polhill RM, Raven PH, eds. *Advances in Legume Systematics*. London: Kew, 723-771.

Ayres M, Ayres JrM, Ayres DL, Santos AS. 2003. *BioEstat 3.0. Aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas*. Belém: Sociedade Civil Mamirauá / MCT-CNPq / Conservation International.

Bawa KS, Webb CJ. 1984. Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. *American Journal of Botany* **71**: 736-751.

Bawa KS, Buckley DP. 1989. Seed:ovule ratios, selective seed abortion, and mating systems in Leguminosae. In: Stirton CH, Zarucchi JL, eds. *Advances in Legume Biology. Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* **29**: 243-262.

Bittencourt Jr.NS, Semir J. 2005. Late-acting self-incompatibility and other breeding systems in *Tabebuia* (Bignoniaceae). *International Journal of Plant Science* **166**: 493-506.

Borges AAP. 2006. *Fenologia e biologia reprodutiva do pau-brasil (Caesalpinia echinata Lam., Leguminosae – Caesalpinoideae)*. Dissertação de Mestrado, Recife: Universidade Federal de Pernambuco.

Bullock SH. 1985. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* **17**: 287-301.

Carvalho DA, Oliveira PE. 2003. Biologia reprodutiva e polinização de *Senna sylvestris* (Vell.) H.S. Irwin & Barneby (Leguminosae, Caesalpinoideae). *Revista Brasileira de Botânica* **26**: 319-328.

Cocucci AA, Galetto L, Sersic A. 1992. El sindrome floral de *Caesalpinia gilliesii* (Fabaceae – Caesalpinoideae). *Darwiniana* **31**: 111-135.

Costa RB, Contini AZ, Melo ESP. 2003. Sistema reprodutivo de *Anadenanthera peregrina* (L.) Speg. e *Vochysia haenkeana* (Spreng.) Mart. em fragmento de cerrado na Chapada dos Guimarães - MT. *Ciência Rural* **33**: 305-310.

Cruden RW, Hermann-Parker SM. 1979. Butterfly pollination of *Caesalpinia pulcherrima*, with observations on a psychophilous syndrome. *Journal of Ecology* **67**: 155-168.

Faegri K, van der Pijl L. 1979. *The principles of pollination ecology*. London: Pergamon Press.

Freitas CV, Oliveira PE. 2002. Biologia reprodutiva de *Copaifera lagsdorffii* Desf. (Leguminosae, Caesalpinoideae). *Revista Brasileira de Botânica* **25**: 311-321.

Gibbs P, Sasaki R. 1998. Reproductive biology of *Dalbergia miscolobium* Benth. (Leguminosae-Papilionoideae) in SE Brazil: The effects of pistillate sorting on fruit-set. *Annals of Botany* **81**: 735-740.

Gibbs PE, Bianchi MB. 1999. Does late-acting self-incompatibility (LSI) show family clustering? two more species of Bignoniaceae with LSI: *Dolichandra cynanchoides* and *Tabebuia nodosa*. *Annals of Botany* **84**: 449-457.

Gibbs PE, Oliveira PE, Bianchi MB. 1999. Postzygotic control of selfing in *Hymenaea stigonocarpa* (Leguminosae - Caesalpinoideae), a bat-pollinated tree of the Brazilian cerrados. *International Journal of Plant Science* **160**: 72-78.

Gil PR. 2002. *Wilderness – Earth's last wild places*. México: CEMEX.

Giulietti AM, du Bocage Neta AL, Castro AAJF, Gamarra-Rojas CFL, Sampaio EVSB, Virgínio JF, Queiroz LP, Figueiredo MA, Rodal MJN, Barbosa MRV, Harley RM. 2004. Diagnóstico da vegetação nativa do bioma Caatinga. In: Silva JMC., Tabarelli M, Fonseca MT, Lins LV, orgs. *Biodiversidade da Caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação*. Brasília: MMA, UFPE, Conservation International do Brasil, Fundação Biodiversitas, EMBRAPA Semi-Árido, 48-90.

GOVERNO DA PARAÍBA. <http://www.paraiba.pb.gov.br>. Acesso 15 Mar. 2005.

Jones CE, Buchmann S. 1974. Ultraviolet floral patterns as functional orientation cues in hymenopterous pollination systems. *Animal Behavior* **22**: 481-485.

Kill LHP, Drumond MA. 2001. Biologia floral e sistema reprodutivo de *Gliricidia sepium* (Jacq.) Steud. (Fabaceae-Papilionoideae) na região de Petrolina, Pernambuco. *Ciência Rural* **31**: 597-601.

Leal IR, Tabarelli M, Silva JMC. 2003. Ecologia e conservação da Caatinga. Recife: Editora Universitária, UFPE.

Leal IR, Silva JMC, Tabarelli M, Lacher Jr TE. 2005. Changing the course of

biodiversity conservation in the Caatinga of northeastern Brazil. *Conservation Biology* **19**: 701-706.

Lewis GP. 1998. *Caesalpinia: a revision of the Poincianella-Erythrostemon group.* Richmond: Royal Botanic Gardens, Kew.

Lewis G, Gibbs P. 1999. Reproductive biology of *Caesalpinia calycina* and *C. pluviosa* (Leguminosae) of the caatinga of north-eastern Brazil. *Plant Systematics and Evolution* **217**: 43-53.

Machado IC, Lopes AV. 2004. Floral traits and pollination systems in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. *Annals of Botany* **94**: 365-376.

Machado IC, Lopes AV, Sazima M. 2006. Plant sexual systems and a review on breeding system studies in the Caatinga, a Brazilian tropical dry Forest. *Annals of Botany* **97**: 277-287.

Martin FW. 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. *Stain Technology* **34**: 125-128.

McMullen CK. 1987. Breeding systems of selected Galápagos islands Angiosperms. *American Journal of Botany* **74**: 1694-1705.

MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE 2002. *Avaliação e ações prioritárias para a conservação da biodiversidade da caatinga.* Recife: Universidade Federal de Pernambuco, Fundação International do Brasil – Fundação Biodiversitas, EMBRAPA Semi-Árido.

Ormond WT, Pinheiro MCB, Lima HA, Correia MCR, Castro AC. 1991. Sexualidade das plantas da restinga de Maricá, RJ. *Boletim do Museu Nacional* **87**: 1-24.

Prado DE. 2003. As Caatingas da América do Sul. In: Leal IR., Tabarelli M., Silva JMC., eds. *Ecologia e conservação da Caatinga.* Recife: Editora Universitária, UFPE, 3-73.

Ramírez N, Brito Y. 1990. Reproductive biology of a tropical palm swamp community in the Venezuelan llanos. *American Journal of Botany* **77**: 1260-1271.

Rodal MJN, Melo AL. 1999. Levantamento preliminar das espécies lenhosas da Caatinga de Pernambuco. In: Araujo FD, Prendergast HDV, Mayo SJ, eds. *Plantas do Nordeste. Anais do I Workshop Geral*. Royal Botanical Garden, Kew, 53-62.

Sampaio EVSB. 1995. Overview of the Brazilian caatinga. In: Bullock SH, Mooney HA, Medina E, eds. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge: Cambridge University Press, 35-63.

Santos MJL. 2005. *Polinização por beija-flores no Parque Nacional do Catimbau, Nordeste do Brasil*. Tese de doutorado, Recife: Universidade Federal de Pernambuco.

Sazima I, Sazima C, Sazima M. 2005. Little dragons prefer flowers to maidens: a lizard that laps nectar and pollinates trees. *Biota Neotropica* **5**: 1-8.

Seavey SR, Bawa KJ. 1986. Late-acting self-incompatibility in angiosperms. *The Botanical Review* **52**: 195-219.

Shi-Jin L, Dian-Xiang Z, Lin L, Zhong-Yi C. 2004. Pollination ecology of *Caesalpinia crista* (Leguminosae: Caesalpinoideae). *Acta Botanica Sinica* **46**: 271-278.

Silva VC. 2004. *Biologia floral e sistema de reprodução de duas espécies de Chamaecrista (Leguminosae) ocorrentes em Buique-PE*. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Pernambuco, Recife.

Sobrevila C, Arroyo MTK. 1982. Breeding systems in a montane tropical cloud forest in Venezuela. *Plant Systematics and Evolution* **140**: 19-37.

Stephenson AG. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics* **12**: 253-279.

SUDENE 1990. *Dados pluviométricos mensais do Nordeste*. Estado da Paraíba. Série

Pluviométrica-5. Recife: Ministério do Interior, Superintendência do Desenvolvimento do Nordeste.

Vogel S. 1990. Radiacion adaptativa del sindrome floral en las familias neotropicales. *Boletin de la Academia Nacional de Ciencias* **59**: 5-30.

Waser NM, Price MV. 1991. Reproductive costs of self-pollination in *Ipomopsis aggregata* (Polemoniaceae): are ovules usurped? *American Journal of Botany* **78**: 1036-1043.

Wiens D. 1984. Ovule survivorship, brood size, life history, breeding systems, and reproductive success in plants. *Oecologia* **64**: 47-55.

Wiens D, Calvin CL, Wilson CA, Davern CI, Frank D, Seavey SR. 1987. Reproductive success, spontaneous embryo abortion, and genetic load in flowering plants. *Oecologia* **71**: 501-509.

Tabela 1. Visitantes florais e resultado do comportamento sobre as flores de *Caesalpinia pyramidalis* em uma área de Caatinga, Paraíba. PO = polinizador, PI = pilhador, EP = polinizador eventual

Visitantes florais	Comportamento
Abelhas	
Apidae	
<i>Centris aenea</i> Lepeletier, 1841	PO
<i>C. fuscata</i> Lepeletier, 1841	PO
<i>C. tarsata</i> Smith, 1874	PO
<i>Xylocopa frontalis</i> Olivier, 1789	PO
<i>X. grisescens</i> Lepeletier, 1841	PO
Borboletas	
Hesperiidae	
<i>Urbanus proteus</i> (Linnaeus, 1758)	PI / EP*
<i>U. simplicius</i> (Stoll, 1790)	PI / EP*
<i>Panoquina</i> sp.	PI
Pieridae	
<i>Ascia monuste</i> Linnaeus, 1764	PI / EP*
Esfingídeo	
Sphingidae	
<i>Aelloppus titan</i> (Cramer)	PI
Aves	
Trochilidae	
<i>Amazilia</i> sp.	PI
Emberizidae	
<i>Coereba flaveola</i> (Linnaeus, 1758)	EP

* Apenas durante algumas visitas tocavam em ambas as estruturas reprodutivas, promovendo a polinização.

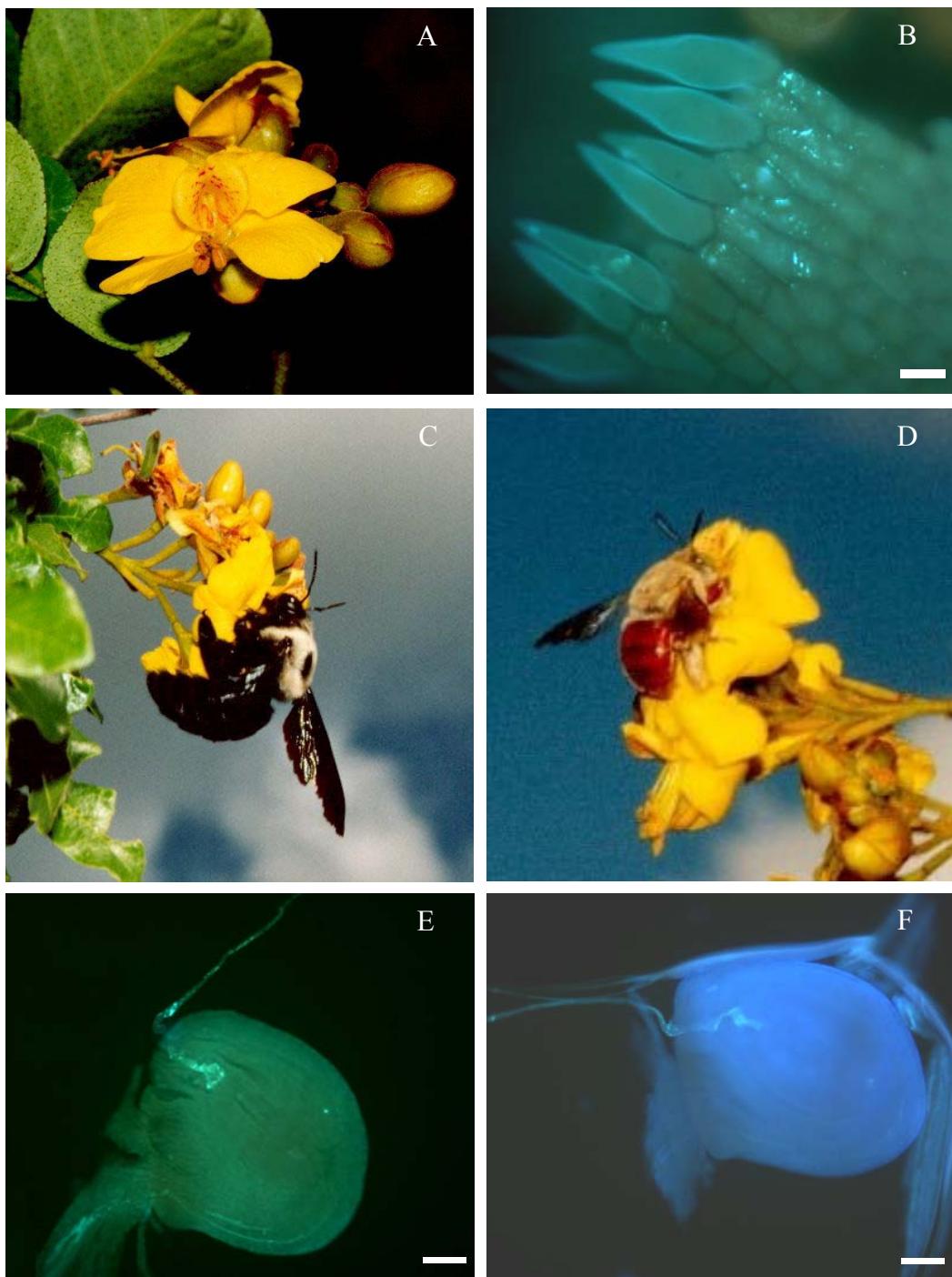


Figura 1. *Caesalpinia pyramidalis*. A, Flor mostrando o guia de néctar na região central do estandarte. B, Detalhe da franja de pêlos da cavidade estigmática. C, *Xylocopa grisescens* visitando flor para coleta de néctar. D, *Centris* sp. coletando néctar. E, óvulo com tubo polínico de autopolinização manual (24 h) no saco embrionário (notar deposição de calose

nessa região). F, óvulo com tubo polínico de polinização cruzada (24 h) penetrando o saco embrionário. Escalas: B, 25 μm . E e F, 100 μm .

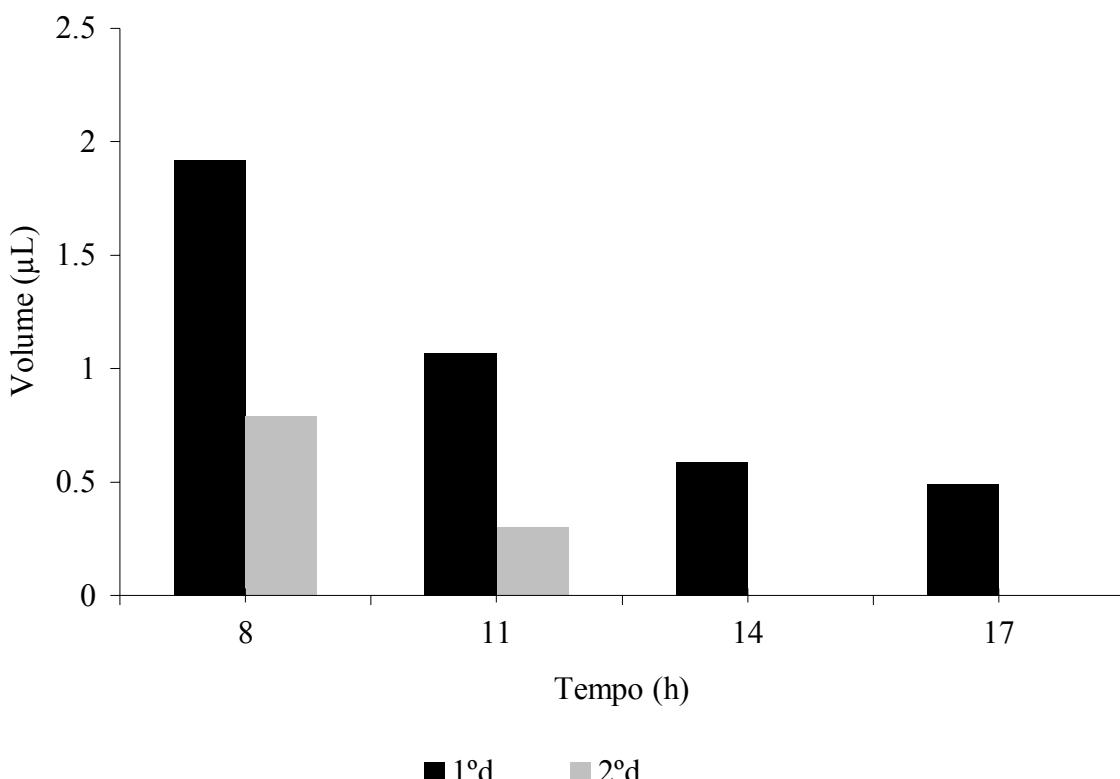


Figura 2. Volume de néctar (μL) medido a cada três horas (entre 0800-1700 h) em flores de *Caesalpinia pyramidalis*, durante o período de antese. Fazenda Dona Soledade, Boa Vista, Paraíba.

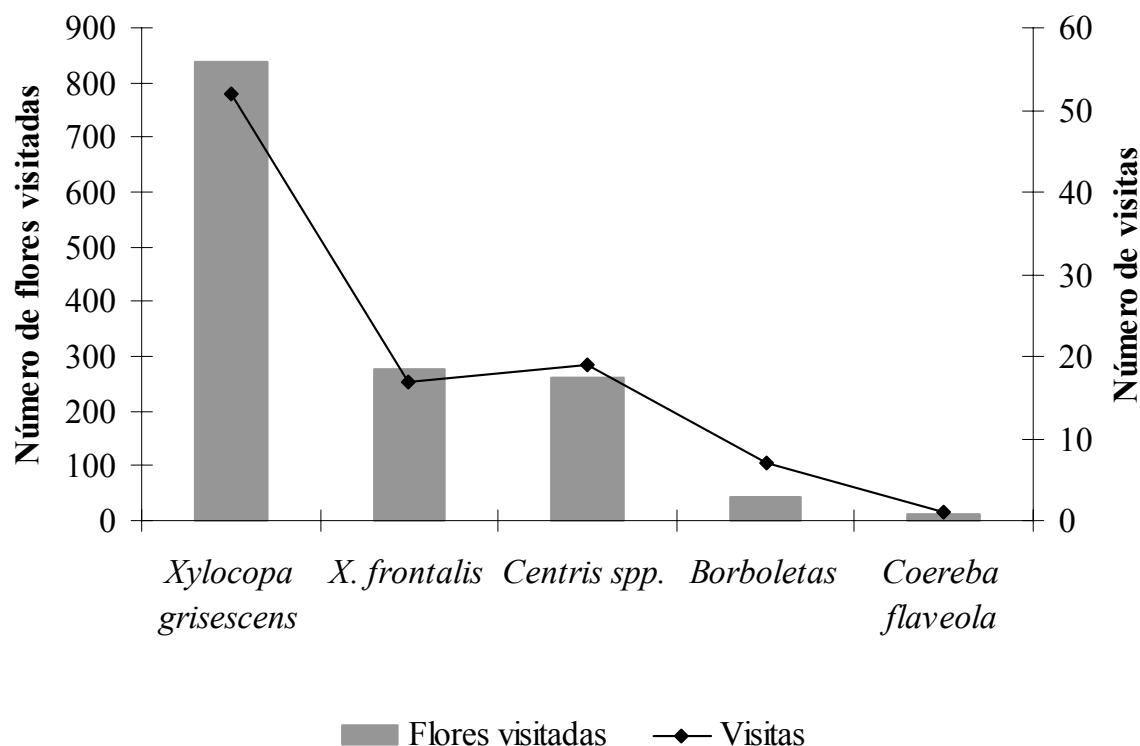


Figura 3. Número de flores visitadas e de visitas realizadas pelos polinizadores às flores de *Cesalpinia pyramidalis* na Fazenda Dona Soledade, Boa Vista, Paraíba.

CAPÍTULO 3

MONOFILIA EM *AOSA RUPESTRIS* (GARD.) WEIGEND E SUA POLINIZAÇÃO

POR ABELHA COLLETIDAE NA CAATINGA, NORDESTE DO BRASIL

Manuscrito a ser enviado ao Periódico Annals of Botany

Monofilia em *Aosa rupestris* (Gard.) Weigend e sua polinização por abelha Colletidae na Caatinga, Nordeste do Brasil

Ana Virgínia Leite¹, Peter Edward Gibbs² e Isabel Cristina Machado³

¹Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco.

²School of Environmental and Evolutionary Biology, University of St. Andrews, KY 169AL, Scotland, UK. ³ Departamento de Botânica, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Pernambuco. Av. Profº Moraes Rego, s/nº, Cidade Universitária, 50.372-970, Recife-PE, Brasil.

RESUMO

Teoria e objetivos A família Loasaceae é composta por 325 espécies com cerca de 20 gêneros nas Américas. Entre estes, *Aosa* é constituído por oito espécies, das quais sete ocorrem no Brasil, não havendo, até o momento, qualquer estudo sobre a polinização e reprodução de espécies deste gênero. No presente trabalho foram realizadas observações sobre a biologia floral a polinização e o sistema reprodutivo de *Aosa rupestris* em uma área de Caatinga.

Métodos Foram analisadas a morfologia e a longevidade floral, o tempo médio gasto por cada estame para chegar ao centro da flor e o intervalo de tempo entre o início do movimento de um estame e o seguinte, sendo esta última análise verificada em cinco diferentes situações. Foi verificada a produção de frutos e sementes por agamospermia, autopolinização espontânea e polinização natural. Foi analisado o comportamento do polinizador sobre as flores, contando-se o número de visitas ao agrupamento e o número de flores visitadas.

Resultados As flores são protândricas, com antese iniciando às 0800 h e longevidade de 3-4 dias. O tempo que um estame levou para chegar ao centro da flor e expor os grãos de pólen foi 52 seg ± 30. Para o intervalo de tempo entre o início do movimento de um estame e o seguinte, não houve diferença significativa. *Aosa rupestris* é autocompatível e não agamospérmica, havendo maior produção de frutos e sementes através da polinização natural, efetuada apenas por *Bicolletes* sp. nov. O maior número de flores visitadas por esta abelha ocorreu entre 0900-1000 e 1200-1400 h.

Conclusões *Aosa rupestris* é monofilica, polinizada por uma única espécie de abelha oligolética. O movimento dos estames ocorre de forma aleatória, independente da visita do polinizador. Embora haja a reprodução através da autogamia nesta espécie, o sucesso reprodutivo, durante o período de carência ou ausência do polinizador, é afetado pela baixa produção de sementes.

Palavras-chave: Loasaceae, *Aosa rupestris*, Caatinga, polinização, *Bicolletes* sp., abelhas Colletidae, Monofilia, Oligofilia.

INTRODUÇÃO

A família Loasaceae comprehende aproximadamente 325 espécies com cerca de 20 gêneros distribuídos nas Américas. Brown e Kaul (1981) dividiram Loasaceae em três subfamílias: Loasoideae, Mentzelioideae e Gronovioideae. Recentemente, Weigend (1997) adicionou mais uma subfamília (Petelonychoideae), reconhecendo o gênero *Aosa* para algumas espécies anteriormente incluídas em *Loasa* (Loasoidea). Este novo gênero está constituído por oito espécies, das quais uma ocorre em Hispaniola, no Caribe e as demais no Brasil (Weigend, 1998).

A polinização em Loasaceae tem sido estudada para algumas espécies dos gêneros *Blumenbachia*, *Cajophora* e *Mentzelia* (Little, 1985; Wittmann e Schlindwein, 1995; Schlindwein e Wittmann, 1997a), sendo mencionados como principais polinizadores abelhas oligoléticas que podem coletar pólen ou néctar ou ambos. Por outro lado, um espectro de abelhas oligotróficas, vespas e moscas visitam flores de *Mentzelia nuda* (Keeler, 1981) e outros animais podem atuar como polinizadores, tais como beija-flores em *Cajophora macrocarpa* e *C. lateritia* e roedores em *C. coronata* (Cocucci e Sérsic, 1998).

Espécies da subfamília Loasoideae possuem flores protândricas e apresentam um elaborado mecanismo de apresentação de pólen, como descrito por Brown e Kaul (1981). No início da antese, os estames, arranjados em fascículos, se encontram em uma posição horizontal inseridos nas pétalas naviculatas. Durante a fase masculina, os estames migram sucessivamente para o centro da flor onde apresentam o pólen gradativamente aos polinizadores. Abelhas Colletidae parecem bem adaptadas à coleta de pólen e néctar em flores de algumas espécies de Loasaceae e, por apresentarem comportamento oligolético, são importantes para a reprodução de alguns representantes desta família (v. Wittmann e

Schlindwein, 1995). De acordo com Schlindwein e Wittmann (1997a), em espécies de *Cajophora arechavalatae*, abelhas Colletidae podem provocar o movimento dos estames para o centro da flor no momento em que os estimulam ao levantar o estaminódio mais externo (“nectar scale”) para coletar néctar. Após a visita das abelhas, o estame que recebeu o estímulo leva cerca de 2,4 minutos para mover-se até o centro da flor. Segundo esses autores, a mesma abelha que provocou o estímulo pode, ao retornar à flor em período sincronizado à duração do movimento do estame, coletar os grãos de pólen desse estame.

Neste contexto, foram analisados no presente trabalho a biologia floral, a ecologia da polinização e o sistema reprodutivo de *Aosa rupesrtis*, sendo verificado qual o polinizador efetivo dessa espécie de Loasaceae e se as visitas desse polinizador e/ou estímulos artificiais nos estaminódios externos provocavam o movimento dos estames, bem como se este movimento poderia ser afetado a partir da remoção desses estaminódios e dos estaminódios filiformes.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi realizado entre julho e dezembro de 2004 em 10 agrupamentos (cada um sendo considerado como um indivíduo) de *A. rupesrtis*, distando entre si de 10 a 100 m. Os agrupamentos observados apresentaram de 2 a 10 inflorescências, possuindo ca. 16 a 80 flores abertas por dia/agrupamento. A área de estudo está localizada em uma propriedade particular ($7^{\circ}20'30,7''$ S, $36^{\circ}18'5,8''$ W) com 690 ha, em uma altitude de 550 m no planalto da Borborema, entre as cidades de Cabaceiras e Boa Vista (PB), nordeste do Brasil. Esta região está situada no sertão dos cariris velhos e constitui uma das áreas mais secas de todo o Nordeste semi-árido do Brasil (Ab’Saber, 2003; Prado, 2003). A precipitação média anual é de 330 mm, com chuvas esparsas distribuídas entre os meses de fevereiro a junho e temperatura média anual em torno de 32 °C (Governo da Paraíba). Os agrupamentos de *A. rupesrtis* se encontravam em áreas predominantemente rochosas, as quais apresentavam vegetação arbustiva-arbórea constituída principalmente por *Ceiba glaziovii* (Bombacaceae), *Cochlospermum insigne* (Cochlospermaceae), *Myracrodruron urundeuva* (Anacardiaceae) e *Senna martiana* (Leguminosae), espécies típicas da Caatinga (v. Prado, 2003). Espécime testemunho de *A. rupesrtis* foi depositado no herbário UFP (50,442) da Universidade Federal de Pernambuco.

Espécie estudada

No Nordeste do Brasil, *Aosa rupestris* tem sido encontrada nos Estados do Ceará, Paraíba, Pernambuco, Sergipe e Bahia (coleções dos herbários UFP-Universidade Federal de Pernambuco, PEUFR-Universidade Federal Rural de Pernambuco e IPA-Instituto de Pesquisa Agropecuária de Pernambuco; Weigend, 1997; observação pessoal). Na área de estudo, *A. rupestris* está associada a ambientes rochosos, com solos secos e pobres em nutrientes, crescendo freqüentemente em fissuras de rochas ou em agrupamentos de cactos e bromélias (Fig. 1A). É uma espécie herbácea anual, estolonífera, com cerca de 50-80 cm de comprimento e coberta por pêlos urticantes. A floração ocorreu durante a estação seca, entre julho e outubro, se estendendo até dezembro em populações próximas a locais úmidos.

As flores apresentam protandria, são actinomorfas, pêndulas, dispostas em inflorescências racemosas terminais, com cinco pétalas brancas e côncavas (Fig. 1B). O androceu apresenta dois grupos de estaminódios que estão alternados com as pétalas. Os mais externos (5/flor) são côncavos e denominados de escamas nectaríferas, onde o néctar fica acumulado em pequenas quantidades as quais não foram possíveis quantificar. Cada estaminódio externo envolve dois estaminódios internos, os filiformes (10/flor), que servem de suporte aos estames durante a fase masculina (as extremidades desses estaminódios se encontram no centro da flor). Os estames estão arrumados em cinco fascículos, dispostos horizontalmente no interior da cavidade formada pelas pétalas (Fig. 1B). O gineceu é formado por um ovário ínfero e estigma puntiforme.

Biologia floral, antese e sistema reprodutivo

O período de antese floral foi observado em 15 flores, o diâmetro das flores foi medido nas fases masculina ($n = 16$) e feminina ($n = 14$) e estimado o número de flores abertas por dia/inflorescência ($n = 17$). Foram contados o número de óvulos e estames por flor ($n = 10$) e o número de grãos de pólen por antera ($n = 50$ estames em 5 flores). Os grãos de pólen foram estimados com câmara de Neubauer (Moura *et al.*, 1987).

Para determinar se o polinizador influencia no movimento dos estames, foi monitorado o tempo gasto por um estame para chegar ao centro da flor e o intervalo de tempo entre o início do movimento de um estame e o próximo. O tempo gasto por um estame para chegar ao centro da flor, logo após ter iniciado seu movimento, foi observado em 18 estames de

flores que estavam recebendo visitas. O intervalo de tempo entre um estame e o seguinte foi verificado nas seguintes situações: (1) em flores que estavam recebendo visitas do polinizador ($n = 26$ estames e 25 medidas de intervalo); (2) flores que não estavam recebendo visitas ($n = 16$ estames e 15 medidas de intervalo); (3) flores que não estavam recebendo visitas mas foram estimuladas artificialmente a cada cinco minutos ($n = 30$ estames e 29 medidas de intervalo); (4) flores em que os cinco estaminódios externos foram removidos ($n = 19$ estames e 18 medidas de intervalo) e (5) flores em que os 10 estaminódios filiformes foram removidos ($n = 17$ estames e 16 medidas de intervalo). Os estímulos, aos quais se refere o ítem 2, foram feitos com uma pinça, empurrando-se cada um dos cinco estaminódios externos para cima, simulando o comportamento do polinizador durante a coleta de néctar.

Análises do sistema reprodutivo envolveram polinização natural (controle, $n = 54$), autopolinização espontânea ($n = 21$) e agamospermia ($n = 10$). Nos dois últimos tratamentos, botões em pré-antese foram ensacados com voal (malha = 0,05 mm) até o final de antese e posteriormente observados quanto a formação de frutos. Para testar agamospermia, todos os estames dos botões foram removidos. Foi quantificado o número de frutos e sementes produzidos em cada tratamento.

Comportamento do polinizador

Foi analisado o comportamento do polinizador sobre as flores em 10 dias de observações de campo, entre 0800 h e 1800 h. Para cada hora foi contado o número de visitas ao agrupamento (freqüência) e o número total de flores visitadas. Durante as observações foram verificados o recurso floral coletado e o local de deposição do pólen no corpo do polinizador. Foi verificado também se as abelhas apresentavam alguma preferência por flores na fase masculina ($n = 3$ flores observadas) ou feminina ($n = 4$), através de contagens, no período de uma hora, do número de visitas em cada fase. Em um indivíduo de *A. rupestris* foi contado o número de flores visitadas por uma abelha antes de sua partida para coletar recursos em outras plantas ($n = 30$ observações de visitas). Foram tomadas fotografias das abelhas durante as visitas às flores para auxiliar nas observações de comportamento. Espécimes foram coletados e identificados com ajuda de especialistas. No início da manhã, do segundo dia de antese floral, foi quantificado o número de machos de Colletidae que estavam dormindo nas flores ($n = 106$ flores observadas).

Análises estatísticas

O teste Mann-Whitney foi utilizado para comparar diferenças no diâmetro das flores entre as fases masculina e feminina. Foi aplicado o teste Kruskal-Wallis para analisar a diferença no intervalo de tempo entre o início do movimento de um estame e o próximo. O teste Qui-quadrado foi usado para comparar a proporção de frutos produzidos através da polinização natural e autopolinização espontânea e para comparar a freqüência de visita do polinizador durante as fases florais masculina e feminina. Foi aplicado o teste t para verificar se existe diferença na média de sementes produzidas por frutos provenientes da polinização natural e autopolinização espontânea. Para testar a normalidade dos dados foi aplicado o teste de Lilliefors (Zar, 1996). Todas as análises estatísticas foram realizadas com o uso do programa BioEstat 3.0 (Ayres *et al.*, 2003). Foi assumido $\alpha = 0,05$.

RESULTADOS

Biologia floral, antese e sistema reprodutivo

A antese inicia às 0800 h e as flores apresentam duração de cerca de 3-4 dias. Por volta das 1700 h as flores masculinas se fecham e no dia seguinte abrem mais cedo (ca. 0700 h) em relação à abertura no primeiro dia. Durante os dois primeiros dias (ou três dias, em flores com quatro dias de duração) as flores são funcionalmente masculinas (Fig. 1B) e no último dia são funcionalmente femininas (Fig. 1C). No final da fase feminina, as flores não fecham mais, caindo as pétalas no final do dia.

Na flor não há sobreposição entre as duas fases florais, porém, na inflorescência ocorrem flores masculinas e femininas concomitantemente. O diâmetro das flores durante a fase masculina (média \pm sd, 1,08 cm \pm 0,12) foi significativamente menor que na fase feminina (1,28 cm \pm 0,10) ($U = 26$; $p = 0,0002$). Cerca de $8,05 \pm 2,7$ flores são abertas por dia/inflorescência. As flores de *A. rupestris* possuem uma média de $102 \pm 12,57$ estames, cerca de $20 \pm 2,74$ por fascículo e $6.618 \pm 5,01$ grãos de pólen por antera. O ovário apresenta $159 \pm 48,58$ óvulos.

No início da fase masculina os estames estão localizados no interior da cavidade formada pelas pétalas, em posição horizontal e com anteras fechadas. Ao longo desta fase, os estames gradativa e sucessivamente saem de sua posição horizontal (inicial) para uma posição ereta e se deslocam até o centro da flor (Fig. 1D). Mais de um estame (até dois ou

três) de fascículos diferentes pode iniciar o movimento ao mesmo tempo, sendo mais freqüente apenas um estame por fascículo. Durante o movimento do estame, a antera vai se abrindo e expondo os grãos de pólen e ao chegar no centro da flor as anteras já estão completamente abertas. Ao longo do dia, os estames que estão no centro da flor vão ficando murchos. Em flores não visitadas, o pólen permanece exposto no centro da flor e se acumula até o final da antese (Fig. 1D). A fase feminina inicia após todos os estames terem se deslocado para o centro. O estilete se alonga e excede o nível das anteras (Fig. 1E).

O tempo médio que um estame levou para chegar ao centro da flor e expor os grãos de pólen foi de 52 seg \pm 30 seg (amplitude: 30 seg a 2 min 45 seg). Quanto ao intervalo de tempo entre o início do movimento de um estame e o próximo, não houve diferença significativa entre os cinco tratamentos realizados ($H = 7,26$; g.l. = 4; $p = 0,12$) (Tabela 1).

Aosa rupestris é autocompatível e não agamospérmica. Houve diferença significativa na produção de frutos ($\chi^2 = 4,19$; g.l. = 1; $p < 0,001$) e sementes ($t = 8,48$; g.l. = 31,68; $p < 0,001$) entre o tratamento de polinização natural, comparado com a autopolinização espontânea (Tabela 2). A autopolinização espontânea pode ocorrer no início da fase feminina, de duas formas: (1) durante o final da fase masculina alguns grãos de pólen podem cair na região onde se encontra o estigma e efetuar a polinização no início da fase feminina e (2) em flores que não estão sendo visitadas o pólen permanece exposto e a autopolinização espontânea pode ocorrer durante o alongamento do estilete, que caracteriza o início da fase feminina.

Comportamento do polinizador

Aosa rupestris é monofilica, sendo polinizada exclusivamente por machos e fêmeas de *Bicolletes* sp. (Colletidae – Paracolletini), uma espécie nova para o gênero, ainda não descrita. As visitas de *Bicolletes* sp. nov. foram freqüentes e especializadas. As fêmeas coletaram pólen e néctar. Para a coleta de pólen, as fêmeas pousavam no centro da flor e subseqüentemente raspavam as anteras com as pernas anteriores e medianas. Durante a transferência do pólen para a escopa, seguravam os estaminódios filiformes com sua mandíbula e pernas anteriores, ficando em uma posição vertical em relação às flores (que são pêndulas). Após a retirada de pólen, as abelhas coletavam o néctar através da inserção da língua e da cabeça entre os estaminódios filiformes e o estaminódio externo, empurrando estes últimos (Fig. 1F). Durante uma visita, uma fêmea pode coletar apenas pólen ou néctar ou ambos. Durante a coleta de néctar as abelhas giravam o corpo sobre a flor, retirando néctar

de cada um dos cinco estaminódios externos. Nesse momento, os grãos de pólen que estavam no centro poderiam ficar aderidos na região ventral do tórax da abelha (polinização externotríbica).

Machos de *Bicolletes* sp. nov. visitavam as flores apenas para coleta de néctar. A retirada de néctar se procedia da mesma maneira que a observada nas fêmeas e em alguns momentos durante a coleta, permaneciam pousados sobre as flores por cerca de 5-10 minutos. Os machos também utilizavam as flores freqüentemente como locais de repouso e para dormir. A partir das 1700 h permaneciam nas flores até o seu fechamento (Fig. 1G), só se deslocando na manhã do dia seguinte. Em uma amostra de 106 flores foram encontrados 10 machos dormindo (9,4 % das flores).

O número de flores visitadas foi elevado entre 0900-1000 h e 1200-1400 h para machos e fêmeas de *Bicolletes* sp.nov. (Fig. 2). No entanto, entre 1300-1400 h houve o maior número de visitas e de flores visitadas (Fig. 2). As visitas foram significativamente maiores em flores na fase masculina ($\chi^2 = 19,7$; g.l. = 1; $p < 0,001$). Antes de se deslocar para outras plantas ou populações, uma mesma abelha visita cerca de $7,8 \pm 2,6$ flores de um mesmo indivíduo/agrupamento, promovendo geitonogamia, visitando também uma mesma flor mais de uma vez.

DISCUSSÃO

A elaborada morfologia floral de *A. rupestris* apresenta características de melitofilia (*sensu* Faegri e Pijl, 1979). Suas flores são pêndulas, possuem baixo volume de néctar, localizados em estruturas de difícil acesso e estames que apresentam pólen de maneira esparsada e seqüencial. Esses atributos excluem visitantes não especializados e limitam as visitas apenas àqueles capazes de coletar os recursos e efetuar a polinização eficientemente. Na área de estudo, as flores de *A. rupestris* foram polinizadas por uma única espécie de abelha Colletidae, *Bicolletes* sp. nov., uma espécie nova para o gênero, até agora não descrita. A monofilia ou a oligofilia tem sido reportada também para outras espécies de Loasaceae, como *Blumenbachia insignis*, *Cajophora eichleri*, (Wittmann e Schlindwein, 1995) e *C. arechavaletae* (Schlindwein e Wittmann, 1997a), todas polinizadas principalmente por abelhas Colletidae dos gêneros *Leioproctus*, *Colletes* e *Bicolletes*, respectivamente. As observações realizadas em *A. rupestris* suportam a predição de Schlindwein e Wittmann (1997a), na qual abelhas Colletidae são possivelmente os principais polinizadores de outras espécies da tribo Loaseae. Em *A. rupestris*, fêmeas de *Bicolletes* sp. nov. forrageavam por

pólen e néctar, enquanto machos procuravam as flores para coleta de néctar e como locais de dormir. Esse mesmo comportamento exercido pelos machos também foi observado para outras espécies de Loasaceae dos gêneros *Menzelia* e *Cajophora* (Little, 1985; Wittmann e Schlindwein, 1995).

O movimento dos estames ao centro da flor e a consequente apresentação seqüenciada de pólen são espontâneos em *A. rupestris*. Em flores constantemente visitadas pelo polinizador, os estames levaram em média $52\text{ seg} \pm 30\text{ seg}$ (0,87 min) para chegar ao centro da flor, havendo uma amplitude de 30 seg a 2 min 45 seg nesse movimento. Da mesma forma, o intervalo de movimento entre um estame e o seguinte em flores visitadas e não visitadas pelo polinizador, para os cinco tratamentos realizados, apresentaram relativamente altas variações e não diferiram significativamente entre si (v. Tabela 1). Sendo assim, em *A. rupestris*, o movimento de um estame até o centro da flor e o intervalo entre um estame e o seguinte não são influenciados a partir das visitas do polinizador, diferente do que foi verificado para *Cajophora arechavaletae*, por Schlindwein e Wittmann (1997a) (ver discussão a seguir). Além do observado para *Aosa rupestris*, o movimento dos estames também ocorre de forma espontânea/aleatória para espécies de *Cajophora coronata* (Cocucci e Sérsic, 1998) e *C. hibiscifolia* (Harter *et al.*, 1995). Flores que apresentam movimentos seqüenciais ou sincrônicos dos estames têm sido observados também em *Saxifraga aizoides* (Saxifragaceae), *Ruta graveolens* (Rutaceae) (Faegri e Pijl, 1979), *Opuntia brunneogemmia* e *O. viridirubra* (Cactaceae) (Schlindwein e Wittmann, 1997b). Esse comportamento de movimento dos estames, em geral, está associado à prevenção da autopolinização ou ao sucesso na deposição do pólen no corpo do polinizador (Braam, 2004).

Em *Cajophora arechavaletae*, no Sul do Brasil, Schlindwein e Wittmann (1997a) observaram que, em flores que não estavam recebendo visitas, o movimento dos estames até o centro da flor ocorria em intervalos irregulares, com variações de 0,5 a 54 minutos, enquanto que o movimento regular dos estames ocorria quando havia visitas das abelhas ou mesmo quando as flores eram estimuladas artificialmente. Efetivamente, os estames apresentavam os grãos de pólen no centro da flor cerca de $2,4\text{ min} \pm 0,8$ após o estímulo. Através da observação da rota de forragem de abelhas previamente marcadas, Schlindwein e Wittmann (1997a) verificaram que a mesma abelha que provocou o estímulo pode, ao retornar à flor em período sincronizado à duração do movimento do estame, coletar os grãos de pólen desse mesmo estame. Esses autores enfatizaram que nem todos os estímulos resultaram em um movimento do estame, porém, quando eles estimularam manualmente os estames em intervalos de 14 minutos, estes responderam a todos os estímulos.

As observações em *A. rupestris* indicam que o processo de polinização nesta espécie é menos preciso que aquele reportado para *C. arechavaletae*, na qual os polinizadores parecem participar ativamente da exposição dos grãos de pólen pela flor. No entanto, embora menos precisa quanto ao movimento dos estames e ao intervalo de tempo entre eles, a polinização de *A. rupestris* é bastante especializada. Mesmo sem promover uma relação de causa e efeito, as abelhas *Bicolletes* sp. nov. são polinizadores únicos exclusivos e eficientes, tocando em ambas as estruturas reprodutivas a cada visita. Embora *A. rupestris* seja autocompatível e capaz de formar frutos através de autopolinização espontânea, a alta freqüência de visitas de *Bicolletes* sp. nov. exerce importante papel no sucesso reprodutivo e fluxo gênico desta espécie. Apesar de algumas polinizações mediadas pelas abelhas terem sido geitonogâmicas, a baixa produção de néctar e a exposição seqüencial e aleatória do pólen em pequenas quantidades devem induzir o polinizador a um comportamento do tipo ‘trapline’ (*sensu* Janzen, 1971). Dessa forma, as abelhas se deslocam para diferentes agrupamentos em busca de mais recursos. Uma vez que as abelhas visitam maior número de flores em fase masculina, grãos de pólen de diferentes indivíduos permanecem depositados em seus corpos e ao visitarem flores em fase feminina, podem transferir essa mistura de pólen para o estigma da flor, viabilizando a polinização cruzada.

Observa-se em *A. rupestris* maior proporção de frutos formados e elevada produção de sementes através da polinização natural, quando comparada com a autopolinização espontânea. Nesta espécie, a dicogamia e a longa fase masculina (ca. 2-3 dias) contribuem tanto para a xenogamia (Lloyd e Webb, 1986) como para uma elevada taxa de formação de frutos e sementes através da polinização natural. A autopolinização espontânea só deverá ocorrer durante a mudança da fase masculina da flor para a fase feminina, quando alguns grãos de pólen ficam aderidos ao estigma. Dessa forma, poucos óvulos deverão ser fecundados, resultando em baixa produção de sementes. No entanto, para essa espécie monofilica, esse mecanismo garante a sua reprodução por meio de sementes durante o período em que houver carência ou ausência de seu polinizador.

Apesar de não ter sido analisada a constância do polinizador às flores de *A. rupestris*, estudos demonstram que alguns gêneros de Colletidae, incluindo *Bicolletes*, podem apresentar, temporariamente, comportamento oligolético (Wittmann e Schlindwein, 1995; Schlindwein, 1998). Schlindwein (1998), estudando a flora melítófila na Serra do Sudeste, Sul do Brasil, que apresenta vegetação xeromórfica composta principalmente por arbustos e ervas, encontrou alta proporção de abelhas oligoléticas, distribuídas freqüentemente entre as famílias Apidae, Colletidae e Andrenidae. Foi constatado que as abelhas com comportamento

oligolético apresentavam preferência por visitar apenas espécies herbáceas. Para *A. rupesrtis*, o elevado número de visitas e de flores visitadas por *Bicolletes* sp. nov. pode estar relacionado ao número reduzido de outras espécies herbáceas em floração durante o período da forte estação seca na área estudada, correspondente à floração em *A. rupestris* (entre julho e outubro). Dessa forma, poucas espécies herbáceas em floração na comunidade pode, possivelmente, ter induzido a um comportamento oligolético. Além disso, outras características importantes devem estar influenciando esse comportamento, tais como: (1) a elaborada morfologia floral, que excluiu a participação de visitantes menos adaptados, diminuindo a competição por recursos; (2) pólen acessível gradualmente em diferentes horários e (3) néctar apresentado em pequenas quantidades. Desse modo, o sucesso da reprodução de *A. rupestris* irá depender diretamente da presença de *Bicolletes* sp. nov. para a realização da polinização, garantindo a elevada produção de frutos e sementes.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem à Sra. Ana Maria Almeida pela permissão do estudo na Fazenda Dona Soeldade; à Dra. Danúncia Urban (UFPR) pela identificação de *Bicolletes* sp.; ao MSc. André Santos (UFPE) pelo auxílio nas análises estatísticas; à CAPES e ao CNPq pelo suporte financeiro para a realização da pesquisa.

LITERATURA CITADA

Ab'Saber A. 2003. *Os domínios de natureza no Brasil. Potencialidades Paisagísticas.* São Paulo: Ateliê Editorial.

Ayres M., Ayres Jr., M., Ayres D.L., Santos A.S. 2003. *BioEstat 3.0. Aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas.* Belém: Sociedade Civil Mamirauá / MCT-CNPq / Conservation International.

Braam J. 2005. In touch: plant responses to mechanical stimuli. *New Phytologist* **165**: 373-389.

Brown DK, Kaul RB. 1981. Floral structure and mechanism in Loasaceae. *American Journal of Botany* **68**: 361-372.

Cocucci A.A., Sérsic A.N. 1998. Evidence of rodent pollination in *Cajophora coronata* (Loasaceae). *Plant Systematics and Evolution* **211**: 113-128.

Faegri K. van der Pijl L. 1979. *The principles of pollination ecology.* London: Pergamon Press.

GOVERNO DA PARAÍBA. <http://www.paraiba.pb.gov.br>. Acesso 15 Mar. 2005.

Harter B, Schlindwein C, Wittmann D. 1995. Bienen und kolibris als bestäuber von blüten der gattung *Cajophora* (Loasaceae). 42. Jahrestagung der Arbeitsgemeinschaft der Institute für Bienenforschung – *Apidologie* **26**: 356-357.

Janzen DH. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science* **171**: 203-205.

Keeler KH. 1981. Function of *Mentzelia nuda* (Loasaceae) postfloral nectaries in seed defense. *American Journal of Botany* **68**: 295-299.

Little RJ. 1985. Breeding system and floral utilization by solitary bees in *Mentzelia involucrata* ssp. *megalantha* (Loasaceae). *American Journal of Botany* **72**: 857-858 (Abstracts).

Lloyd DG, Weeb CJ. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms I. Dichogamy. *New Zealand Journal of Botany* **24**: 135-162.

Moura RA, Wada CS, Purchio A, Almeida TV. 1987. *Técnicas de laboratório*. Rio de Janeiro: Atheneu.

Prado DE. 2003. As Caatingas da América do Sul. In: Leal IR., Tabarelli M., Silva JMC., eds. *Ecologia e conservação da Caatinga*. Recife: Editora Universitária, UFPE, 3-73.

Schlindwein C, Wittmann D. 1997a. Micro-foraging routes of *Bicolletes pampeana* (Colletidae) and bee-induced pollen presentation in *Cajophora arechavaletae* (Loasaceae). *Botanica Acta* **110**: 177-183.

Schlindwein C, Wittmann D. 1997b. Stamen movements in flowers of *Opuntia* (Cactaceae) favour oligoleptic pollinators. *Plant Systematics and Evolution* **204**: 179-193.

Schlindwein C. 1998. Frequent oligolecty characterizing a diverse bee-plant community in a xerophytic bushland of subtropical Brazil. *Studies of Neotropical Fauna & Environment* **33**: 46-59.

Weigend M. 1997. Loasoideae in Eastern South America and on Hispaniola: names, types and a key. *Sendtnera* **4**: 207-220.

Weigend M. 1998. *Aosa sigmoidea*, a new species of the genus *Aosa* (Loasaceae) from Brazil. *Nordic Journal of Botany* **19**: 213-216.

Wittmann D, Schilindwein C. 1995. Melittophilous plants, their pollen and flower visiting bees in southern Brazil. 1. Loasaceae. *Biociências* **3**: 19-34.

Zar JH. 1996. *Biostatistical analysis, 3^a. edn.* New Jersey: Prentice-Hall.

Tabela 1. Intervalo de tempo, tempo mínimo e máximo observados entre o início do movimento de um estame e o seguinte, após cinco tratamentos realizados em flores de *Aosa rupestris* em vegetação de Caatinga, município de Boa Vista, Paraíba.

Tratamentos	Intervalo de tempo	Tempo	Tempo
		mínimo	máximo
Flores visitadas	16,3 min \pm 15 min	1min	47 min
Flores não visitadas	17,7 min \pm 16,2 min	1 min	52 min
Flores estimuladas artificialmente	10,8 min \pm 9 min	1 min	35 min
Flores sem estaminódios externos	24 min \pm 25,8 min	4 min	1 h 43 min
Flores sem estaminódios filiformes	19,5 min \pm 11,6 min	2 min	37 min

Tabela 2. Resultados dos experimentos para verificação da ocorrência de produção de frutos após agamospermia, autopolinização espontânea e polinização natural em *Aosa rupesiris* em vegetação de Caatinga, no município de Boa Vista, Paraíba.

Tratamentos	Flor/Fruto	Sucesso de	Sementes
		frutos (%)	(média ± SD)
Agamospermia	10/0	0	0
Autopolinização espontânea	22/8	38	33,4 ± 23,8
Polinização Natural (controle)	54/47	87	147,4 ± 71,5



Figura 1. Flores e polinizadores de *Aosa rupestris* (Loasaceae). A, hábito. B, Flor em fase masculina. Notar cinco fascículos de estames nas pétalas. C, Flor em fase feminina. D, Estame se locomovendo para o centro da flor e estames com grãos de pólen acumulados no centro (flor que não recebeu visita). E, Fase feminina com estilete exposto. F, *Bicolletes* sp.nov. coletando néctar. G, macho de *Bicolletes* sp.nov. parado sob a flor no momento de seu fechamento.

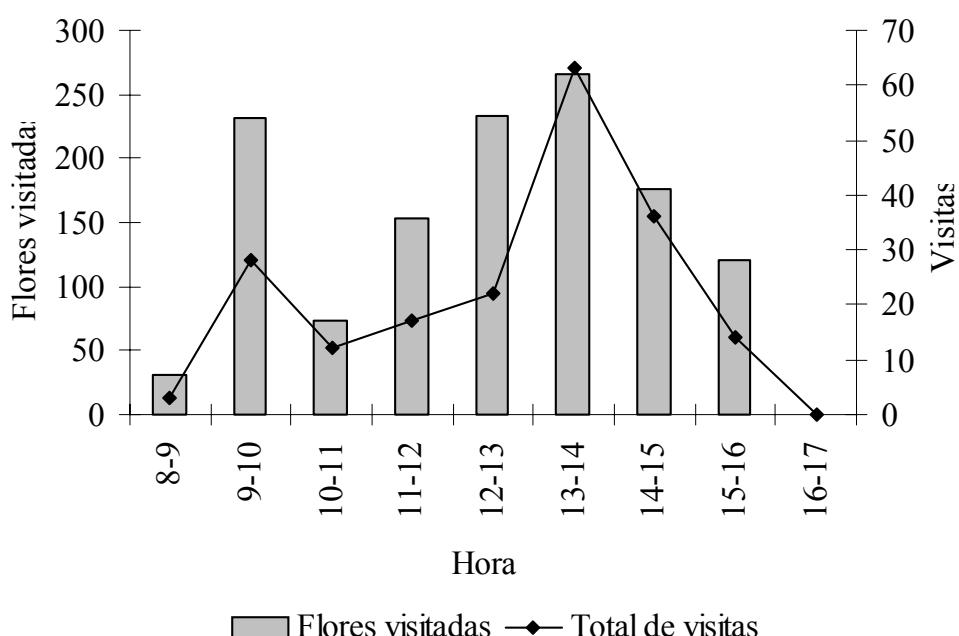


Figura 2. Número de visitas e de flores visitadas ao longo do dia por *Bicolletes* sp. nov. aos agrupamentos de *Aosa rupestris* em vegetação de Caatinga, município de Boa Vista, Paraíba.

CONCLUSÕES

De modo geral, foram verificados baixos valores para as razões fruto/flor e semente/óvulo entre as espécies estudadas. No entanto, quando ambas as razões são comparadas entre si, constata-se que a razão semente/óvulo foi mais elevada. Essa condição garante uma reduzida perda de óvulos e maior produção de sementes que contribuirão com o aumento do número de indivíduos reprodutivos na população.

Assim como as demais formações vegetacionais, a Caatinga, como um ecossistema que apresenta alta proporção de espécies xenógamas obrigatórias, é altamente dependente da distância entre os indivíduos e da presença de polinizadores eficientes para realizar o fluxo gênico e promover a reprodução das espécies. Quanto ao padrão observado para o sistema reprodutivo, as espécies arbustivas e arbóreas contribuem com maior proporção de auto-incompatibilidade, enquanto as herbáceas e lianas, com autocompatibilidade. A Caatinga compreende, portanto, um tipo vegetacional tão complexo quanto os demais ecossistemas florestais tropicais.

RESUMO

A biologia reprodutiva tem sido estudada em diversas formações vegetacionais tropicais. Entretanto, poucos são os estudos com esse enfoque para espécies que ocorrem em áreas de Caatinga, a única grande região natural brasileira cujos limites estão restritos ao território nacional. O presente trabalho traz informações sobre a biologia reprodutiva de 14 espécies lenhosas da Caatinga, incluindo uma revisão do sistema reprodutivo de outras 39 espécies estudadas nesse ecossistema e analisa a polinização e a reprodução em *Caesalpinia pyramidalis* (Leguminosae-Caesalpinoideae) e *Aosa rupestris* (Loasaceae). A maioria das espécies estiveram com flores durante 3-4 meses, principalmente entre julho e dezembro (estação seca). Foi constatado elevado percentual de espécies hermafroditas (79%), comparadas com os demais sistemas sexuais observados. Quanto ao sistema reprodutivo, não houve diferença significativa na freqüência de espécies autocompatíveis (39%) e auto-incompatíveis (61%) analisadas para a Caatinga. Entretanto, a freqüência de espécies arbustivas e arbóreas (70%) auto-incompatíveis, comparada com herbáceas e lianas (30%), diferiu significativamente. Para a maioria das espécies a razão fruto/flor foi menor que a razão semente/óvulo, com sucesso reprodutivo pré-emergente entre 0,9-28%. *Caesalpinia pyramidalis* apresentou auto-incompatibilidade de ação tardia, com tubos polínicos alcançando o saco embrionário 24h após as autopolinizações. Foram observadas baixas razões fruto/flor (0,03) e semente/óvulo (0,36), com reduzido sucesso reprodutivo (0,0108). Nesta espécie, a polinização é realizada principalmente por espécies de *Xylocopa* e *Centris*. Embora durante as visitas dos polinizadores ocorra autopolinização através da geitonogamia, esta pode ser compensada pela baixa produção de néctar e alta freqüência de visitas realizadas pelas abelhas, possibilitando a polinização cruzada. *Aosa rupestris* é monofilica, polinizada exclusivamente por abelhas *Bicolletes* sp.nov. (Colletidae-Paracolletini). Embora ocorra autogamia, a proporção de frutos e sementes sob polinização natural é maior que aquela observada através da autopolinização espontânea. O movimento de um estame até o centro da flor e o intervalo entre um estame e o seguinte não são influenciados a partir das visitas do polinizador. De acordo com esses resultados, considerando a biologia reprodutiva, a Caatinga é tão complexa quanto os demais ecossistemas florestais tropicais. Muitas de suas espécies são também fortemente dependentes da ação dos polinizadores para alcançar o sucesso reprodutivo.

ABSTRACT

The reproductive biology has been studied in several tropical woodlands, but few of them concern the Caatinga region, the only Wideness Area that has its boundary limited exclusively in the Brazilian territory. In this work I presents data on the reproductive biology of 14 Caatinga woody plant species, including a review on breeding system of 39 others species previously studied in this ecosystem. I also analyze the pollination and the breeding system of *Caesalpinia pyramidalis* (Leguminosae-Caesalpinoideae) and *Aosa rupestris* (Loasaceae). Most of the species have flowering period during 3-4 months, mainly between July and December (dry season). It was verified a high percentage of hermaphrodite species (79%) when compared with the other sexual systems recorded. Concerning the reproductive system in the Caatinga, the frequency of self-compatible species (39%) was not significantly different from the self-incompatible ones (61%). However, the frequency of self-incompatibility was significantly different when comparing tree and shrub species (70%) with herbs and vines (30%). Most of the species showed fruit/flower ratio less than seed/ovule ratio, with the preemergent reproductive success ranging from 0.9% to 28%. *Caesalpinia pyramidalis* showed late-acting self-incompatibility in which self pollen tubes reached the embryo-sac 24h after pollinations. Both fruit/flower (0.03) and seed/ovule (0.36) ratio of *C. pyramidalis* was low, leading to a low reproductive success (0.0108). *Xylocopa* and *Centris* are the main pollinators of this species. Although occurs self-pollination through the geitonogamy during the pollinators visits, the negative effect may be compensated by the low nectar production and high frequency of bee visits, which in turn increase the cross-pollination likelihood. *Aosa rupestris* was exclusively pollinated by *Bicolletes* sp.nov. (Colletidae-Paracolletini) bees, being a monophilic species. Although *A. rupestris* be a autogamous species, the proportion of fruit and seeds derived from natural pollination is greater than that derived from spontaneous self-pollination. The pollinators do not act neither on the movement of the stamen from its initial position to the center of the flower nor in the time between the movements. According to these results, the Caatinga is as complex as any other Tropical forest ecosystems if one consider the reproductive biology. Most of its plant species are also strongly dependent of the pollinators actions to reach the reproductive success.

ANEXOS

FLORA – Instruções aos autores

1. FLORA publishes regular articles and reviews, the latter solicited by the editors. Only contributions will be accepted which have not been published previously. **Manuscripts should be submitted** in triplicate to the Editor-in-chief: Prof. Dr. Rainer Lösch, Abt. Geobotanik, Universitätsstr. 1/26.13, D-40225 Düsseldorf, Germany, e-mail: loesch@uni-duesseldorf.de. In cases with difficult postage connections, manuscript submission may occur also in form of an e-mail attachment. An electronic file of the text (by preference in "Word" under "Windows") should be delivered after manuscript acceptance; it is not needed to add it earlier. Correspondence between authors and editor occurs by preference via e-mail. 2. **Copyright.** Please refer to the Copyright Notice in this issue. 3. The manuscript will be **reviewed** by two referees, at least one of them being a Flora Editorial Board member. Decision about acceptance of a manuscript is based upon these reviews. 4. Manuscripts should be written in **English** or **German**; publication in English is recommended. Publication in French or Spanish is possible in exceptional cases by appointment of the editor-in-chief. Authors not using their mother tongue are strongly advised to have the text reviewed by a native speaker before submission. Manuscripts should be **submitted in final form** and prepared in accordance with the journal's accepted practice, form and content. Manuscripts should be checked carefully to exclude the need for corrections in proof. They should be typed doublespaced throughout, on one side of the paper only and with wide margins. 5. The first page (**title page**) should contain the full title of the paper, the full name(s) and surname(s) of the author(s), name of laboratory where the study was carried out, and the address (incl. e-mail) of the author(s). 6. Each manuscript must be preceded by an **English title** and an **English abstract** which presents briefly the major results and conclusions of the paper. In case of not-English-written papers this summary must be more extensive as normal and may be as long as maximally 1 ½ printed pages. Immediately following the abstract, up to six English **key words** should be supplied indicating the scope of the paper. **Legends of figures and tables** must be given also in **English** in the case of non-English papers. 7. Papers should be written as concise as possible; as a rule, the total length of an article must not exceed 10 printed pages; exceptions are possible only upon explicit consent of the editors. The main portion of the paper should preferably be divided into four sections: **Introduction, Materials and methods, Results, and Discussion**, followed by **Acknowledgements** (if necessary) and **References**. Each

section and sub-section must bear a heading. 8. **Text marking:** Names of Authors should not be written in capitals. Scientific names up to the genus are to be written in italics or underlined with a wavy line (*Viola alba* subsp. *alba*); plant community names are not to be printed in italics (Seslerietum, but *Sesleria*-slope). The SI-System of units must be used wherever possible. 9. The beginning of a paragraph should be indented. The section "References", captions for illustrations and tables will be printed in small print (petit). 10. Each **table** should be typed on a separate sheet of paper resp. on a separate page of a file. Tables should be numbered consecutively in Arabic numerals, e.g. "Table 1, Table 2", etc., and attached to the end of the text. Tables should be supplied with headings, kept as simple as possible. 11. **Figures** (including photographic prints, line drawings and maps) should be numbered consecutively in Arabic numerals, e.g. "Fig. 1, Fig. 2", etc. and attached to the text after the tables. Legends for figures should be listed consecutively on a separate page. Plan all figures to suit a column width of 7.9 cm or a page width of 16.7 cm.

Figures, in particular photographs, may be combined to a maximum plate size of 16.7 cm x 22.0 cm. Figure number, desired reduction scale and author's name should be written in pencil on the back of the respective figure. Submit illustration **files** separately from text files. Files for full color images must be in a CMYK color space. All illustration files should be in TIFF or EPS formats. Journal quality reproduction will require greyscale and color files at resolutions yielding approximately 300 dpi. Bitmapped line art should be submitted at resolutions yielding 600-1200 dpi. 12. **Photographs** should be black-and-white, high-contrast, sharp glossy prints of the original negative and in a square or rectangular format.

Free colour reproduction. If, together with your accepted article, you submit usable colour figures then Elsevier will ensure, at no additional charge, that these figures will appear in colour on the web (e.g., ScienceDirect and other sites) regardless of whether or not these illustrations are reproduced in colour in the printed version. Colour figures can be printed only if the costs are covered by the author (€ 450.00 for € first colour page, € 350.00 for every following colour page). For further information on the preparation of electronic artwork, please see www.elsevier.com/locate/authorartwork. Magnification of microphotographs should be indicated by a scale bar. Inscriptions, marks, and scale bars should preferably be drawn neatly in black ink in an appropriate size on the face of the illustrations. When several pictures are used to produce a single plate, please ensure that they fit each other in size, are of equal contrast, and that they correspond to the caption in number and description. 13. **Line drawings** (incl. maps) should be large enough in all their details to permit a suitable reduction. Important points to note are thickness of lines, size of

inscriptions, size of symbols, adequate spacing of shaded and dotted areas. Line drawings must be submitted as black drawings on White paper. If computerplotted they must have laser-print quality. If traditionally drawn the originals must be prepared with Indian ink according to the established methods of technical drawing. 14. Figures and tables should always be mentioned in the text in numerical order. The author should mark in the margin of the manuscript where figures and tables are to be inserted. 15. When quoting **references** in the text, the following format should be used: Meyer (1999) resp. (Meyer, 1999), Meyer and Smith (1995) resp. (Meyer and Smith, 1995) or Meyer et al. (1990) resp. (Meyer et al., 1990). Several papers by the same author(s) published in the same year should be differentiated in the text, and in the list of references, by a, b, c following the year of publication. "et al." should be used in the text in the case of more than two authors. Quotations of references from different authors within one pair of brackets must be separated by semicolons, commata are to be put between the years of publication of papers of the same author: (Meyer, 1992, 1999; Meyer and Smith, 1995; Jones et al., 1998a, b). **References** should be listed alphabetically. Listings of several works by the same author should be grouped in chronological order. Then, papers of this author each with another one will follow according to the alphabetical order of the second author names, papers with three and more authors ("et al." in the text) will then be arranged again in the chronological order. The style to be used is shown in the following examples: **a.** Papers published in periodicals: Akhalkatsi, M., Wagner, J., 1996. Reproductive phenology and seed development of *Gentianella caucasea* in different habitats in the Central Caucasus. *Flora* 191, 161-168. Zott, G., Patiño, S., Tyree, M.T., 1997. CO₂ gas exchange and the occurrence of CAM in tropical woody hemiepiphytes. *J. of Exp. Biol.* 192, 143-150. **b.** Books: Takhtajan, A., 1959. *Die Evolution der Angiospermen*. G. Fischer, Jena. **c.** Papers published in multiauthor books: Mathes, U., Feige, G.B., 1983. Ecophysiology of lichen symbiosis. In: Lange, O. L., Nobel, P.S., Osmond, C.B., Ziegler, H. (Eds.), *Physiological plant ecology. II. Responses to the chemical and biological environment. Encyclopedia of plant physiology. New Series*, vol. 12C, Springer, Berlin- Heidelberg-New York, pp. 423-467. The titles of books and papers in periodicals should always be quoted completely and exactly. Titles of periodicals should be abbreviated according to the usual rules listed e.g. in the World List of Scientific Periodicals or in Biological Abstracts. The number of the volume should be given in Arabic numerals. 16. When papers are cited which were originally published in languages which use alphabets other than Latin (e.g. Russian Cyrillic etc.), then the author, title of the paper and the periodical name itself must be **transliterated** using standards like ISO 1 or ISO 2 (cf. *Taxon* 30: 168-183). 17. FLORA is produced directly in

page set. Consequently the author only receives the final page proofs for checking and approval. *Extended corrections are not more possible at this stage.*¹⁸ Publication of an article of normal size and without color photographs in FLORA is **free of charge** to the author(s). In exchange, the **Copyright** of the article is transferred to the publisher. However, the author(s) will be free to use single figures or tables of the article in subsequent own work. **30 reprints** or a **pdf-file** of each paper will be supplied **free of charge**. Authors who pay for printed colour figures will be sent another 50 free offprints. Additional reprints can be purchased. The order must be placed when the proofs are received and should be sent directly to the publisher. Until publication of the print edition, corrected proofs will be available at online first (www.sciencedirect.com).

ANNALS OF BOTANY – Instruções aos autores

(Always consult a recent issue of *Annals of Botany*)

Text must be typed using size 12 Times New Roman or Courier, double-spaced throughout and with no less than 25 mm margins on all sides. All pages should be numbered sequentially. Each page line of the text should also be numbered, with the top line of each page being line 1. The **first page** of a submitted article should contain (i) full title of the manuscript, (ii) full name, postal address, telephone and fax numbers and e-mail address of the corresponding author to be used during manuscript evaluation and processing, (iii) number of figures, (iv) number of tables, (v) number of words in the abstract and (vi) number of words in the remaining text (excluding tables). The **second page** should comprise: (i) a concise and informative full title; (ii) names of all authors each followed by an identifying superscript number (^{1,2,3}, etc.) with the corresponding author's name also followed by a superscript asterisk*; (iii) institutional address of each author preceded by the relevant superscript number; (iv) a running heading of not more than eight words; (v) e-mail address of the corresponding author.

The **third page** should contain a structured **Abstract** not exceeding 300 words and normally made up of the following bulleted sections:

- *Background and Aims*
- *Methods*
- *Key Results*
- *Conclusions*

Alternative bulleted section headings are acceptable for REVIEWS, INVITED REVIEWS, BOTANICAL BRIEFINGS, TECHNICAL NOTES and VIEWPOINT papers. The Abstract should be followed by up to 12 **Key words** that include the complete botanical name(s) of any relevant plant material. If many species are involved, species groups should be listed instead. Note that essential words in the title should be repeated in the key words since these, rather than the title, are used for indexing and some electronic searches. **Title, Abstract** and **Key words** should be self-explanatory without reference to the remainder of the paper. The **fourth and subsequent pages** should comprise the remaining contents of the article. ORIGINAL ARTICLES and SHORT COMMUNICATIONS will usually have the structure INTRODUCTION, MATERIALS AND METHODS, RESULTS, DISCUSSION, ACKNOWLEDGEMENTS and LITERATURE CITED followed by a list of captions to any figures, any tables and finally the figures themselves. Each table should have a caption at the top and should start on a new page. Each figure should be on a separate page and be numbered (e.g. Fig. 2). Results should not include extensive discussion and should not appear in both graphical and tabular form. The Discussion should avoid repeating the results and must finish with conclusions.

Abbreviations are discouraged *except* for units of measurement, standard chemical symbols (e.g. S, Na), names of chemicals (e.g. ATP, Mes, Hepes, NaCl, O₂), procedures (e.g. PCR, PAGE, RFLP), molecular terminology (e.g. bp, SDS) or statistical terms (e.g. ANOVA, s.d., s.e., n, F, t-test and r²) where *these are in general use*. Other abbreviations should be spelled out at first mention and all terms must be written out in full when used to start a sentence. Abbreviations of scientific terms should not be followed by a full stop. Use the minus index to indicate 'per' (e.g. m⁻³, L⁻¹, h⁻¹) except in such cases as 'per plant' or 'per pot'.

Units of Measurement. Use the *Système international d'unités* (SI) wherever possible. If non-SI units have to be used, the SI equivalent should be added in parentheses at first mention. For units of volume, expressions based on the cubic metre (e.g. 5 x 10⁻⁹ m³, 5 x 10⁻⁶ m³ or 5 x 10⁻³ m³) or the litre (e.g. 5 µL, 5 mL, 5 L) are acceptable, but one or other system should be used consistently throughout the manuscript. Typical expressions of concentrations might be 5 mmol m⁻³, 5 µM (for 5 µmol L⁻¹), or 5 mg L⁻¹. The Dalton (Da) or more conveniently the kDa, is a permitted non-SI unit of protein mass.

Names of plants must be written out in full (*Genus, species*) in the abstract and again in the main text for every organism. The authority (e.g. L., Mill., Benth.) is not required unless it is controversial. Guidance for naming plants correctly is given in The International Plant Names Index (<http://www.ipni.org/index.html>) and in *The Plant Book: a Portable*

Dictionary of the Vascular Plants (1997) by D.J. Mabberley (Cambridge: Cambridge University Press. ISBN 0521 414210 0). After first mention, the generic name may be abbreviated to its initial (e.g. *A. thaliana*) except where its use causes confusion.

Numbers up to and including ten should be written out unless they are measurements. All numbers above ten should be in numerals except at the start of sentences. **Dates** should be in the form of 10 Jan. 1999, and **Clock Time** in the form of 1600 h.

Summary statistics should be accompanied by the number of replicates and a measure of variation such as standard error or least significance difference. Analysis of variance is often appropriate where several treatments are involved. Presentation of an abridged ANOVA table is permissible when its use illustrates critical features of the experiment.

Citations in the text. These should take the form of Bray (2003) or Jacobsen and Forbes (1999) or (Williamson and Watanabe, 1987; Rodrigues, 2002a, b) and be ordered chronologically. Papers by three or more authors, even on first mention, should be abbreviated to the name of the first author followed by *et al.* (e.g. Ioanidis *et al.*, 2002). If two different authors have the same last name, give their initials (e.g., NH Kawano, 2003) to avoid confusion. Only refer to papers as ‘in press’ if they have been accepted for publication in a named journal, otherwise use the terms ‘unpubl. res.’ (e.g. H Gautier, INRA, Lusignan, France, unpubl. res.) or ‘pers. comm.’ (e.g. WT Jones, University of Oxford, UK, pers. comm.).

The **LITERATURE CITED** should be arranged alphabetically based on the surname of the first or sole author. Where the same sole author or first author has two or more papers listed, these papers should be grouped in year order. Where such an author has more than one paper *in the same year*, these should be ordered with single authored papers first followed by two-author papers, and then any three-author papers etc. If a further level of alphabetical ordering is needed this should be based on the first letter of the surnames of co-authors. Italicised letters ‘*a*’, ‘*b*’, ‘*c*’, etc., should be added to the date of papers with the same authorship and year.

Each entry must conform to one of the following styles according to the type of publication.

Books

Nobel PS. 1999. *Physicochemical and environmental plant physiology*, 2nd edn. San Diego: Academic Press.

Chapters in books

Scandalios JG. 2001. Molecular responses to oxidative stress. In: Hawkesford MJ, Buchner P, eds. *Molecular analysis of plant adaptation to the environment*. Dordrecht: Kluwer, 181-208.

Research papers

Popper ZA, Fry SC. 2003. Primary cell wall composition of bryophytes and charophytes. *Annals of Botany* **91**: 1–12.

Theses

Fiorani F. 2001. *Leaf growth of contrasting Poa species*. PhD Thesis, University of Utrecht, The Netherlands.

Anonymous sources

Anonymous. Year. *Title of booklet, leaflet, report, etc.* City: Publisher or other source, Country.

On-line references should be structured as: **Author(s) name, author(s) initial(s). year. Full title of article.** Full URL. Date of last successful access (e.g. 12 Jan. 2003)

Acknowledgements and Appendix. In the Acknowledgements please be brief. ‘We thank . . .’ (not ‘The present authors would like to express their thanks to . . .’).

If elaborate use is made of units, symbols and abbreviations, or a detailed explanation of one facet of the paper seems in order, further details may be included in a separate APPENDIX placed after the LITERATURE CITED.

Figures and Tables. Only scientifically necessary illustrations should be used. **Half-tone and colour images** must be clear and sharp. **Colour images** are encouraged and printed without charge where they enhance significantly the clarity of the scientific information. Line diagrams must be of high black on white contrast, and boxed with inward scale markings. Use of colour in line diagrams is also permitted where it enhances clarity significantly. Use open and/or closed circles, squares and triangles for symbols in line graphs. Height and width should be chosen for either single or double column reproduction and grouping of related graphics is encouraged. Note that graphs and diagrams may be edited by the publisher to ensure a consistent house style and should be proof read by authors. Electron and light photomicrographs should have internal scale markers. When a block of illustrative material consists of several parts, they should be labelled A, B, C, etc. and not treated as separate figures. The best guides for laying out **tables** and **diagrams** are papers in a recent issue of *Annals of Botany*. When preparing tables, adopt the ‘Tables’ set-up in Microsoft Word, using one cell for each datum cluster (e.g. 12.2 ± 1.65) and avoid the use of the ‘return’ key.