



---

Patrícia Alves Ferreira

**“Síndromes intermediárias de polinização” e  
suas implicações ecológicas: O caso de  
*Paliavana tenuiflora* Mansf. (Gesneriaceae:  
Sinningeae) em Mucugê - Chapada Diamantina –  
Bahia**

Salvador

2008



---

Patrícia Alves Ferreira

**“Síndromes intermediárias de polinização” e  
suas implicações ecológicas: O caso de  
*Paliavana tenuiflora* Mansf. (Gesneriaceae:  
Sinningeae) em Mucugê - Chapada Diamantina -  
Bahia**

Dissertação apresentada ao  
Instituto de Biologia da  
Universidade Federal da Bahia,  
para a obtenção de Título de  
Mestre em Ecologia e  
Biomonitoramento. Orientadora:  
Profa.Dra. Blandina Felipe Viana.

Salvador

2008

## Comissão Julgadora:

---

Profa.Dra. Astrid M. P. Kleinert  
(USP)

---

Profa.Dra. Nádia Roque (UFBA)

---

Profa.Dra. Blandina Felipe Viana (UFBA)  
Orientadora

### Biblioteca Central Reitor Macêdo Costa - UFBA

F383 Ferreira, Patrícia Alves.  
“Síndromes intermediárias de polinização” e suas implicações ecológicas : o caso de *Paliavana tenuiflora* Mansf. (Gesneriaceae : Sinningeae) em Mucugê - Chapada Diamantina - Bahia / Patrícia Alves Ferreira. - 2008.  
98 f. : il.

Inclui anexos.  
Orientadora: Profa. Dra. Blandina Felipe Viana.  
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal da Bahia, Instituto de Biologia, 2008.

1. Generiáceas - Diamantina, Chapada (BA). 2. Polinização. 3. Ecologia vegetal.  
4. Generiáceas - Reprodução. 5. Morfologia vegetal. I.Viana, Blandina Felipe.  
II. Universidade Federal da Bahia. Instituto de Biologia. III. Título.

CDD - 571.8642  
CDU - 581.162.3

## Dedicatória

---

Este trabalho é dedicado a Leonardo Stabile e Marinalva Ferreira, minha família. Espero que tudo escrito nestas linhas possa, de alguma forma, fazer suas vidas melhor. Obrigada por existirem e estarem sempre comigo.

## Agradecimentos

---

À **Universidade Federal da Bahia** e ao **Instituto de Biologia** por serem minha casa e me permitirem a excelente realização deste curso.

Ao **Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Biomonitoramento** por me oferecer o ingresso no estudo das maravilhas da ecologia.

A todos os **Professores** deste programa que me proporcionaram uma excelente formação acadêmica, conhecimentos e ensinamentos para a vida.

A todos os **Funcionários** desta instituição, que permitiram que tudo sempre se resolvesse principalmente a **Seu Antonio**, e a **Jussara**.

A minha orientadora, **Blande** por ser mais que uma professora brilhante, uma orientadora genial e uma excelente profissional. Mas também por ser amiga, colega e mãe. Muito Obrigada!

Aos Professores **Deborah Faria**, **Peter G. Kevan**, **Favízia Oliveira**, **Breno Oliveira**, **Nádia Roque** e **Leonardo Galetto**, pela disponibilidade e por todas as sugestões para meu trabalho.

Às professoras **Dra. Astrid Kleinert** e **Dra. Nádia Roque** por aceitarem e se disponibilizarem para participarem da banca avaliadora.

Ao **Laboratório de Biologia e Ecologia de Abelhas (LABEA)** e a todos os colegas pela ajuda, companhia, encorajamento e pela amizade, **Ju**, **Dudu**, **Loro**, **Kerol**, **Gabi**, **Helber**, **Mila**, **Fabi**, **Ed**, **Ciça**, **Alder**, **Bete**, **Elaine** e **Rodrigo**, obrigada!

A meus **amigos**, colegas deste curso que foram companheiros essenciais durante esta jornada, principalmente a **Beta**, **Ari**, **Pablito**, **Igor**, **Rodrigo**, **Elaine**, **Peri**, **Cat**, **Tasso**, **Eder**, **Márcio**, **Ilai**, **Carol**, **Carol**, **Dani**, **Nanda**, **Ale**, **Line**, **Hélice**, **Ciça**, Obrigada!

Um agradecimento especial ao **Hotscops** por me manter sã e feliz!

Aos meus **amigos**, que apesar da distância continuam presentes **Tosta**, **Chan**, **Bu Abdon**, **Bu Cosme**, **Anne**, **Beta**, **Nine**, **Lora**, **Tal** e **Lu**. E aos não tão distantes **Luly**, **Wau**, **Milla**, **Digo**, **Gu**, **Mari**, **Simexi** e **Naya**.

Aos amigos canadenses **Mariana Horn**, **Erik Glemser** e **Andrew Morse** pela ajuda em campo e pelas sugestões ao trabalho.

À minha família **Nenca, Tonho, Dalva, Tico e Jacky** por sempre me apoiarem, me ajudarem, aceitarem minhas escolhas e terem orgulho de mim.

À minha mãe **Marinalva** por ser tudo na minha vida, além de inspiração e meu exemplo de força e perseverança. Te amo, Mãe!

A minha mãe **Marinalva Ferreira** pela revisão do texto original!

A **Leo** agradeço por tudo, pelo amor, carinho, ajuda, apoio, incentivo, críticas, colaboração e compreensão diante de tudo. Sem você este trabalho, literalmente não existiria. Obrigada, Te amo!

À equipe do **Projeto Sempre Viva**, principalmente a **Seu Nilton**, por toda a disponibilidade e ajuda.

À **FAPESB** por conceder a bolsa de estudos referente a este projeto.

**Obrigada a todos que contribuíram para esta realização!**

# Índice

---

<b>Introdução geral</b> .....	12
<b>Artigo - “Síndromes intermediárias de polinização” e suas implicações ecológicas: O caso de <i>Paliavana tenuiflora</i> Mansf. (Gesneriaceae: Sinningeae) em Mucugê - Chapada Diamantina – Bahia</b> .....	21
<i>Abstract</i> .....	22
Resumo.....	23
Introdução.....	24
Materiais e Métodos.....	29
1. Área de Estudo.....	29
2. Procedimentos Metodológicos.....	29
A. Atrativos e Biologia Floral.....	30
B. Funcionalidade dos Órgãos Sexuais.....	31
C. Recompensas Florais.....	31
D. Sistema de Polinização.....	33
D.1. Autopolinização Espontânea.....	34
D.2. Autopolinização Manual (Autogamia).....	34
D.3. Polinização Cruzada Manual (Xenogamia).....	34
D.4. Controle (Polinização Natural).....	34
E. Visitantes Florais.....	35
E.1. Observação nas Flores .....	35
E.2. Coleta das Abelhas Visitantes Florais.....	35
E.3. Eficiência das Abelhas Visitantes.....	36
E.4. Exclusão de Visitantes Noturnos e Diurnos.....	37
F. Análise de Dados.....	38
Resultados .....	40
A. Atrativos e Biologia Floral.....	40
B. Funcionalidade dos Órgãos Sexuais.....	41
C. Recompensas Florais.....	42
D. Sistema de Polinização.....	44
E. Visitantes Florais.....	44

E.1. Observação nas Flores .....	44
E.2. Coleta das Abelhas Visitantes Florais.....	47
E.3. Eficiência das Abelhas Visitantes.....	47
E.4. Exclusão de Visitantes Noturnos e Diurnos.....	48
Discussão .....	49
Agradecimentos.....	60
Referências Bibliográficas.....	61
<b>Considerações Finais.....</b>	<b>73</b>
<b>Anexos.....</b>	<b>75</b>
Anexo 1. Figuras.....	75
Anexo 2. Normas para publicação.....	87
<b>Referências Bibliográficas .....</b>	<b>92</b>

## Lista de Tabelas

---

Tabela 1: Resultado dos experimentos de polinização das flores de <i>Paliavana tenuiflora</i> em Mucugê – BA, 2008.....	75
Tabela 2: Abelhas coletadas nas flores de <i>Paliavana tenuiflora</i> em Mucugê – BA, 2008.....	75

## Lista de Figuras

---

Figura 1: Localização da área de estudo (Fonte: IBGE).....	76
Figura 2: Vista geral da área de estudo, Projeto Sempre Viva, Mucugê - Bahia destaque para a vegetação do tipo campo rupestre.....	76
Figura 3: <i>Paliavana tenuiflora</i> , arbusto perene com inflorescências terminais, em Mucugê – BA.....	77
Figura 4: Flores de <i>Paliavana tenuiflora</i> fotografadas com filtro ultravioleta (UV). Observa-se a não refletância de UV nas flores. (Foto P. Kevan).....	77
Figura 5: Vista geral da flor de <i>Paliavana tenuiflora</i> . A: vista frontal e B: vista dorsal.....	78
Figura 6: Corte longitudinal da flor de <i>Paliavana tenuiflora</i> , mostrando as anteras e o estigma.....	78
Figura 7: Estigma de <i>Paliavana tenuiflora</i> corado com vermelho neutro a 1%.....	79
Figura 8: Fruto de <i>Paliavana tenuiflora</i> , cápsula septicida, polispérmicos, deiscentes e sincárpicos. A: fruto fresco e B: fruto seco deiscente.....	79
Figura 9: Fenofases florais de <i>Paliavana tenuiflora</i> A-D, A: Pré- antese, B: abertura das pétalas laterais, C: abertura das pétalas superiores e inferior.....	80
Figura 10: Nectários de <i>Paliavana tenuiflora</i> corados com vermelho neutro 1%.....	81
Figura 11: Néctar acumulado na abertura da corola da flor de <i>Paliavana tenuiflora</i> . .....	81
Figura 12: Produção de néctar em <i>P. tenuiflora</i> ; volume, concentração e teor de açúcar versus tempo.....	82
Figura 13: Reposição da produção de néctar em <i>Paliavana tenuiflora</i> , acompanhada pela reposição do volume, da concentração e do conteúdo de açúcares do néctar. ....	82
Figura 14: Sementes resultantes dos experimentos de polinização de <i>Paliavana tenuiflora</i> , $P = 0,0023$ , $F = 6,680$ . Ae: autopolinização espontânea, Am: autopolinização manual e Pc: polinização cruzada manual.....	83

Figura 15: Abelhas visitantes florais de <i>P. tenuiflora</i> . A: <i>Bombus brevivillus</i> e B: <i>Eufriesea nigroirta</i> .....	83
Figura 16: <i>Trigona spinipes</i> cortando partes da corola de <i>Paliavana tenuiflora</i> . .....	84
Figura 17: <i>Frieseomelitta francoi</i> coletando néctar (A) e pólen (B) em flores de <i>Paliavana tenuiflora</i> .....	84
Figura 18: Área em destaque da perfuração feita pelo beija-flor <i>C. aureoventris</i> na corola de <i>Paliavana tenuiflora</i> (Foto L. Stabile).....	85
Figura 19: Besouros visitantes florais de <i>Paliavana tenuiflora</i> .....	85
Figura 20: Aranha (Thomisidae) predando <i>Frieseomelitta francoi</i> em flor de <i>Paliavana tenuiflora</i> (Foto L. Stabile).....	86
Figura 21: Abelhas coletadas nas flores de <i>Paliavana tenuiflora</i> em Mucugê - BA. A: <i>Bombus brevivillus</i> , B: <i>Eulaema nigrita</i> , C: <i>Eulaema cingulata</i> , D: <i>Xylocopa cearencis</i> , E: <i>Eufriesea danielis</i> , F: <i>Eufriesea nigroirta</i> , G: <i>Centris obsoleta</i> , H: <i>C. aenea</i> e I: <i>Epicharis flava</i> (Foto L. Stabile).....	86

## Introdução Geral

---

Um dos temas mais controversos e debatidos sobre a evolução das angiospermas é a adaptação de plantas a animais polinizadores (Barrett 1998; Galliot *et al.* 2006). A interação planta-polinização, que resulta na polinização cruzada, é um processo ecológico chave nos ecossistemas terrestres por contribuir para o sucesso reprodutivo das angiospermas, por conferir à vegetação capacidade de auto-regeneração e por garantir ao visitante, vetor de pólen, recursos alimentares para manutenção de suas populações (Kearns & Inouye 1993).

Independente do relacionamento filogenético, flores polinizadas por um visitante em particular tendem a apresentar características particulares convergentes (Proctor *et al.* 1996). As diferentes características e tipos florais funcionam como guias para orientar e atrair às flores os diferentes tipos morfofuncionais de polinizadores. Estas diferenças nos atributos florais são tratadas como adaptação para os diferentes tipos de polinizadores (Faegri & Van der Pijl 1979; Proctor *et al.* 1996).

Esse padrão de caracteres comuns, dos quais flores com diferentes origens ou não, podem convergir para atração de um polinizador em particular é chamado de síndrome de polinização (Faegri & Van der Pijl 1979; Proctor *et al.* 1996). Assim, as síndromes de polinização constituem um conjunto de características e atributos florais relacionados a um tipo de polinizador adequado para um tipo floral (Proctor *et al.* 1996).

Nas Regiões Tropicais, estima-se que aproximadamente 98% de todas as espécies de angiospermas sejam polinizadas por animais (Bawa 1990), enquanto apenas 2,5% dessas espécies são polinizadas por agentes abióticos como vento e água (Bawa *et al.* 1985a; Kress & Beach 1994; Ramalho & Batista 2005). A polinização e os sistemas sexuais de plantas zoófilas são controladas por vários fatores, incluindo a compatibilidade dos sistemas, o padrão de visitação dos polinizadores e a extensão de transferência de pólen entre flores por esses polinizadores (Gerber 1985).

Do ponto de vista do animal, a polinização é um produto secundário da coleta de um recurso oferecido pela flor. Do ponto de vista da planta a polinização cruzada é uma maneira de aumentar o fluxo gênico entre indivíduos da mesma espécie (Stebbins 1970; Fenster *et al.* 2004). Então, a polinização se desenvolveu a partir de relações antagonistas, onde o conflito de interesses rege a seleção natural que irá agir em diferentes caminhos nas plantas e animais. Assim, o mutualismo entre plantas e polinizadores não pode ser considerado nem simétrico, nem cooperativo (Kearns *et al.* 1998).

A eficiência na transferência do pólen pode aumentar o fluxo gênico entre plantas da mesma espécie, desta forma, as plantas com características que atraiam os polinizadores mais eficientes serão polinizadas e terão maior sucesso reprodutivo e os animais mais especializados em explorar certos tipos florais também podem ser os polinizadores mais eficientes dessas plantas (Proctor *et al.* 1996; Galliot *et al.* 2006).

De acordo com a abordagem adaptacionista, as plantas que dependem dos polinizadores para sua reprodução evoluíram com estes por meio de uma

seleção direcional que garante o sucesso reprodutivo, contudo esta abordagem mais rigorosa sobre a evolução dos grupos vem sendo discutida (Stebbins 1970; Gould & Levontim 1978; Galliot *et al.* 2006). O conjunto destas características pode incluir morfologia, arquitetura, posição na planta, antese e duração das flores, odor, cores, e a produção de atrativos florais, entre outras características (Faegri & Van Der Pijl 1979; Proctor *et al.* 1996).

Na última década, um grande número de pesquisas nessa área tem revelado que as interações entre plantas e visitantes são, na maioria das vezes, generalistas, assimétricas e organizadas em redes complexas (Waser *et al.* 1996; Memmott 1999; Johnson & Steiner 2000; Vasquez & Aizen 2004; Jordano *et al.* 2006; Olesen *et al.* 2006). Entretanto, observa-se uma tendência geral das espécies tanto vegetais quanto animais de se agruparem em compartimentos de acordo com as características florais e com as habilidades dos grupos de polinizadores em explorar os recursos florais (Corbet 2000; Dicks *et al.* 2002). Sendo assim, os atributos florais ou síndromes de polinização podem nos guiar no entendimento sobre a formação desses compartimentos em nível de comunidade nos sistemas naturais bem como, nos ajudam a esclarecer aspectos ecológicos e evolutivos das interações entre planta e polinizador.

As síndromes de polinização descrevem padrões de convergência evolutiva entre plantas, relacionadas ou não filogeneticamente, devido principalmente à pressão de polinizadores similares. Mas a teoria de síndromes de polinização adquiriu um conceito tipológico, o que pode levar os estudos a focarem apenas nos visitantes que são polinizadores “corretos” previstos pelas

síndromes, e ignorarem as relações generalistas entre plantas e diferentes polinizadores (Johnson & Steiner 2000). Esse conceito contribui para uma impressão geral de especialização nos sistemas de polinização. Especializações dramáticas podem ocorrer em alguns sistemas de polinização, e aproximadamente 75% das angiospermas exibem algum grau de especialização a grupos funcionais (Fenster *et al.* 2004).

Desta forma propõe-se a existência de uma tendência evolutiva geral para especialização, com a coevolução ocorrendo entre plantas e polinizadores, devido à convergência de interesses evolutivos entre ambos, e como resposta às pressões exercidas (Waser *et al.* 1996). A evidência dos resultados de especialização e da convergência de caracteres junto com o entendimento sobre síndromes de polinização pode explicar muito da diversidade de caracteres florais atuais (Fenster *et al.* 2004). Contudo, mesmo espécies que exibem relações bastante especializadas, apresentam modificações no seu sistema de polinização associadas às condições limitantes, como variações ambientais extremas ou limitação de polinizadores, que podem ser chave na evolução e manutenção de fenótipos especializados (Perez *et al.* 2006).

O conceito de síndromes de polinização tem sido questionado em suas bases teóricas devido à generalização nos sistemas de polinização (Herrera 1996; Waser *et al.* 1996; Johnson & Steiner 2000). As relações generalistas e em redes entre plantas e polinizadores podem estar se sobrepondo a relações especializadas entre pares de espécies. E mesmo nos casos de especialização as espécies envolvidas não dependem exclusivamente umas das outras

(Waser *et al.* 1996). Há maior variabilidade do que regularidade nas relações planta-polinizador (Hansson 2003). Entretanto, algum grau de variação é aceitável, deve-se notar que as características florais não são indicadores infalíveis para os polinizadores das espécies (Machado & Lopes 2004).

Diversos autores consideram que as adaptações florais especializadas são geralmente geradas e mantidas pela seleção de caracteres por grupos funcionais de polinizadores similares, taxonomicamente relacionados ou não, e raramente por uma só espécie de polinizador em relação a apenas uma espécie vegetal (Herrera 1996; Waser *et al.* 1996; Fenster *et al.* 2004). Relativamente poucas interações planta-polinizador são absolutamente obrigatórias e o oportunismo e a flexibilidade entre polinizadores e plantas, e vice-versa, são comumente observados nos sistemas naturais (Kearns *et al.* 1998).

A variação dos sistemas de polinização pode alterar a dinâmica de populações e o futuro evolutivo potencial de muitas espécies de plantas, principalmente em relação a generalizações entre espécies (Knight *et al.* 2005). As síndromes de polinização se constituem em bons indicadores e preditores do espectro dos visitantes (potenciais polinizadores), das relações entre plantas e polinizadores e dos sistemas de polinização das espécies vegetais (Dicks *et al.* 2002; Fenster *et al.* 2004; Machado & Lopes 2004).

Levando-se em consideração que é mais comum encontrar plantas com características gerais associadas a muitos polinizadores e animais polinizadores que visitam vários tipos florais, parece não haver uma relação de dependência estrita entre as plantas e polinizadores. Neste sentido várias

hipóteses têm sido testadas para examinar a realidade das síndromes de polinização como resultado de processo evolutivo em resposta à pressão seletiva dos polinizadores (Herrera 1996; Proctor *et al.* 1996; Waser *et al.* 1996; Johnson & Steiner 2000; Fenster *et al.* 2004).

A família monofilética Gesneriaceae é amplamente distribuída, ocorrendo principalmente nos trópicos e subtropicais tanto no velho quanto no novo mundo. Nas regiões tropicais a família Gesneriaceae inclui aproximadamente 135 gêneros e cerca de 3000 espécies, dos quais uma grande proporção é composta por epífitas e nessas, a ornitofilia tem um importante papel (Brown & Weber 2004). Destas, 200 espécies e 23 gêneros são encontrados no Brasil (Araújo *et al.* 2005). Nesta família, a tribo neotropical monofilética Sinningieae compreende três gêneros *Sinningia* Nees, *Vanhouttea* Lem. e *Paliavana* Vell. ex Vand. e aproximadamente 81 espécies distribuídas ao longo do continente entre o sudeste do México e o nordeste da Argentina (Smith *et al.* 1997; Zimmer *et al.* 2002; Perret *et al.* 2001, 2003, 2006). Entretanto a maior riqueza de espécies ocorre no sudeste do Brasil, onde 33 espécies são restritas a essa área (Perret *et al.* 2006).

A maior parte das espécies dessa tribo pertence ao gênero *Sinningia*, formado por aproximadamente 65 espécies. Este é caracterizado basicamente por habitar ambientes rupícolas, apresentar indivíduos perenes e inflorescências axilares ou terminais, relacionadas à ornitofilia ou melitofilia (Chautems & Weber 1999; Chautems *et al.* 2000). Este gênero é bem diversificado no sul e sudeste do Brasil, com sua distribuição limitada à região nordeste do país (Chautems *et al.* 2000). Os gêneros *Vanhouttea* e *Paliavana*

apresentam uma distribuição mais restrita, ocorrendo principalmente no sudeste do Brasil (Perret *et al.* 2003; Sanmartin-Gajardo & Sazima 2005). Nesses gêneros as formas de vida variam entre herbáceas e trepadeiras perenes, arbustos lenhosos ou pequenas árvores. A maioria das espécies se desenvolve sobre afloramentos rochosos ou *inselbergs*, entretanto muitas outras espécies são epífitas ou terrestres (Chautems & Weber 1999; Perret *et al.* 2003, 2006, 2007).

O gênero *Paliavana* ocorre em campos rupestres em regiões de altitude no sudeste e nordeste do Brasil (Giulietti & Pirani 1988; Chautems *et al.* 2000). Esse gênero inclui seis espécies e é representado principalmente por arbustos e pequenas árvores (Chautems & Weber 1999; Araújo *et al.* 2005). As espécies desse gênero podem apresentar as síndromes de melitofilia (principalmente relacionadas a abelhas grandes), ornitofilia e quiropterofilia (Wiehler 1983; Smith *et al.* 1997; Perret *et al.* 2001, 2003; Zimmer *et al.* 2002). Investigações recentes baseadas nas características florais sugerem que algumas espécies do gênero *Paliavana* podem estar em uma condição intermediária entre diferentes síndromes de polinização, com características florais associadas a amplo espectro de visitantes (Sanmartin-Gajardo & Sazima 2004, 2005).

Abelhas e beija-flores são os polinizadores de aproximadamente 93% das espécies da tribo Sinningieae (Araújo *et al.* 2005). Dentre as espécies neotropicais de Gesneriaceae, 60% são polinizadas por beija-flores, 30% por abelhas e cerca de 10% destas espécies são polinizadas por morcegos e outros visitantes como borboletas, mariposas e moscas (Wiehler 1983). A síndrome de ornitofilia é inferida para quase todas as espécies do gênero

*Vanhouttea* e para 67% das espécies de *Sinningia*. As flores das espécies desses gêneros são geralmente hermafroditas, com corola tubular. Para o gênero *Paliavana* é sugerida a polinização por abelhas grandes coletoras de néctar, beija-flores e morcegos (Perret *et al.* 2001, 2003; Sanmartin-Gajardo & Sazima 2005, 2005a).

A síndrome de ornitofilia parece ser o caráter mais basal na evolução da Tribo de *Sinningieae*, e as características associadas com as espécies do gênero *Paliavana* poderiam ser caracteres derivados, mais recentes na evolução deste grupo, relacionados a outros grupos animais (Perret *et al.* 2001; Sanmartin-Gajardo & Sazima 2005). As flores desses gêneros são bem diversas em forma, cor, e composição de açúcar no néctar, essas características podem estar associadas a diferentes polinizadores, tais como beija-flores, abelhas e morcegos (Perret *et al.* 2001).

A espécie *Paliavana tenuiflora* Mansf. que escolhemos como modelo para o nosso estudo, está associada, principalmente, a áreas de altitude e afloramentos rochosos (Chautems & Weber 1999; Araújo *et al.* 2005, Perret *et al.* 2006, 2007) e com distribuição restrita ao nordeste e sudeste do Brasil. As flores dessa espécie exemplificam o sistema de polinização intermediário, por possuírem características associadas tanto a melitofilia, quanto à ornitofilia e a quiropterofilia.

Nesses sistemas intermediários de polinização, as mudanças das características florais associadas a um ou a outro polinizador especializado podem ser designadas via um estágio intermediário, durante o qual, ambos os vetores são capazes de polinizar as flores (Stebbins 1970; Muchala 2003).

Esses sistemas em transição parecem ser relativamente freqüentes durante a evolução das angiospermas (Sanmartin-Gajardo & Sazima 2005; Ackermann & Weigend 2006). As flores de *P. tenuiflora* possuem características associadas à melitofilia, à ornitofilia e também à quiropterofilia. Nesse caso, qualquer um desses grupos de visitantes pode ser importante para o sucesso reprodutivo dessa espécie (Stebbins 1970). Essa importância pode variar conforme a disponibilidade e a eficiência de cada grupo de visitantes no ambiente em questão (Stebbins 1970; Kevan 1972).

Assim, com o objetivo de analisar o papel dos diversos grupos de visitantes no sucesso reprodutivo de uma espécie com síndrome de polinização intermediária, investigamos a biologia da polinização de *Paliavana tenuiflora* buscando identificar os seus polinizadores efetivos, em áreas de campos rupestres, em Mucugê, Chapada Diamantina, Bahia.

## Artigo

---

# **“Síndromes intermediárias de polinização” e suas implicações ecológicas: O caso de *Paliavana tenuiflora* Mansf. (Gesneriaceae: Sinningeae) em Mucugê - Chapada Diamantina – Bahia**

Ferreira, Patrícia Alves† & Viana, Blandina Felipe\*

Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Biomonitoramento,  
Instituto de Biologia, Universidade Federal da Bahia, Bahia, Brasil

† Autor para correspondência

Endereço atual: Universidade Federal da Bahia, Instituto de Biologia, Rua Barão de Geremoabo, S/N, Ondina, Salvador, Bahia, Brasil. CEP 40.170-115.

(Email: patybio13@yahoo.com.br)

## Abstract

Earlier investigations have suggested that some species of *Paliavana* could be in transitional pollination systems and floral traits might be associated with different groups of pollinators, like hummingbirds, large bees and bats. *Paliavana tenuiflora* Mansf. (Gesneriaceae: Sinningeae) is related with heights and rocky outcrops fields (campos rupestres). This species exhibits many floral traits related with pollination syndromes by these animals groups. Hence, the main object of this study was investigate the importance of them as pollinator for that species, in rocky outcrops fields, Chapada Diamantina, Mucugê, Bahia, Brazil. Information about floral morphology and pollination biology was taken, and the self compatibility of the flowers was tested. The floral visitors have been collected and their efficient was investigated. Linear regression and ANOVA one-way ( $\alpha = 0.05$ ) were used to analyze data. *Paliavana tenuiflora* shows intermediated floral traits between hummingbirds and bees pollination systems. Among its floral visitors large bees, mainly *Bombus brevivillus*, are the most important and efficient pollinators. The hummingbird *Phaethornis pretrei* might be considered occasional pollinator. Bats were not observed in the flowers of *P. tenuiflora* even though their occurrence in the study sites. Our results show that *P. tenuiflora* although has a transitional pollination syndrome where different pollinators species could contribute equally for the reproductive success of the plant, diurnal large bees are the effective pollinators of this species in the study area. Therefore the pollination system of *P. tenuiflora* could be dislocated from a more generalized system for a system which melitophily is predominant. Another possibility is that the environmental and climatic pressures may be more critical for the pollination system of *P. tenuiflora* than its floral traits.

Key-words: Gesneriaceae, *Paliavana tenuiflora*, pollination, transitional syndromes, melitophily, ornithophily, rocky outcrops, Bahia, Brazil.

## Resumo

Investigações recentes baseadas nas características florais sugerem que algumas espécies do gênero *Paliavana* podem estar em uma condição intermediária entre diferentes síndromes de polinização, com características florais associadas a amplo espectro de visitantes, como beija-flores, abelhas e morcegos. *Paliavana tenuiflora* Mansf. (Gesneriaceae: Sinningeae) está associada a áreas de altitude, campos rupestres e exibe diversas características associadas à polinização por estes grupos. Assim o objetivo deste estudo é investigar a importância dos visitantes florais, para a polinização dessa espécie, em áreas de campos rupestres na Chapada Diamantina, Mucugê, Bahia, Brasil. Informações sobre morfologia floral e biologia da polinização foram registradas e a autocompatibilidade do sistema reprodutivo foi testada. Os visitantes florais foram coletados e a sua eficiência foi investigada. Para análise dos dados utilizou-se o teste de regressão linear e ANOVA (*one-way*),  $\alpha = 0,05$ . *Paliavana tenuiflora* apresenta características intermediárias entre polinização por abelhas grandes e beija-flores. Dentre os visitantes, as abelhas grandes, principalmente *Bombus brevivillus* são os polinizadores eficientes e o beija-flor *Phaethornis pretrei* é o polinizador ocasional. Morcegos não foram observados visitando as flores, apesar de terem sido observados na área de estudo. Nossos resultados revelam que *P. tenuiflora* apesar de ter um sistema intermediário de polinização onde diferentes espécies podem contribuir igualmente para o sucesso reprodutivo, são efetivamente polinizadas por abelhas grandes e diurnas. Assim, o sistema de polinização em *P. tenuiflora* pode estar sendo deslocado de um sistema mais generalista e plástico para um sistema onde predomina a melitofilia. Outra possibilidade é que as pressões exercidas pelas condições ambientais podem estar sendo mais determinantes para o sistema de polinização de *P. tenuiflora* do que os atributos morfológicos de suas flores.

Palavras-chave: Gesneriaceae, *Paliavana tenuiflora*, Polinização, Síndromes intermediárias, melitofilia, ornitofilia, campo rupestre, Bahia, Brasil.

## Introdução

O valor adaptativo das características florais em relação aos agentes polinizadores é um dos temas mais debatidos entre pesquisadores que buscam compreender a evolução das angiospermas (Stebbins 1970; Faegri & Van der Pijl 1979; Bawa 1990; Herrera 1996; Proctor *et al.* 1996; Waser *et al.* 1996; Fenster *et al.* 2004). O fato de haver evidências de que as interações planta-polinizador resultam no surgimento de diversas adaptações florais associadas aos agentes envolvidos na polinização, as diferenças florais entre espécies têm sido, então, tratadas como adaptações para a comunidade de polinizadores (Stebbins 1970; Faegri & Van der Pijl 1979; Proctor *et al.* 1996; Barrett 1998; Fenster *et al.* 2004).

Segundo a abordagem adaptacionista (ou programação adaptacionista), as plantas que dependem dos polinizadores para sua reprodução evoluíram com estes por meio de uma seleção direcional para um complexo de fenótipos que garantem o sucesso reprodutivo. Entretanto esta visão mais rígida sobre a evolução dos grupos vem sendo discutida (Gould & Levontim 1978; Stebbins 1970; Galliot *et al.* 2006).

O conjunto dessas características que inclui a forma geral da flor, morfologia do gineceu e das anteras, odor, cores, tempo de antese, momento de deiscência das anteras, fornecimento de substâncias atrativas como o néctar, arranjo das flores e sua posição na planta, as quais freqüentemente se relacionam à forma e ao comportamento do agente polinizador, é chamado de “síndrome de polinização” (Faegri & Van Der Pijl 1979; Proctor *et al.* 1996).

Entretanto as relações entre plantas e visitantes florais tendem a ser mais generalistas (Herrera 1996; Waser *et al.* 1996; Johnson & Steiner, 2000; Viana & Kleinert 2006). Mesmo as espécies que exibem relações bastante especializadas, apresentam modificações no seu sistema de polinização associadas às condições limitantes para a polinização, como variações ambientais extremas ou limitação de polinizadores, que podem ser chave na evolução e manutenção de fenótipos especializados (Perez *et al.* 2006; Rivera-Marcand & Ackerman 2006).

Assim, várias hipóteses que visam examinar a realidade das síndromes de polinização, como resultado de processo evolutivo em resposta à pressão seletiva dos polinizadores (Johnson & Steiner 2000) vêm sendo testadas (Herrera 1996; Proctor *et al.* 1996; Waser *et al.* 1996; Fenster *et al.* 2004).

A despeito da origem evolutiva das interações, e, por conseguinte, do papel do polinizador na seleção dessas síndromes de polinização, essas se constituem em bons indicadores das relações entre plantas e polinizadores e dos sistemas de polinização das espécies vegetais (Dicks *et al.* 2002; Herrera 1996; Waser *et al.* 1996; Fenster *et al.* 2004; Machado & Lopes 2004).

Alguns estudos têm revelado que as espécies tanto vegetais quanto animais se agrupam em compartimentos de acordo com as características florais e com as habilidades dos grupos em explorar esses recursos (Memmott 1999; Corbet 2000; Dicks *et al.* 2002). As interações entre angiospermas e seus polinizadores potenciais podem apresentar tais compartimentos, devido à tendência de plantas zoofílicas estarem associadas a diversos tipos particulares de visitantes florais (Dicks *et al.* 2002).

Nesse caso, o conceito de síndromes de polinização pode ser utilizado em estudos como preditor do espectro dos visitantes e/ou de potenciais polinizadores das espécies investigadas (Waser *et al.* 1996; Johnson & Steiner, 2000; Machado & Lopes 2004).

O gênero *Paliavana* Vandelli (Gesneriaceae, Tribo Sinningeae) ocorre em campos rupestres em regiões de altitude no sudeste e nordeste do Brasil (Giulietti & Pirani 1988; Chautems *et al.* 2000). Esse gênero inclui seis espécies e é representado principalmente por arbustos e pequenas árvores (Chautems & Weber 1999; Araújo *et al.* 2005). As espécies desse gênero podem apresentar as síndromes de melitofilia (principalmente relacionadas a abelhas grandes), ornitofilia ou quiropterofilia (Wiehler 1983; Smith *et al.* 1997; Perret *et al.* 2001, 2003; Zimmer *et al.* 2002). Essas espécies apresentam flores bem diversificadas quanto a forma, a cor e a composição de açúcares no néctar, essas características podem estar associadas aos diferentes grupos de polinizadores, tais como abelhas, beija-flores e morcegos (Wiehler 1983; Perret *et al.* 2001; Sanmartin-Gajardo & Sazima 2005). Investigações recentes baseadas nas características florais sugerem que algumas espécies do gênero *Paliavana* podem estar em uma condição intermediária entre diferentes síndromes de polinização, com características florais associadas a amplo espectro de visitantes (Sanmartin-Gajardo & Sazima 2005).

Sistemas de polinização intermediários parecem ser relativamente freqüentes durante a evolução das angiospermas (Sanmartin-Gajardo & Sazima 2005; Ackermann & Weigend 2006). Nestes, as mudanças das características florais associadas a um polinizador especializado ou a outro

podem ser designadas via um estágio intermediário, durante o qual, ambos os vetores são capazes de polinizar as flores (Stebbins 1970; Muchala 2003).

A polinização por morcegos é uma das mais especializadas e recentes adaptações das flores a vetores de pólen, este sistema evoluiu secundariamente de adaptações para grandes visitantes florais, como aves, abelhas grandes e mariposas (Stebbins 1970). Em geral, as flores abrem ao anoitecer, são grandes e robustas, e apresentam coloração esbranquiçada, púrpura ou esverdeada, produzem odor e grandes quantidades de néctar e pólen (Faegri & Van der Pijl 1979; Bawa 1990; Proctor *et al.* 1996; Sazima *et al.* 1999). Há poucas informações acerca da biologia da polinização e visitantes florais para espécies quiropterofílicas na tribo Sinnungieae (Sanmartin-Gajardo & Sazima 2005).

A síndrome de polinização por beija-flores está associada a arbustos, ervas e lianas, com flores campanulares ou tubulares, principalmente, vermelhas e/ou alaranjadas, com alta produção de néctar. Estas espécies geralmente exibem floração anual, com antese diurna e abertura de poucas flores por inflorescência (Buzato *et al.* 2000; Freitas *et al.* 2006).

As flores melitófilas apresentam antese diurna e longa duração da flor, características morfológicas e cores diversas, a maioria pequena, tubular, pouco conspícua e formando inflorescências compactas, principalmente de cor lilás com guias de néctar e absorção de luz ultravioleta, oferecem como principal recompensa néctar e exibem presença de osmóforos (Faegri & Van der Pijl 1979; Bawa 1990; Proctor *et al.* 1996; Viana *et al.* 2006).

*Paliavana tenuiflora* Mansf., é uma espécie associada, principalmente as áreas de altitude e afloramentos rochosos e a sua distribuição é restrita ao nordeste e sudeste do Brasil (Chautems & Weber 1999; Araújo *et al.* 2005, Perret *et al.* 2006, 2007). As flores dessa espécie ilustram o sistema de polinização intermediário, por possuírem características associadas tanto à melitofilia, quanto à ornitofilia e à quiropterofilia (Perret *et al.* 2001, 2003). Nesse caso, qualquer um desses grupos de visitantes pode ser importante para o sucesso reprodutivo dessa espécie (Stebbins 1970). Essa importância pode variar conforme a disponibilidade e a eficiência de cada grupo de visitantes no ambiente em questão (Stebbins 1970; Kevan 1972). Assim, é possível que *P. tenuiflora* esteja beneficiando-se dessas características intermediárias para otimizar o seu sucesso reprodutivo em locais onde as condições ambientais desfavoráveis tornem a oferta dos “serviços” de polinização imprevisíveis.

Nesse contexto, essa espécie se constitui um bom exemplo para avaliarmos o papel das síndromes como guias na determinação da estrutura dos sistemas planta-polinizador e o papel dos visitantes florais como polinizadores efetivos. Com essa finalidade, nesse estudo foram examinados os diversos aspectos da morfologia, da biologia floral e dos sistemas de polinização que permitiram a discussão da funcionalidade das características florais intermediárias e das síndromes de polinização e suas implicações ecológicas.

## **Materiais & Métodos**

### **1. Área de Estudo**

O trabalho foi desenvolvido na “Trilha da Sandália Bordada” no Parque Municipal de Mucugê, área do Projeto Sempre Viva, situada a quatro quilômetros da cidade de Mucugê, na Chapada Diamantina, Bahia, Brasil (12°59'S e 41°21'W, 975 m altitude) (Fig. 1).

Região caracterizada por uma vegetação de campos rupestres sobre rochas calcárias, com elevações maiores que 800 metros, acima do nível do mar (Fig. 2). A precipitação anual em Mucugê está em torno de 1138 mm e as médias anuais de temperatura variam entre 22 e 25°C, com médias mínimas por volta de 15°C (Funch *et al.* 2002; Conceição 2003; Costa *et al.* 2007).

O presente estudo desenvolveu-se entre março e maio de 2007 e 2008, correspondente ao período de floração de *P. tenuiflora* na região (Projeto Sempre Viva, dados não publicados). Durante o qual as médias de precipitação foram 93,3mm em 2007 e 103,8mm em 2008, e as médias de temperatura máximas e mínimas foram 25,9°C-17, 2° em 2007 e 26,6°C-17,8°C em 2008 (Estação Meteorológica Projeto Sempre Viva).

### **2. Procedimentos Metodológicos**

Todos os procedimentos foram baseados em Dafni *et al.* (2005). Sendo que em alguns casos foram utilizados métodos específicos, ou modificados, cujas fontes são mencionadas nos itens abaixo.

## **A) Atrativos e Biologia Floral**

Em 30 flores de 15 diferentes indivíduos de *P. tenuiflora* foram registradas informações, baseadas em observação direta, sobre morfologia floral, cor da corola, odor das flores, período de antese e fenofases floral.

O comprimento da corola foi medido, utilizando-se régua milimetrada em flores recém abertas. Ramos com flores foram coletados e depositados no Herbário HALCB – da Universidade Federal da Bahia – UFBA.

A presença de osmóforos (tecido floral glandular onde odores são produzidos e concentrados) na flor foi determinada pela aplicação do corante vermelho neutro a 1%. Nesse procedimento, conforme Varassin *et al.* (2001), as flores foram mergulhadas no corante por 48 horas, em seguida foram observadas sob estereomicroscópio. A produção de odores florais foi verificada deixando-se todos os verticilos da flor em diferentes potes tampados, um para cada verticilo, por 30 minutos, em seguida os potes foram abertos e o odor produzido pelos diferentes verticilos foi sentido por voluntários.

A presença de guias de néctar foi identificada pela observação da presença de refletância da luz ultravioleta (UV) na corola, medida em uma escala de cinza, segundo método de fotografia com filtros U.V. proposto por Kevan *et al.* (1973) e descrito em Dafni *et al.* (2005).

O sistema sexual foi observado e descrito de acordo com a posição e funcionalidade das estruturas reprodutivas nas flores de *P. tenuiflora* durante todo o tempo de vida das flores, desde a antese até a senescência (Kearns & Inouye 1993).

## **B) Funcionalidade dos Órgãos Sexuais**

Para testar a receptividade estigmática foi utilizado o peróxido de hidrogênio ( $H_2O_2$ ), em 30 flores, observando-se a reação da peroxidase. As flores foram ensacadas com sacos de *voil* ainda em fase de botão floral, e seus estigmas foram testados durante o período de 24 horas, a partir da antese, sendo que de uma a três flores, de diferentes plantas, foram analisadas a cada hora. A reação da peroxidase nos estigmas foi categorizada a partir da formação de bolhas. Assim, os estigmas foram classificados como receptivos ou não receptivos.

A viabilidade polínica foi examinada com o uso do corante vermelho neutro a 1%. Na pré-antese 30 flores foram ensacadas. Após a antese as anteras foram removidas cuidadosamente dessas flores e acondicionadas em recipientes individuais contendo o corante. As anteras permaneceram de 24 a 48 horas no corante. A partir desse período as anteras foram maceradas em lâminas com gelatina glicerinada e foram observadas com auxílio de microscópio óptico, para verificar a porcentagem de grãos corados. Os grãos de pólen corados indicam que esses estão viáveis à reprodução, dada a presença de citoplasma (Kearns & Inouye 1993). Para estimar a viabilidade polínica neste período, as anteras foram removidas de uma flor diferente a cada hora.

## **C) Recompensas Florais**

A produção de néctar nas flores foi verificada pelas medidas do volume, da concentração e do conteúdo de açúcar. Para a medida do volume, o néctar foi removido das flores utilizando-se microcapilares de dez microlitros (10 $\mu$ l),

não graduados. Cada amostra de néctar foi coletada com um microcapilar diferente, para evitar contaminação entre amostras (Kearns & Inouye 1993). Foram utilizadas entre uma e três flores de diferentes plantas a cada hora. Cada flor foi cuidadosamente removida da planta, para facilitar a retirada do néctar.

O cálculo da medida do volume de néctar foi feito a partir da altura da coluna de néctar dentro do microcapilar, logo após a coleta. Este foi calculado a partir da coluna formada pelo néctar no microcapilar e de um volume conhecido de água destilada e da sua altura no microcapilar.

Para acompanhar a produção de néctar durante o período de vida da flor, a remoção do néctar foi seqüencial a cada hora durante todo o período de duração das flores, cerca de seis dias ou 144 horas, em 32 flores de 16 plantas diferentes. Todas as flores testadas foram ensacadas na pré-antese, para evitar o efeito da retirada do néctar por visitantes florais. Para evitar ainda o efeito de retiradas anteriores foram utilizadas pelo menos de uma a três flores de diferentes plantas para cada hora.

Para medir a concentração de açúcares utilizou-se refratômetro de mão (Sugar/Brix w/ ATC 300010). Esta medida é feita em relação à grama de soluto por 100 gramas de solução (g soluto/100g solução).

O conteúdo de açúcar em miligramas (mg) no néctar, isto é, a estimativa de energia presente em um dado volume de néctar, foi calculado com base no volume e na concentração de açúcares medidos (ver pág. 278, tabela 5.6 em Dafni *et al.* 2005). Vale destacar que a mensuração desse parâmetro é importante por representar a medida mais realística da disponibilidade de

energia alocada pela flor para atrair os seus visitantes florais. O conteúdo de açúcar no néctar é uma variável limitante que influencia a escolha das fontes florais preferenciais e a atividade de forrageio dos visitantes (Corbet 2003).

A reposição natural do néctar também foi verificada medindo-se o efeito da remoção seqüencial deste, em nove flores de três diferentes plantas. Para isso foram realizadas coletas sucessivas a cada duas horas, desde 07h até às 16h, em nove flores de três diferentes plantas, ensacadas antes da antese. Após a antese, as flores foram abertas e todo o néctar produzido em cada uma dessas flores foi retirado cuidadosamente, evitando-se contato com o tecido floral e os nectários, e o volume e a concentração foram medidos, e o conteúdo de açúcares foi calculado. Logo em seguida as flores foram novamente ensacadas. Esse procedimento foi repetido nas mesmas flores a cada duas horas (Hernández-Conrique & Ornelas 2007).

#### **D) Sistema de Polinização**

Para testar o sistema de polinização em *P. tenuiflora* foram conduzidos experimentos usando-se flores, previamente ensacadas na pré-antese, em perfeito estado de conservação. Para cada experimento foi adotado um procedimento específico (Dafni *et al.* 2005). Os experimentos foram divididos em quatro tratamentos quais sejam: Controle (flores abertas aos visitantes), Autopolinização Espontânea, Autopolinização Manual e Polinização Cruzada Manual (xenogamia), onde pelo menos 20 flores, de uma a três por planta, em 16 plantas diferentes, foram utilizadas como réplicas de cada um dos tratamentos. Com exceção do controle, todas as flores dos tratamentos foram mantidas ensacadas, durante todo o período do experimento, para evitar a

presença de visitantes. Os resultados dos experimentos foram avaliados com base no número de sementes produzidas em cada um dos tratamentos (Rivera-Marchand & Ackerman 2006; Costa *et al.* 2007). Os experimentos foram realizados conforme a seguinte descrição:

#### **D.1) Autopolinização Espontânea**

Ensacamento das flores em pré-antese (n = 20), para verificar a formação de frutos e sementes sem a participação de um agente externo para transferência de pólen.

#### **D.2) Autopolinização Manual (Autogamia)**

Transferência manual do pólen da antera de uma flor para o seu próprio estigma, 24 horas após a antese, período em que os estigmas estavam receptivos (n = 20).

#### **D.3) Polinização Cruzada Manual (Xenogamia)**

Transferência manual do pólen da antera de uma flor para o estigma de flores de plantas diferentes, 24 horas após a antese (n = 24), período em que os estigmas estavam receptivos. Das flores doadoras de pólen, previamente ensacadas, foram retiradas as anteras logo após a antese floral (pólen 100 % viável), Os grãos de pólen foram transferidos para os estigmas receptivos de flores de outros indivíduos distantes entre si pelo menos 500 metros.

#### **D.4) Controle (Polinização Natural)**

Flores em pré-antese foram marcadas com fitas coloridas e após a abertura foram deixadas livres à visitação (n = 22).

## **E) Visitantes Florais**

### **E.1) Observação nas Flores**

As observações nas flores foram realizadas durante três dias, por um período diário de 20 horas (entre 05h30 a 01h30 do dia seguinte), por três observadores em diferentes plantas da população, totalizando 180 horas (60 horas por observador). Foram observadas 15 flores em nove plantas diferentes. Flores em pré-antese foram marcadas para garantir que todas as flores observadas tinham idades similares e as mesmas condições morfológicas e de produção de recursos.

Foram registrados o período, a frequência e a duração das visitas, assim como o número de visitantes, e flores visitadas e o comportamento destes nas flores, sua permanência na flor e na planta e a interação entre indivíduos da mesma espécie ou de espécies diferentes. Os beija-flores, visitantes florais observados durante esse período, foram filmados para posterior identificação (Oliveira 1999).

### **E.2) Coleta das Abelhas Visitantes Florais**

Os visitantes florais de *P. tenuiflora* foram coletados, para identificação e análise das abundâncias e riqueza. As coletas foram realizadas por dois coletores, durante cinco dias consecutivos, das 06h às 17h30, totalizando 113 horas de coleta ativa (56,5 horas por coletor). Os coletores selecionaram arbitrária e aleatoriamente seis indivíduos de *P. tenuiflora* em diferentes áreas da população a cada dia de coleta, totalizando 60 indivíduos. As abelhas foram capturadas com o auxílio de redes entomológicas ou potes com tampa posicionados na abertura da corola (Sakagami *et al.* 1967). Todas as abelhas

foram sacrificadas em câmaras mortíferas contendo Acetato de Etila ( $\text{CH}_3\text{CO}_2\cdot\text{C}_2\text{H}_5$ ) (Viana & Kleinert 2005).

As abelhas capturadas foram etiquetadas, congeladas e levadas para o Laboratório de Biologia e Ecologia de Abelhas (LABEA – UFBA). No LABEA - UFBA, todas foram montadas, secas em estufa (Fanem LTDA 002 CB) a 40°C por 24h. Após a secagem foram identificadas por comparação com material previamente identificado e quando necessário com a ajuda de especialistas e com o auxílio de estereomicroscópio (Zeiss Stemi DV4). Após a identificação os insetos foram preparados para deposição na coleção científica de Hymenoptera, do Museu de Zoologia da UFBA – MUZUFBA.

### **E.3) Eficiência das Abelhas Visitantes**

A eficiência dos visitantes florais, avaliada pelo sucesso da visita na formação de frutos e sementes, após uma, duas ou três visitas, também foi investigada. Para evitar o efeito da remoção dos visitantes, em decorrência da coleta desses nas flores, essas investigações foram realizadas em áreas diferentes e distantes pelo menos 500 metros das áreas de coleta.

As plantas foram selecionadas aleatoriamente dentro da população, cada flor investigada foi previamente ensacada, ainda em pré-antese. As flores foram desensacadas e observadas diretamente até que algum animal a visitasse. As abelhas grandes, como por exemplo, *Bombus brevivillus* e *Eulaema nigrita*, foram observadas como um grupo de visitantes, sem especificar a espécie durante as observações. Os critérios de classificação do tamanho das abelhas foram baseados em Viana e Kleinert (2005), onde as

abelhas foram separadas em pequenas (por exemplo, *Trigona spinipes* e *Frieseomelitta francoi*) e grandes (por exemplo, *B. brevivillus* e *E. nigrita*).

Foram utilizadas 14 flores para cada tratamento (uma, duas e três visitas) e para o controle (polinização natural), em pelo menos 24 plantas diferentes. Após as visitas as flores foram novamente ensacadas até a formação de frutos.

#### **E.4) Exclusão de Visitantes Noturnos e Diurnos**

Para avaliar a importância relativa dos visitantes diurnos e noturnos separadamente, para a polinização de *P. tenuiflora* (Giménez-Benavides *et al.* 2007), foram selecionadas aleatoriamente sete plantas, nas quais flores em pré-antese foram ensacadas. Pelo menos uma flor de cada planta foi aberta à visita no período de 05h30 a 17h30, enquanto outra flor foi deixada aberta no período de 17h30 a 05h30 e uma terceira flor foi deixada aberta para polinização natural, como controle, durante os dois turnos.

Ao todo foram testadas 14 flores para exclusão de visitantes diurnos, 14 flores para exclusão de visitantes noturnos e 14 flores como controle. As flores foram deixadas abertas durante os períodos supracitados por três vezes, isto é, cada flor foi deixada aberta durante o período do dia referente ao experimento daquela flor (exclusão noturna ou diurna) por três dias, já que as flores duram até mais de três dias e o estigma permanece receptivo e o pólen viável durante todo o período de duração da flor. As flores foram novamente ensacadas ao final do período diário. Após os três dias de experimento todas as flores foram ensacadas até a formação dos frutos, com exceção do controle (Giménez-Benavides *et al.* 2007).

As flores do controle foram marcadas com fitas e deixadas abertas durante todo o experimento, até a formação dos frutos. As sementes formadas nos frutos resultantes desse experimento foram contabilizadas para verificar a diferença de eficiência de visitantes diurnos e noturnos para a reprodução dessa espécie.

#### **F) Análise de Dados**

Para analisar os padrões de produção de néctar (volume, concentração e conteúdo de açúcares) e as relações entre estes dados e a hora do dia foi realizado teste de regressão linear múltipla. E para verificar a relação entre concentração e volume do néctar foi realizado um teste de regressão linear simples (Quinn & Keough 2002).

O Teste de análise de variância (ANOVA *one-way*) foi utilizado para analisar o efeito dos diferentes experimentos de polinização na formação de sementes de *P. tenuiflora*. Para padronizar a análise, a ANOVA foi calculada a partir dos dados de sementes produzidas em seis frutos formados para cada tratamento, já que esse foi o total de frutos formados no tratamento de Polinização Cruzada Manual. Os seis frutos resultantes dos experimentos de Autopolinização Manual e Controle, utilizados na análise, foram sorteados aleatoriamente dentre o total de frutos formados, e tiveram suas sementes contadas (Shaw & Mitchell-Olds 1993; Underwood 1997).

A ANOVA (*one-way*) também foi aplicada para verificar o efeito da diferença no número de visitas realizadas na formação de sementes de *P. tenuiflora*. E para verificar a diferença na produção de sementes dos frutos resultantes dos tratamentos de exclusão de visitantes noturnos e diurnos.

Nesses também houve padronização dos dados de frutos produzidos (Underwood 1997; Quinn & Keough 2002).

Os dados foram testados quanto à linearidade, homogeneidade de variâncias e normalidade. Utilizou-se confiabilidade de 95% ( $\alpha = 0,05$ ) (Quinn & Keough 2002). As análises foram realizadas através do programa *GraphPad InStat*© 3.0 for Windows.

## Resultados

*Paliavana tenuiflora* é um arbusto perene com 1–3 m de altura, com folhas simples, pecioladas, pilosas, elípticas com borda serrada e discolor. Esta espécie apresenta inflorescências simples, terminais, unifloras, com flores robustas, axilares, bem expostas e acessíveis aos visitantes florais (Fig. 3). Em Mucugê, *P. tenuiflora* apresenta floração com pico de produção de flores entre março e maio.

### A) Atrativos e Biologia Floral

*Paliavana tenuiflora* abre entre uma e três flores por planta, por dia. As flores são monoclinas, campanulares, pendentes, de cor violeta azulada, com pontos e manchas púrpuro-marrons dentro e fora da corola. Não foi detectada refletância à luz ultravioleta nas flores e nem a presença de guias de néctar UV (Fig. 4).

A corola é zigomorfa, com cinco lacíneas (Fig. 5). O cálice é fundido, com cinco sépalas verdes e persistentes no fruto. O comprimento médio da corola é de 71,31 mm (d.p.  $\pm$  4,05 mm, mín = 60 e máx = 80 mm, n = 32).

A flor possui estames sinanteros, didínamos fundidos pelas anteras, com quatro anteras com deiscência longitudinal, introrsas, biteca (Fig. 6). O ovário é súpero, gamocarpelar, pluricarpelar, plurilocular, com muitos óvulos e placentação axial. O estigma é indiviso, terminal, com superfície papilada e úmida (Fig. 7).

*Paliavana tenuiflora* produz frutos secos, polispérmicos, deiscentes, do tipo cápsula septicida (Fig. 8). As sementes são pequenas, com cerca de 2 mm

a 3 mm de comprimento, e numerosas com média de 3808,85 sementes por fruto (d.p.  $\pm$  964,96, mín = 2480 e máx = 5470, n = 7).

Nenhum odor foi percebido nos diferentes verticilos florais e não foram identificados osmóforos nas flores. Também não foram identificados guias de néctar UV.

As flores iniciam a antese com a abertura das duas lacíneas laterais, seguidas pelas duas superiores, e finalmente da inferior (Fig. 9). A antese iniciou às 11h da manhã, com duração de 18 a 20 horas. A abertura completa das flores ocorreu por volta das 06h da manhã do dia seguinte. De uma a três flores por planta abrem-se de cada vez.

*Paliavana tenuiflora* produziu cerca de uma a três flores por planta a cada dia. As flores tiveram duração de cerca de seis dias, quando ocorre a abscisão da flor caso não haja polinização, se houver polinização há a abscisão da corola e o gineceu e o cálice permanecem aderidos à planta até a formação dos frutos. Durante todo este período o pólen está viável, o estigma se mantém receptivo e há produção de néctar.

As flores de *P. tenuiflora* mostram uma marcada hercogamia e dicogamia, com a separação espacial e temporal dos seus órgãos sexuais. Neste caso esta separação é caracterizada como protandria, já que o androceu inicia seu desenvolvimento e amadurecimento antes do gineceu.

### **B) Funcionalidade dos órgãos sexuais**

Logo após o início da antese o estigma, pouco receptivo, começa a se desenvolver em direção a abertura da corola. Este crescimento parece ser mais rápido nas primeiras 24 horas após a abertura floral, a partir das 48 horas

o crescimento diminui e o estigma mantém seu comprimento máximo até a senescência da flor. O comprimento médio do estigma é 23,74 mm (d.p.  $\pm$  3,05 mm), mínimo 18 mm, na pré-antese, e máximo de 31 mm, três dias após a abertura floral (n = 27).

Até as primeiras 24 horas de duração da flor o estigma está localizado atrás das anteras, possivelmente inacessível aos visitantes florais. Após as primeiras 24 horas o estigma ultrapassa o comprimento das anteras, caracterizando a fase feminina da flor, embora esteja receptivo desde a abertura floral.

As anteras de *P. tenuiflora*, com deiscência longitudinal, na pré-antese estão dispostas na região anterior interna da corola. Os grãos de pólen são liberados desde o início da antese mostrando-se completamente viáveis ao longo de toda a vida da flor, e em todas as horas do dia.

A fase masculina da flor se caracteriza pela liberação do pólen viável logo após a antese, segue até o segundo dia de duração da flor, quando quase todo o pólen produzido já foi removido pelos visitantes florais, estes removem o pólen diretamente das anteras, quando o mesmo é liberado, ou forçam a abertura dos botões florais e/ou abrem buracos na corola em busca deste.

### **C) Recompensas florais**

O néctar é a principal recompensa floral de *P. tenuiflora*. Não se observou a produção de outras recompensas florais, como óleos e resinas. O pólen disponibilizado pela flor foi coletado apenas por roubadores florais.

O néctar é produzido por cinco glândulas em volta do ovário, e este se acumula na base do tubo floral (Fig. 10). Os nectários continuam aderidos à flor mesmo depois da abscisão da corola.

As flores dessa espécie produzem grande quantidade de néctar, durante todo o período de duração dessas (Fig. 11). Após a antese, o montante de néctar produzido é baixo, e este vai aumentando com o passar do tempo. O volume médio de néctar foi 15,44  $\mu\text{L}$  (d.p.  $\pm 16,33 \mu\text{L}$ , mín = 0,00  $\mu\text{L}$  e máx = 71,19  $\mu\text{L}$ , n = 32) e a média da concentração de açúcar foi de 22,68% (d.p.  $\pm 10,15\%$ , mín = 0,00% e máx = 32%, n = 32). O conteúdo médio de açúcar contido no néctar calculado foi de 4,9681 mg/ $\mu\text{L}$  (d.p.  $\pm 5,9661 \text{ mg}/\mu\text{L}$ , mín = 0,00 mg/ $\mu\text{L}$  e máx = 25,7707 mg/ $\mu\text{L}$ , n = 32).

A produção do néctar é constante durante a vida da flor, com picos de volume, concentração e conteúdo de açúcares ao longo dos dias, até o quarto dia após a antese (cerca de 100 horas), seguido por um período de queda na produção ou de uma possível reabsorção, a partir do quinto e sexto dia de flor aberta (entre 120 e 144 horas) (Fig. 12).

As variações da concentração, volume e conteúdo de açúcar do néctar não estão relacionadas ao horário do dia ( $P = 0.5877$ ,  $R^2 = 0.0654$ ,  $F = 0.6531$ ). Contudo há um maior pico de produção de néctar entre 07h e 11h. Entretanto a concentração de açúcar varia com o volume do néctar ( $P < 0.0001$ ,  $R^2 = 0.9872$ ,  $F = 1120.2693$ ), indicando que o teor de açúcar se mantém constante.

A flor continua a produção de néctar quando este é removido. Esta reposição começa a ocorrer logo após a retirada do néctar, mas parece ser mais evidente a partir de duas horas. A retomada da produção é acompanhada

pela reposição do volume, da concentração e da manutenção do conteúdo de açúcares do néctar (Fig. 13).

#### **D) Sistema de polinização**

Os resultados dos testes de polinização são apresentados na Tab. 1 e Fig. 14. A espécie *P. tenuiflora* se mostrou autocompatível, na área de estudo. Porém, parece que a formação de frutos só é possível com a participação de um vetor de pólen, já que das 20 flores testadas no tratamento de autopolinização espontânea, nenhuma formou fruto.

Os resultados do teste de análise de variância ( $P = 0,0023$ ;  $F = 6,680$ ) revelam que há diferença significativa entre autopolinização espontânea e os demais tratamentos, entretanto não foi verificada diferença significativa em relação ao número de sementes produzidas nos frutos oriundos da autopolinização manual, da polinização cruzada manual e do controle. Apesar da média de sementes produzidas nos frutos resultantes de autopolinização manual ter sido menor do que as médias de sementes dos frutos de polinização cruzada manual e do controle.

#### **E) Visitantes Florais**

##### **E.1) Observação dos visitantes florais**

Foram observados diversos grupos de visitantes florais em *P. tenuiflora*, incluindo abelhas, formigas e vespas (Hymenoptera), besouros (Coleoptera), beija-flores (Trochilidae) e aranhas (Araneae). As abelhas pequenas (*Trigona spinipes* e *Frieseomelitta francoi*), as vespas, os besouros, as formigas e uma espécie de beija-flores são considerados roubadores ou pilhadores de recursos florais, já que estes não tocam as partes reprodutivas das flores durante suas

visitas. Já as aranhas, observadas dentro e fora da corola, parecem estar na flor esperando presas.

Dentre os visitantes florais as abelhas grandes (por exemplo, *Bombus brevivillus*, *Eufriesea nigroirita* e *Eulaema nigrita*) foram os mais freqüentes de *P. tenuiflora*, seguidos pelas abelhas pequenas *T. spinipes* (irapuás) e *F. francoi* (Meliponinae). Os visitantes menos freqüentes observados em flores de *P. tenuiflora* foram os beija-flores *Chlorostilbon aureoventris* (Trochilinae) e *Phaethornis pretrei* (Phaethornithinae). As abelhas grandes foram observadas coletando néctar nas flores, com maior freqüência no início da manhã entre 06h e 11h, entretanto essas visitas foram contínuas, mas com menor freqüência durante todo o dia até as 17h30. Essas abelhas voam até a entrada da flor, onde pousam nas pétalas e entram nas flores rastejando até o fundo do tubo floral, coletando o néctar acumulado neste local e tocando as estruturas reprodutivas, estigma e anteras da flor, com a região dorsal do corpo (Fig. 15).

Abelhas da espécie *T. spinipes* foram observadas cortando as peças florais (Fig. 16), incluindo anteras e 0pétalas. As visitas foram rápidas entre três e dez segundos, geralmente em grupos de dois a cinco indivíduos. Essas realizam vôos de reconhecimento, várias vezes ao redor das flores, antes de pousarem, geralmente na região externa da corola. As visitas dessas abelhas ocorreram durante todo o período do dia, mas com maior freqüência no período matutino.

A espécie *F. francoi* foi observada visitando as flores para coletar gotas de néctar escorrido dos nectários e depositado nas pétalas na abertura da corola, estas raramente entraram na flor (Fig. 17 - A). As visitas duraram de

três e cinco segundos a vários minutos, durante todo o dia. Outras abelhas da mesma espécie visitaram as flores em busca de pólen. As visitas para coleta de pólen foram mais rápidas, durando cerca de 10 a 15 segundos, e raras, as abelhas voaram em volta da flor várias vezes antes de entrarem no tubo floral, onde seguiram direto para as anteras em busca do pólen. Durante este processo as abelhas não contataram o estigma da flor (Fig. 17 - B).

As duas espécies de beija-flores observados visitando as flores, *C. aureoventris* e *P. pretrei* tiveram comportamentos distintos nessas visitas. O tempo de visitação desses beija-flores variou entre um e quatro segundos, e as visitas foram eventuais e ocorreram em todos os períodos do dia. A espécie *P. pretrei* foi observada visitando todas as flores abertas em uma mesma planta, esse beija-flor pairou em frente às flores e introduziu o bico no tubo floral, em busca do néctar no fundo desse tubo. Em algumas visitas essa ave adotou uma posição invertida em relação à flor, visitando com o ventre voltado para cima e o bico tocando a região inferior do tubo floral. A espécie *C. aureoventris* visitou as flores de forma ilícita, perfurando a base da corola (Fig. 18), por onde introduziu o bico em busca de néctar. Os besouros, assim como *T. spinipes* visitaram as flores em busca de partes florais e pólen (Fig. 19). As formigas e vespas foram observadas principalmente fora da flor, em busca de néctar, mesmo após a queda das pétalas, no que sobrou dos nectários.

As aranhas foram observadas dentro e fora da corola em posição de captura de presas. Esse comportamento foi observado quando aranhas, dentro da corola atacaram visitantes florais, principalmente abelhas pequenas (Fig. 20). Esse comportamento não foi observado em relação às abelhas grandes.

Apesar de terem sido observados voando em torno das flores, os morcegos não fizeram contato com as mesmas. Durante todo o período de observação nenhum visitante noturno foi observado em visita às flores.

### **E.2) Coleta das Abelhas visitantes florais**

O período de coleta foi definido a partir dos dados de observação de visitantes florais. Dentre os visitantes florais de *P. tenuiflora*, observados, as abelhas foram os predominantes e mais diversos. Em virtude disso, essas foram coletadas para identificação e análise.

Foi coletado um total de 174 abelhas em 15 espécies e 10 gêneros da Família Apidae (Tab. 2 e Fig. 21). As abelhas grandes, *Bombus brevivillus*, *Epicharis sp.*, *Eulaema nigrita*, *Euplusia sp.* e *Centris fuscata*, foram as mais abundantes nas flores representando aproximadamente 75% do total de visitantes coletados.

A maior frequência de visitas e de coletas se deu entre 06h e 11h, cerca de 75% das abelhas foram coletadas nesse horário, enquanto apenas 25% das coletas foram registradas a tarde. As abelhas coletadas visitaram em média 1,56 flores (d.p.  $\pm$  0,99, mín = 1 e máx = 5) na mesma planta onde havia entre uma e três flores abertas, antes de investirem em visitas a outras plantas da mesma espécie, carregando pólen na região dorsal do corpo.

### **E.3) Eficiência das Abelhas Visitantes**

Uma visita por abelhas grandes às flores de *P. tenuiflora* não foi suficiente para a formação de frutos e sementes, já que nas 14 flores observadas “uma visita” não ocorreu formação de frutos. Diferentemente das flores que receberam “duas visitas” e “três visitas” que formaram frutos.

Entretanto estas visitas resultaram na formação de poucos frutos, dois e três frutos respectivamente, em relação ao controle, em que todas as flores abertas à polinização natural formaram frutos, totalizando 14 frutos formados.

O número médio de sementes produzidas nos frutos resultantes de “duas visitas” foi de 2455 sementes e de “três visitas” foi de 2892,5 sementes. Os frutos formados no controle produziram uma média de 3330 sementes.

Entretanto, o resultado da análise de variância não mostrou diferença significativa entre a média de sementes produzidas nos frutos resultantes de “duas visitas”, “três visitas” e o controle ( $P = 0.4949$ ,  $F = 0.8973$ ).

#### **E.4) Exclusão de visitantes noturnos e diurnos**

As flores de *P. tenuiflora* não foram visitadas no período noturno, de 17h30 as 05h30. Nos testes referentes à exclusão de visitantes florais, não houve formação de frutos nas 14 flores testadas para exclusão de visitantes diurnos, abertas à noite. As flores abertas durante o dia, caracterizando a exclusão de visitantes noturnos, formaram seis frutos totalizando 43% de eficiência de visitas, para um total de 14 flores testadas. As flores do controle formaram 100% de frutos. O resultado da ANOVA mostrou diferença significativa entre os três tratamentos,  $P = 0.0001$  e  $F = 17.909$ . Entretanto não houve diferenças entre as sementes produzidas nos experimentos de exclusão de visitantes noturnos e no controle.

## Discussão

*Paliavana tenuiflora*, como outras espécies que ocorrem em áreas de elevadas altitudes (Feinsinger *et al.* 1986; SanMartin-Gajardo & Sazima 2004), apresenta um longo período de antese, suas flores chegam a durar seis dias, período superior à média de duração das flores em vegetações de planície tropicais (Bawa 1990; Borba & Braga 2003; Conceição 2003). Essa longa vida das flores pode estar relacionada à imprevisibilidade dos “serviços” de polinização nos ambientes de altitude (Bawa 1990; Linhart *et al.* 1987; Sazima & Sazima 1990; SanMartin-Gajardo & Sazima 2004). Outra explicação possível estaria associada à grande produção de óvulos por flor, que para a fertilização requerem múltiplas visitas dos polinizadores às suas flores (Feinsinger *et al.* 1986). Essa hipótese foi de certa forma corroborada pelos nossos resultados que indicaram que apenas uma visita do polinizador não é suficiente para formação de frutos e sementes. Nessa espécie são necessárias pelo menos duas visitas para garantir o sucesso reprodutivo.

O longo período de antese e duração das flores tem sido também relacionados a espécies vegetais que apresentam características florais associadas às síndromes de ornitofilia e melitofilia, a exemplo de *Zeytheria montana* Mart. (Bignoniaceae) e a *Palicourea brencessi* Standl. (Rubiaceae), respectivamente. De acordo com os resultados desses estudos, essa estratégia, provavelmente, possibilita que as flores sejam eficientemente polinizadas por animais como beija-flores e abelhas, que forrageiam de forma constante em muitas flores, durante todo o período de floração (Wesselingh *et al.* 2000; Bittencourt Jr. & Semir 2004; SanMartin-Gajardo & Sazima 2004).

Apesar de, na maioria dos casos, ainda permanecer incerto como as características florais afetam o comportamento do polinizador, ou como a combinação dessas características se integra com os sistemas sensoriais dos animais (Galliot *et al.* 2006), atraindo os diversos grupos de visitantes para as flores, polinizadores ou não, há evidências de que os aspectos morfológicos dos atributos florais influenciam o processo de polinização e atração dos visitantes (Faegri & Van der Pijl 1979; Proctor *et al.* 1996; Barrett 1998).

Em *P. tenuiflora*, características da arquitetura floral, como a hercogamia associada com protandria, podem reduzir os níveis de autopolinização, tornando o sistema de polinização cruzada mais eficiente, e com isso contribuir para o aumento do *fitness* das plantas através de uma dispersão mais eficiente do pólen (Barrett 1998; Rivera-Marchand & Ackerman 2006). Nessas flores o estigma fica inacessível aos visitantes no primeiro dia após a antese, quando o pólen é liberado. Nos dias subsequentes, o estigma supera as anteras em comprimento e fica exposto às visitas, então os visitantes florais com pólen de outras flores aderido ao corpo, podem promover o fluxo polínico entre flores diferentes.

Além de apresentar barreiras mecânicas à autopolinização, como a hercogamia, essa espécie apresenta flores isoladas, produz poucas flores por planta, com enorme investimento na produção de óvulos e na longevidade floral, com produção constante de néctar que permitem a atração de visitantes florais eficientes e especializados na transferência de pólen, e garantem a polinização cruzada e o seu sucesso reprodutivo (Ackermann & Weigend 2006).

As características florais de *P. tenuiflora*, como flores grandes e robustas, com corola zigomorfa, longa em forma de campânula pendente, violeta-azulada, tanto podem ser associadas a visitantes como abelhas grandes quanto a beija-flores e morcegos (Sazima *et al.* 1999; Buzato *et al.* 2000; Sanmartin-Gajardo & Sazima 2004). Esses atributos florais somados às características do néctar, como produção contínua, grande volume ofertado e concentração alta de açúcares (22,68%,  $\pm 10,15\%$ ), atraem visitantes como beija-flores e abelhas, cujos limites aceitáveis para a concentração de açúcares no néctar são de 23,9%,  $\pm 10,6\%$ , e de 28,7%,  $\pm 10,6\%$ , respectivamente. Entretanto, esses valores não correspondem a flores polinizadas por morcegos, que geralmente exibem néctar mais diluído, com média de concentração de 7,1%,  $\pm 3,4\%$  (Corbet & Willmer 1981; Baker *et al.* 1998; Perret *et al.* 2001; Chalcoff *et al.* 2006).

No caso das abelhas, que requerem concentração de açúcares mais alta, a quantidade de néctar produzido por essas flores pode ser um forte atrativo que compensaria o fato desses animais terem que realizar inúmeras visitas para suprir suas necessidades calóricas. Por outro lado, para *P. tenuiflora* que necessita de muitas visitas, esta concentração de açúcar no néctar, diluído em relação ao néctar produzido em flores melitófilas, pode favorecer o fluxo polínico realizado por abelhas grandes, que visitam as flores em *trapline* (Machado *et al.* 1998; Buzato *et al.* 2000; Wesselingh *et al.* 2000), visitando todas as flores abertas em uma planta diversas vezes antes de investirem na próxima planta.

Poucas flores abertas por dia, por planta, como ocorre em *P. tenuiflora* favorecem esse padrão de visitação (Sazima *et al.* 1999). Visitantes com esta estratégia de forrageio, como *Bombus brevivillus*, *Ephicharis* sp., *E. nigrita* e *P. pretrei* foram observados realizando *trapline* em *P. tenuiflora*. Esses visitantes percorrem maiores distâncias e favorecem maior fluxo polínico entre as espécies visitadas (Bawa *et al.* 1985b), garantindo a polinização cruzada e o sucesso reprodutivo da espécie.

As relações entre planta e polinizador podem ser mais complexas e influenciadas por outros fatores e atributos florais que não apenas as características do néctar (Perret *et al.* 2001; Galetto & Bernardello 1993). O néctar floral é a fonte primária de energia para os visitantes florais como insetos, aves e mamíferos (Baker *et al.* 1998; Corbet 2003). Os diferentes padrões de secreção do néctar podem estar relacionados aos polinizadores, as variações ambientais de temperatura e umidade, a reabsorção seletiva de solutos e água e a mudanças na concentração de açúcares (Baker *et al.* 1998; Corbet 2003; Galetto & Bernardello 1993; Bernardello *et al.* 1994; Rivera *et al.* 1996).

O posicionamento do néctar em câmaras na base da corola pode ser uma estratégia das flores para guiar os seus visitantes florais para o interior do tubo floral, forçando o contato com as estruturas reprodutivas, possibilitando assim, a polinização cruzada (Viana & Kleinert 2006). A arquitetura floral de *P. tenuiflora* favorece essa estratégia já que suas flores são pendentes, e para que o visitante alcance o néctar ele deve rastejar pelo tubo corolar. Esse

comportamento favorece o contato dos visitantes mais robustos com as estruturas reprodutivas da flor.

Algumas espécies com flores pendentes como *P. tenuiflora* apresentam mecanismos que evitam a perda do néctar como presença de pelos, ou néctar mais viscoso (Sazima *et al.* 2003), o que também pode prevenir a ação de roubadores florais (Inouye 1993). Porém *P. tenuiflora* não apresenta néctar viscoso nem tampouco tais estruturas que ajudam a manter o néctar na base da corola. Assim, o néctar produzido em suas flores pode escorrer até a abertura da corola tornando-se disponível para todos os visitantes florais, polinizadores ou não. Contudo, isso pode representar para a planta um custo adicional já que parte do néctar produzido pode não ser utilizado para os fins específicos, relacionados ao fluxo polínico.

Outros atributos como odor e cor das sépalas e pétalas são importantes na atração de visitantes florais (Castellanos *et al.* 2004; Balkenius *et al.* 2006), juntamente com características morfológicas e produção de recompensas (Proctor *et al.* 1996). Não está claro se a visitação às flores e o *fitness* da planta podem ser afetados por múltiplos fatores que estão além do controle das plantas individuais ou das espécies (Chittka & Raine 2006). Contudo os padrões do sistema abelha-flor podem se estruturar baseados na abundância e na qualidade dos recursos disponibilizados pelas plantas (Viana & Kleinert 2006).

Nas florestas tropicais, as plantas monoclinas compõem 65% da vegetação, e a maioria dessas plantas é auto-incompatível (Bawa *et al.* 1985a). Em florestas tropicais de altitude a vegetação tem proporcionalmente mais

espécies autocompatíveis, principalmente devido às restrições ambientais de recursos e as variações extremas e imprevisíveis do clima (Bawa 1990; Sazima & Sazima 1990; Sazima *et al.* 1999; Buzato *et al.* 2000; Conceição 2003). Em um estudo em área de Caatinga, Machado e colaboradores (2006) registraram uma porcentagem de autocompatibilidade de 38,5%, para 15 espécies vegetais estudadas. Nesse ambiente, restrições de recursos, imprevisibilidade e extremos climáticos também podem ocorrer.

*Paliavana tenuiflora* é uma espécie endêmica de áreas de campos rupestres e de elevadas altitudes na Bahia, em Pernambuco e em Minas Gerais (Araújo *et al.* 2005), e está sujeita a variações climáticas que podem limitar as populações de visitantes florais, principalmente insetos, assim como, podem influenciar os períodos de floração e conseqüentemente levarem a concentração de recursos florais a curtos períodos durante o ano (Morellato *et al.* 2000; Oliveira *et al.* 2001; Funch *et al.* 2002; Borba & Braga 2003; Conceição 2003). A limitação dos “serviços” de polinização nesses ambientes pode explicar a substituição de sistemas de polinização mais especializados por generalistas (Bawa 1990; Viana & Kleinert 2006).

Nesse sentido, esperava-se que em *P. tenuiflora*, por apresentar características florais intermediárias e por suas flores serem de longa duração, tanto os visitantes noturnos quanto diurnos atuassem como polinizadores efetivos. Já que polinizadores diurnos e noturnos podem ser favorecidos nesses sistemas, onde as flores têm longa duração e produzem grande quantidade de recursos ao longo de todo o seu período de vida (Sanmartin-Gajardo & Sazima 2005; Gimenez–Benavides *et al.* 2007). Entretanto, nessa

espécie, apesar das flores continuarem abertas e funcionais durante todo o período noturno, os visitantes diurnos, em particular as abelhas e beija-flores, são os polinizadores efetivos. Os morcegos, embora presentes na área de estudo, não foram observados visitando as flores e parece, conforme comprovam os resultados de exclusão de visitantes noturnos, que esse grupo de animais não é importante para a reprodução desta espécie.

De certo, nesses ambientes imprevisíveis, beija-flores e abelhas grandes podem exercer maior influência no *fitness* floral, já que, de maneira geral, são generalistas, se adequam melhor a condições ambientais variáveis e transportam grandes quantidades de pólen para grandes distâncias (Buzato *et al.* 2000; Wesselingh *et al.* 2000; Ramalho 2004; Viana & Kleinert 2006).

Diversas espécies da família Gesneriaceae são visitadas por beija-flores, nesses ambientes, principalmente devido às características morfológicas das flores (corola tubular e longa) e a quantidade e qualidade do néctar floral produzido (Bawa *et al.* 1985b; Feinsinger *et al.* 1986; Freeman *et al.* 1991; Buzato *et al.* 2000). De acordo com a literatura, os beija-flores são os principais polinizadores de espécies do gênero *Vanhouttea* e *Sinningia*. Quando os beija-flores visitam as flores em busca de néctar, tocam nas estruturas reprodutivas da flor com os altos de suas cabeças ou com as bases de suas maxilas (Sanmartin-Gajardo & Sazima 2005a). Em *P. tenuiflora* beija-flores da espécie *P. pretrei* foram observados visitando as flores e introduzindo o bico no tubo floral para coletar néctar. Conseqüentemente, esse comportamento pode transferir pólen através do bico e esses animais poderiam estar atuando como polinizadores ocasionais, já que nem todas as visitas são realizadas na posição

ideal para a transferência do pólen, e estas são pouco freqüentes (Inouye 1980). A espécie *C. aureoventris*, realizou visitas ilegítimas (Inouye 1980), acessando o néctar através de perfurações feitas pelos mesmos na base da corola.

As abelhas de tamanho médio a grande, como *B. brevivillus*, constituem um grupo bastante heterogêneo e flores polinizadas por essas abelhas podem ser relativamente grandes, apresentarem cores vivas e serem morfológicamente especializadas (Bawa 1990). Viana & Kleinert (2006), observaram correlação positiva entre o tamanho de abelhas com o comprimento e o diâmetro de corolas, relacionando abelhas grandes a flores grandes. *Paliavana tenuiflora* confirma estes pressupostos, e é polinizada eficientemente por abelhas de porte médio a grande, principalmente pelas espécies *B. brevivillus*, *Epicharis* sp. e *E. nigrita*, mais freqüentemente observadas e coletadas nas flores.

Por suas características generalistas, as flores de *P. tenuiflora* são também fontes de variados recursos para uma ampla gama de visitantes florais. Alguns desses visitantes chegam às flores para coletar néctar e pólen de forma ilícita, esses podem ser polinizadores efetivos de outras espécies vegetais na área estudada. Outros visitam as flores em busca de tecidos florais cortando pedaços de anteras e da corola. Há aqueles ainda que utilizam as flores dessa espécie como abrigos ou como local de caça das suas presas. *Trigona spinipes*, por exemplo, recorta as peças florais de *P. tenuiflora*, roubando-lhe o pólen. Esse comportamento pode ocasionar na redução dos grãos de pólen necessários para a fertilização dos óvulos, e

consequentemente, afetar o sucesso reprodutivo dessa espécie (Inouye 1993). Eventos similares foram observados em *Chamecrista ramosa* (Caesalpiniaceae) e *Solanum stagnale* (Solanaceae) onde abelhas roubadoras de pólen podem estar contribuindo para a redução do sucesso reprodutivo dessas espécies em áreas de restinga na Bahia (Viana & Kleinert 2006).

Já a *F. francoi*, observada visitando *P. tenuiflora* para coleta de néctar e pólen, assim como a *T. spinipes*, pode estar agindo como roubadora floral, ao consumir o pólen (Inouye 1980, 1993; Viana & Kleinert 2006), mas, por sua vez, ao consumir o néctar que escorre na corola, essas abelhas podem estar contribuindo para atrair os polinizadores efetivos, ao sinalizar, pela sua presença, a disponibilidade desse recurso nas flores dessa espécie (Tepedino & Parker 1981). Além disso, esse comportamento pode também induzir os polinizadores efetivos a visitarem mais flores de plantas diferentes em busca de néctar para suprirem as suas necessidades energéticas (Viana & Kleinert 2006). A presença dessas abelhas nas flores de *P. tenuiflora* não impediu ou diminuiu as visitas constantes das abelhas grandes, como *B. brevivillus* e *E. nigrita*. Em várias ocasiões foram observados encontros agonísticos entre essas abelhas, onde as abelhas grandes afastaram *T. spinipes* e *F. francoi* e continuaram suas visitas às flores.

Os besouros (coleoptera) constituem um importante grupo de vetores de pólen, depois das abelhas e mariposas (Bawa 1990), porém são considerados polinizadores primitivos. Gibbs *et al.* (1977) estudaram um exemplo de polinização eficiente por besouros em *Talauma ovata* (Magnoliaceae) onde estes animais se alimentam das pétalas e se contaminam com o pólen,

possibilitando a polinização cruzada. Esta é considerada uma relação bem especializada entre planta-polinizador (Faegri & Van der Pijl 1979; Proctor *et al.* 1996). Em *P. tenuiflora* a presença desses insetos nas flores pode causar tanto redução quanto incremento no sucesso reprodutivo dessa espécie vegetal. Os besouros foram observados danificando a corola e consumindo o pólen disponível nas flores sem tocar os órgãos reprodutivos da planta. Como ocorreu com as abelhas pequenas, pilhadoras, esses insetos podem reduzir a quantidade de pólen transportada pelos vetores legítimos, ou podem contribuir para forçar a frequência de visita desses polinizadores às flores, promovendo um maior fluxo de pólen (Tepedino & Parker 1981).

Predadores como as aranhas, da família Thomisidae, foram também observadas nas flores de *P. tenuiflora*, essas estavam posicionadas na entrada da corola ou na região externa da flor próxima à base da corola. Esses animais estavam a espera de visitantes florais, possíveis presas. No sistema planta-polinizador estudado, onde os polinizadores eficientes são abelhas grandes (maiores que as aranhas), essas aranhas podem estar predando os roubadores florais, *T. spinipes*, *F. francoi* e besouros, e exercendo um efeito positivo na reprodução de *P. tenuiflora* (Dukas & Morse 2005), entretanto, para entendermos o real papel desses animais na reprodução dessa planta, experimentos específicos a serem conduzidos em campo, são indispensáveis.

Por apresentar um sistema de polinização intermediário, com características florais associadas à atração de diversos grupos de visitantes, incluindo abelhas, beija-flores e morcegos esperava-se que *P. tenuiflora*, exibisse um sistema de polinização mais generalista e plástico, onde tanto os

visitantes noturnos quanto diurnos fossem igualmente importantes para o seu sucesso reprodutivo. Entretanto, foi observado que as abelhas grandes são os polinizadores efetivos dessa espécie na área estudada, enquanto os beija-flores são polinizadores ocasionais ou roubadores de néctar e os visitantes noturnos não contribuem para o seu sucesso reprodutivo.

Nesse sentido, uma hipótese a ser considerada é que o sistema de polinização em *P. tenuiflora* pode estar sendo deslocado de um sistema mais generalista e plástico, com flores com características ornitófilas, melitófilas e quiropterófilas, para um sistema onde predomina a melitofilia. Outra possibilidade é que as pressões exercidas pelas condições ambientais podem estar sendo mais determinantes para o sistema de polinização de *P. tenuiflora* que os atributos morfológicos de suas flores. Experimentos em diferentes áreas devem ser conduzidos para testar estas hipóteses.

## **Agradecimentos**

Aos Professores Peter G. Kevan, Favízia Oliveira, Breno Oliveira, Nádia Roque, Leonardo Galetto e Deborah Faria pela disponibilidade e por todas as sugestões para este trabalho. Ao Projeto Sempre Viva pela infra-estrutura disponibilizada. À FAPESB por conceder a bolsa de estudos referente a este projeto.

## Referências Bibliográficas

Ackermann M. & Weigend M. (2006) Nectar, Floral Morphology and Pollination Syndrome in Loasaceae subfam. Loasoideae (Cornales). *Annals of Botany* **98**, 503–514.

Araújo A. O., Souza V. C. & Chautems A. (2005) Gesneriaceae da Cadeia do Espinhaço de Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasil. Bot.* **28**, 109-135.

Baker H. G., Baker I. & Hodges S. A. (1998) Sugar Composition of Nectars and Fruits Consumed by Birds and Bats in the Tropics and Subtropics. *Biotropica* **30**, 559-586.

Balkenius A., Rosén W. & Kelber A. (2006) The relative importance of olfaction and vision in a diurnal and a nocturnal hawkmoth. *J. Comp. Physiol. A.* **192**, 431–437.

Barrett, S. C. H. (1998) The evolution of mating strategies in flowering plants. *Elsevier Science Ltd* **3**, 1360 – 1385.

Bawa K. S. (1990) Plant-Pollinator Interactions in Tropical Rain Forests. *Annu. Ver. Ecol. Syst.* **21**, 399 – 422.

Bawa K. S., Perry D. R. & Beach J. H. (1985a) Reproductive Biology of Tropical Low Land Rain Forest Trees. I. Sexual Systems and Incompatibility Mechanisms. *American Journal of Botany* **72**, 331 – 345.

Bawa K. S., Bullock S. H., Perry D. R., Coville R. E. & Grayum M. H. (1985b) Reproductive Biology of Tropical Low Land Rain Forest Trees. II. Pollination Systems. *American Journal of Botany* **72**, 346 – 356.

Bernardello L. M., Galetto L. & Rodríguez I. G. (1994) Reproductive biology, variability of nectar features, and pollination of *Combretum fruticosum* (Combretaceae) in Argentina. *Botanical Journal of the Linnean Society* **114**, 293-308.

Bittencourt Jr. N. S. & Semir J. (2004) Pollination biology and breeding system of *Zeyheria Montana* (Bignoniaceae). *Plant Syst. Evol.* **247**, 241 – 254.

Borba E. L. & Braga P. I. S. (2003) Biologia reprodutiva de *Pseudolaelia corcovadensis* (Orchidaceae): melitofilia e autocompatibilidade em uma Laeliinae basal. *Revista Brasil. Bot.* **26**, 541-549.

Buzato S. Sazima M. & Sazima I. (2000) Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. *Biotropica* **32**, 824-841.

Chalcoff V. R., Aizen M. A. & Galetto L. (2006) Nectar Concentration and Composition of 26 Species from the Temperate Forest of South America. *Annals of Botany* **97**, 413–421.

Castellanos M., Wilson C. P. & Thomson J. D. (2004) 'Anti-bee' and 'pro-bird' changes during the evolution of hummingbird pollination in *Penstemon* flowers. *J. Evol. Biol.* **17**, 876–885.

Chautems A. & Weber A. (1999) Shoot and inflorescence architecture of the neotropical genus *Sinningia* (Gesneriaceae). In: Kurmann H, Hemsley AR, eds. The evolution of plant architecture. *Kew: Royal Botanic Gardens* 305–332.

Chautems A. Baracho G. S. & Siqueira Filho J. A. (2000) A new species of *Sinningia* (Gesneriaceae) from Northeastern Brazil. *Brtttonia* **52**, 49–53.

Chittka L. & Raine N. E. (2006) Recognition of flowers by pollinators. *Current Opinion in Plant Biology* **9**, 428–435.

Conceição A. A. (2003) Ecologia da vegetação em afloramentos rochosos na Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo. São Paulo.

Corbet S. A. & Willmer P. G. (1981) The nectar of *Justicia* and *Columnnea*: composition and concentration in a humid tropical climate. *Oecologia* **51**, 412–418.

Corbet S. A. (2000) Conserving Compartments in Pollination Webs. *Conservation Biology* **14**, 1229–1231.

Corbet S. A. (2003) Nectar sugar content: estimating standing crop and secretion rate in the field. *Apidologie* **34**, 1–10.

Costa C. B. N., Lambert S. M., Borba E. L. & Queiroz L. P. (2007) Post-zygotic Reproductive Isolation between Sympatric Taxa in the *Chamaecrista*

*desvauxii* Complex (Leguminosae–Caesalpinioideae). *Annals of Botany* **99**, 625–635.

Dafni A., Kevan P. G. & Husband B. C. (Eds.). (2005) *Practical Pollination Biology*. Enviroquest, Ltd. Cambridge, Ontario, Canada.

Dicks L. V., Corbet S. A. & Pywell R. F. (2002) Compartmentalization in Plant-Insect Flower Visitor Webs. *The Journal of Animal Ecology* **71**, 32-43.

Dukas R. & Morse D. H. (2005) Crab spiders show mixed effects on flower-visiting bees and no effects on plant fitness components. *Ecoscience* **12**, 244 – 247.

Faegri K. & Van Der Pijl L. (1979) *The principles of pollination ecology*. 3rd edition. Pergamon Press, Oxford, England.

Feinsinger P. K., Murray G., Kinsman S., & Busby W. H. (1986) Floral Neighborhood and Pollination Success in Four Hummingbird-Pollinated Cloud Forest Plant Species. *Ecology* **67**, 449-464.

Fenster C. B., Armbruster W. S., Wilson P., Dudash M. R. & Thomson J. D. (2004) Pollination syndromes and floral specialization. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **35**, 375–403.

Freeman C. E., Worthington R. D. & Jackson M. S. (1991) Floral nectar sugar compositions of some South and Southeast Asian species. *Biotropica* **23**, 568 – 574.

Freitas L., Galetto L. & Sazima M. (2006) Pollination by hummingbirds and bees in eight syntopic species and a putative hybrid of Ericaceae in Southeastern Brazil. *Pl. Syst. Evol.* **258**, 49–61.

Funch L. S., Funch R. & Barroso G. M. (2002) Phenology of Gallery and Montane Forest in the Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. *Biotropica* **34**, 40–50.

Galetto L. & Bernardello L. M. (1993) Nectar secretion pattern and removal effects in three species of Solanaceae. *Canadian Journal of Botany* **71**, 1394-1398.

Galliot C., Stuurman J. & Kuhlemeier C. (2006) The genetic dissection of floral pollination syndromes. *Current Opinion in Plant Biology* **9**, 78–82.

Gibbs P. E., Semir J. & Cruz N. D. (1977) Floral biology of *Talauma ovata* St. Hil. (Magnoliaceae). *Ciência e Cultura* **29**, 1436 – 1441.

Giménez-Benavides L., Dötterl S., Jürgens A., Escudero A. & Iriondo J. M. (2007) Generalist diurnal pollination provides greater fitness in a plant with nocturnal pollination syndrome: assessing the effects of a *Silene-Hadena* interaction. *Oikos* **116**, 1461-1472.

Giulietti A. M. & Pirani J. R. (1988) Patterns of geographic distribution of some plant species from the Espinhaço range, Minas Gerais, Bahia, Brazil. In: Hever W. R. & Vanzolini P. F. eds. Proceeding of a workshop on Neotropical distribution patterns. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências.

Gould S. J. & Lewontin R. C. (1978) The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A critique of the adaptationist programme. *Proc. R. Soc. London* **205**, 581 – 598.

Hernández-Conrique D. & Ornelas J. F. (2007) Nectar Production of *Calliandra longipedicellata* (Fabaceae: Mimosoideae), an Endemic Mexican Shrub with Multiple Potential Pollinators. *Biotropica* **39**, 459–467

Herrera C. M. (1996) Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a devil's advocate approach. In Lloyd D. G. & Barrett S. C. H. (Eds.) *Floral biology* 65–87. Chapman and Hall, New York, New York, USA.

Inouye D. W. (1980) The terminology of floral larceny. *Ecology* **61**, 1251-1253.

Inouye D. W. (1993) The ecology of nectar robbing. Handbook of experimental pollination biology. (Eds. Jones C. E. & Little R. J.). New York, 394-410.

Johnson S. D & Steiner K. E. (2000) Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology and Evolution* **15**, 140–143.

Kearns C. A. & Inouye D. W. (1993) Techniques for pollination biologists. University Press of Colorado, Niwot, Colorado.

Kevan P. G. (1972) Insect Pollination of High Arctic Flowers. *The Journal of Ecology* **60**, 831-847.

Kevan P. G., Grainger N. D., Mulligan G. A. & Robertson A. R. A. (1973) Gray-Scale For Measuring Reflectance and Color in the Insect and Human Visual Spectra. *Ecology* **54**, 924-926.

Linhart Y. B., Feinsinger P., Beach J. H., Busby W. H., Murray K. G., Zuchowski Pounds W., Kinsman S., Guindon C. A. & Kooiman M. (1987) Disturbance and Predictability of Flowering Patterns in Bird-Pollinated Cloud Forest Plants. *Ecology* **68**, 1696 – 1710.

Machado I. C. S. & Lopes A. V. (2004) Floral Traits and Pollination Systems in the Caatinga, a Brazilian Tropical Dry Forest. *Annals of Botany* **94**, 365-376.

Machado I. C. S., Sazima I. & Sazima M. (1998) Bat pollination of the terrestrial herb *Irlbachia alata* (Gentianaceae) in northeastern Brazil. *Pl. Syst. Evol.* **209**, 231-237.

Machado I. C. S., Lopes A. V. & Sazima M. (2006) Plant Sexual Systems and a Review of the Breeding System Studies in the Caatinga, a Brazilian Tropical Dry Forest. *Annals of Botany* **97**, 277–287.

Memmott, J. (1999) The structure of a plant-pollinator food web. *Ecology Letters* **2**, 276–280.

Morellato L. P. C., Talora D. C., Takahasi A., Bencke C. C., Romera E. C. & Zipparro V. B. (2000) Phenology of Atlantic Rain Forest Trees: A Comparative Study. *Biotropica* **32**, 811-823.

Muchala N. (2003) Exploring the boundary between pollination syndromes: bats and hummingbirds as pollinators of *Burmeistera cyclostigmata* and *B. tenuiflora* (Campanulaceae). *Oecologia* **134**, 373–380.

Oliveira M. L. (1999) Sazonalidade e horário de atividade de abelhas Euglossinae (Hymenoptera, Apidae), em florestas de terra firme na Amazônia Central. *Revista Bras. Zool.* **16**, 83 – 90.

Oliveira L. I. M., Chaves J. M. & França-Rocha W. J. S. (2001) Discriminação de vegetação no município de Lençóis Chapada Diamantina - Bahia. Anais XII Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto, Goiânia, Brasil, INPE, 4193-4200.

Perez F., Arroyo M. T. & Medel R. (2006) Evolución de adaptaciones para la autofertilización automática en especies con sistemas de polinización especializados. Reunión Argentina de Ecología – Córdoba, 374.

Perret M., Chautems A., Spichiger R., Peixoto M. & Savolainen V. (2001) Nectar Sugar Composition in Relation to Pollination Syndromes in Sinningieae (Gesneriaceae). *Annals of Botany* **87**, 267-273.

Perret M., Chautems A., Spichiger R., Kite G. & Savolainen V. (2003) Systematics and evolution of tribe Sinningieae (Gesneriaceae): evidence from phylogenetic analyses of six plastid dna regions and nuclear ncpGS1. *American Journal of Botany* **90**, 445–460.

Perret M., Chautems A. & Spichiger R. (2006) Dispersal-vicariance analyses in the Tribe Sinningieae (Gesneriaceae): a clue to understanding

biogeographical history of the Brazilian Atlantic Forest. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **93**, 340–358.

Perret M., Chautems A., Spichiger R., Barraclough T. G. & Savolainen V. (2007) The geographical pattern of speciation and floral diversification in the Neotropics: the Tribe Sinningieae (Gesneriaceae) as a case study. *Evolution* **61**, 1641–1660.

Proctor M., Yea P. & Lack A. (1996) *The Natural History of Pollination*. Harper Collins Publishers.

Quinn G. & Keough M. (2002) *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge University Press, New York.

Ramalho M. (2004) Stingless bees and mass flowering trees in the canopy of atlantic Forest: a tight relationship. *Acta Bot. Bras.* **18**, 37 – 47.

Rivera G. L., Galetto L. & Bernardello L. (1996) Nectar secretion pattern, removal effects, and breeding system of *Ligaria cuneifolia* (Loranthaceae). *Canadian Journal of Botany* **74**, 1996-2001.

Rivera-Marchand B. & Ackerman J. D. (2006) Bat pollination breakdown in the Caribbean columnar cactus *Pilosocereus royenii*. *Biotropica* **38**, 635 – 642.

SanMartin-Gajardo I. & Sazima M. (2004) Non euglossine bees also function as pollinators of *Sinningia* species (Gesneriaceae) in southeastern Brazil. *Plant Biology* **6**, 506–512.

Sanmartin-Gajardo I. & Sazima M. (2005) Chiropterophily in Sinningieae (Gesneriaceae): *Sinningia brasiliensis* and *Paliavana prasinata* are bat-pollinated, but *P. sericiflora* is not. Not yet? *Annals of Botany* **95**, 1097–1103.

Sanmartin-Gajardo I. & Sazima M. (2005a) Espécies de *Vanhouttea* Lem. E *Sinningia* Nees (Gesneriaceae) polinizadas por beija-flores: interações relacionadas ao hábitat da planta e ao néctar. *Rev. Brasil. Bot.* **28**, 441-450.

Sazima M. & Sazima I. (1990) Hummingbird pollination in the two species of *Vellozia* (Liliiflorae: Velloziaceae) in southeastern Brazil. *Acta Botânica* **103**, 83-86.

Sazima M., Buzato S. & Sazima I. (1999) Bat-pollinated flowers assemblages and bat visitors at two Atlantic forest sites in Brazil. *Annals of Botany* **83**, 705–712.

Sazima M., Buzato S. & Sazima I. (2003) *Dyssochroma viridiflorum* (Solanaceae): A reproductively bat-dependent epiphyte from the Atlantic Rainforest in Brazil. *Annals of Botany* **92**, 725 - 730.

Sakagami, S. F., Laroca S. & Moure J. S. (1967) Wild bee biocenotics in São José dos Pinhais (PR) South Brazil Preliminary report. J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser.6, Zoology **18**, 57 – 127.

Shaw R. G. & Mitchell-Olds T. (1993) ANOVA for Unbalanced Data: An Overview. *Ecology* **74**, 1638-1645.

Smith J. F., Wolfram J. C., Brown C. L., Carroll C. L. & Denton D. S. (1997) Tribal relationships in the Gesneriaceae: evidence from DNA sequences of the chloroplast gene *ndhF*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **84**, 50 – 66.

Stebbins G. L. (1970) Adaptive Radiation of Reproductive Characteristics in Angiosperms, I: Pollination Mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* **1**, 307-326.

Tepedino V. J. & Parker F. D. (1981) The effect of flower occupancy on the foraging of flower-visiting insects. *Psych* **88**, 321 – 329.

Underwood A. J. (1997) Experiments in ecology. Their logical design and interpretation using analysis of variance. Cambridge University Press. United Kingdom.

Varassin I. G., Trigo J. R. & Sazima M. (2001) The role of nectar production, flower pigments and odour in the pollination of four species of *Passiflora* (Passifloraceae) in south-eastern Brazil. *Botanical Journal of the Linnean Society* **136**, 139–152.

Viana B. F. & Kleinert A. M. P. (2005) A community of flower-visiting bees (Hymenoptera: Apoidea) in the coastal sand dunes of Northeastern Brazil. *Biota Neotropica* **5**, 1 – 17.

Viana B. F. & Kleinert A. M. P. (2006) Structure of bee-flower system in the coastal sand dune of Abaeté, northeastern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* **50**, 53 – 63.

Viana B. F., Silva F. O. & Kleinert A. M. P. (2006) A flora apícola de uma área restrita de dunas litorâneas, Abaeté, Salvador, Bahia. *Revista Brasil. Bot.* **29**, 13-25.

Waser N. M., Chittka L., Price M. V., Williams N. M. & Ollerton J. (1996) Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* **77**, 1043–1060.

Wesselingh R. A., Burgers H. C. M. & Den Nijs H. C. M. (2000) Bumblebee pollination of the understory shrub species in a tropical montane forest in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* **16**, 657 – 672.

Wiehler H. (1983) A synopsis of neotropical Gesneriaceae. *Selbyana* **6**, 1–219.

Zimmer E. A., Roalson E. H., Skog L. E., Boggan J. K. & Idnurm A. (2002) Phylogenetic relationships in the Gesnerioideae (Gesneriaceae) based on nrDNA ITS and cdDNA trnL-F and trnE\_T spacer region sequences. *American journal of Botany* **89**, 296 – 311.

## Considerações Finais

---

*Paliavana tenuiflora* apresenta características florais intermediárias entre polinização por abelhas, beija-flores e morcegos como, morfologia, longo período de antese e duração da flor, produção de grandes quantidades de pólen, e néctar (Sanmartin-Gajardo & Sazima 2005). Além de características da arquitetura floral, como a hercogamia e a protandria, reduzem os níveis de autopolinização, apesar da autocompatibilidade verificada, e favorecem a polinização cruzada e o sucesso reprodutivo (Bawa 1990).

Esta espécie é endêmica de áreas de campos rupestre e de elevadas altitudes, onde beija-flores e grandes abelhas generalistas com estratégias de visitas em *trapline* podem exercer maior influência no *fitness* floral e no sucesso reprodutivo (Buzato *et al.* 2000).

Dentre os visitantes de *P. tenuiflora* a guilda de abelhas grandes da família Apidae, principalmente da espécie *Bombus brevivillus*, são os polinizadores eficientes, enquanto os beija-flores da espécie *Phaethornis pretrei* podem ser considerado polinizadores ocasionais.

As espécies *Chlorostilbon aureoventris*, *Trigona spinipes*, *Frieseomelitta francoi* e coleópteros realizaram visitas ilegítimas às flores de *P. tenuiflora* roubando os recursos florais sem realizar a polinização (Inouye 1980). As aranhas observadas nas flores podem estar predando estes roubadores florais, e exercendo um efeito positivo na reprodução de *P. tenuiflora* (Dukas & Morse 2005).

Apesar de *P. tenuiflora* apresentar síndrome de polinização intermediária, com características florais associadas à atração de diversos grupos de visitantes e com um esperado sistema de polinização generalista, onde tanto os visitantes noturnos quanto diurnos assim como, as abelhas, os beija-flores e os morcegos, fossem igualmente importantes para o seu sucesso reprodutivo, as abelhas grandes são os polinizadores efetivos dessa espécie na área estudada, enquanto os beija-flores são polinizadores ocasionais ou roubadores de néctar e os visitantes noturnos não contribuem para o sucesso reprodutivo dessa espécie.

Neste sentido, uma hipótese a ser considerada é que o sistema de polinização em *P. tenuiflora* pode estar sendo deslocado de um sistema mais generalista e plástico, com flores com características ornitófilas, melitófilas e quiropterófilas, para um sistema onde predomina a melitofilia. Outra possibilidade é que as pressões exercidas pelas condições ambientais podem estar sendo mais determinantes para o sistema de polinização de *P. tenuiflora* que os atributos morfológicos de suas flores. Experimentos em diferentes áreas devem ser conduzidos para testar essas hipóteses.

## Anexos

### Anexo 1 – Tabelas e Figuras

Tabela 1: Resultado dos experimentos de polinização das flores de *Paliavana tenuiflora* em Mucugê – BA, 2008.

<b>Experimento sistema reprodutivo</b>	<b>Frutos</b>	<b>Sementes – Médias (n = 6)</b>
Autopolinização espontânea	0	0,00
Controle	22	3863,67
Autopolinização Manual	12	1475,33
Polinização Manual Cruzada	6	2371,33

Tabela 2: Abelhas coletadas nas flores de *Paliavana tenuiflora* em Mucugê – BA, 2008.

<b>Família</b>	<b>Espécie</b>	<b>N°</b>	<b>Abundância</b>	<b>Categoria</b>
Apidae	<i>Bombus brevivillus</i> Franklin, 1913	45	25,86%	Polinizador Efetivo
	<i>Epicharis</i> sp.	28	16,09%	Polinizador Efetivo
	<i>Eulaema nigrita</i> Lepeletier, 1841	26	14,94%	Polinizador Efetivo
	<i>Euplusia</i> sp.	17	9,77%	Polinizador Efetivo
	<i>Centris fuscata</i> Lepeletier, 1841	14	8,04%	Polinizador Efetivo
	<i>Frieseomelitta francoi</i> (Moure, 1946)	14	8,04%	Roubador/ Pilhador
	<i>Epicharis flava</i> (Friese, 1900)	6	3,44%	Polinizador Efetivo
	<i>Eufriesea danielis</i> Schrottky, 1907	6	3,44%	Polinizador Efetivo
	<i>Trigona spinipes</i> (Fabric us, 1793)	6	3,44%	Roubador/ Pilhador
	<i>Eufriesea nigroirita</i> Friese, 1899	5	2,87%	Polinizador Efetivo
	<i>Centris aenea</i> Lepeletier 1841	2	1,14%	Polinizador Efetivo
	<i>Centris obsoleta</i> Lepeletier 1841	2	1,14%	Polinizador Efetivo
	<i>Eulaema Cingulata</i> (Fabric us, 1804)	1	0,57%	Polinizador Efetivo
	<i>Thygater analis</i> (Lepeletier, 1841)	1	0,57%	Polinizador Efetivo
	<i>Xylocopa (Neoxylocopa) cearensis</i> Ducke, 1910	1	0,57%	Polinizador Efetivo





Figura 3: *Paliavana tenuiflora*, arbusto perene com inflorescências terminais, em Mucugê – BA.



Figura 4: Flores de *Paliavana tenuiflora* fotografadas com filtro ultravioleta (UV). Observa-se a não refletância de UV nas flores. (foto P. Kevan).

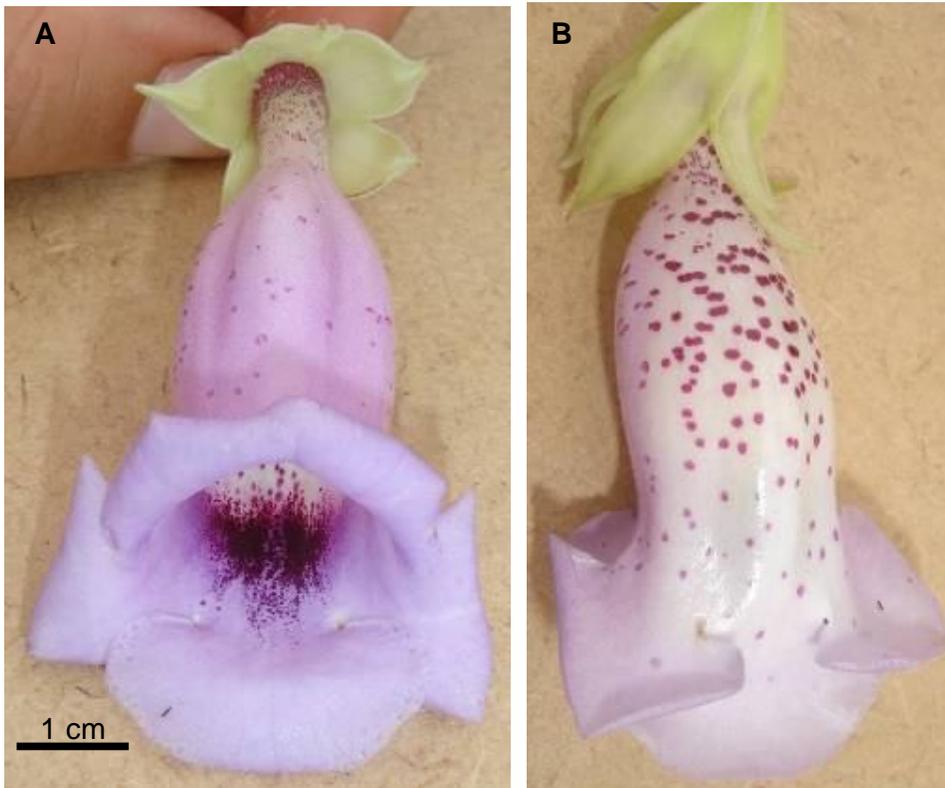


Figura 5: Vista geral da flor de *Paliavana tenuiflora*. A: vista frontal e B: vista dorsal.



Figura 6: Corte longitudinal da flor de *Paliavana tenuiflora*, mostrando as anteras e o estigma.

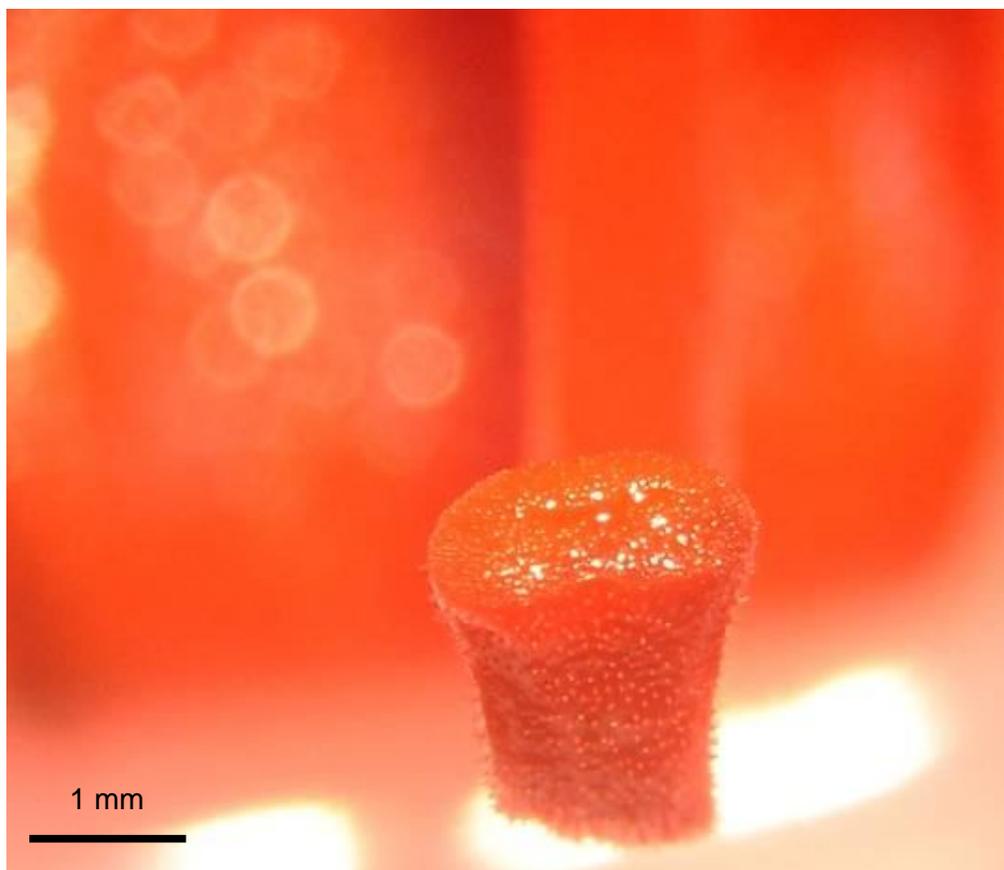


Figura 7: Estigma de *Paliavana tenuiflora* corado com vermelho neutro a 1%.



Figura 8: Fruto de *Paliavana tenuiflora*, cápsula septicida, polispérmicos, deiscentes e sincápicos. A: fruto fresco e B: fruto seco deiscente.

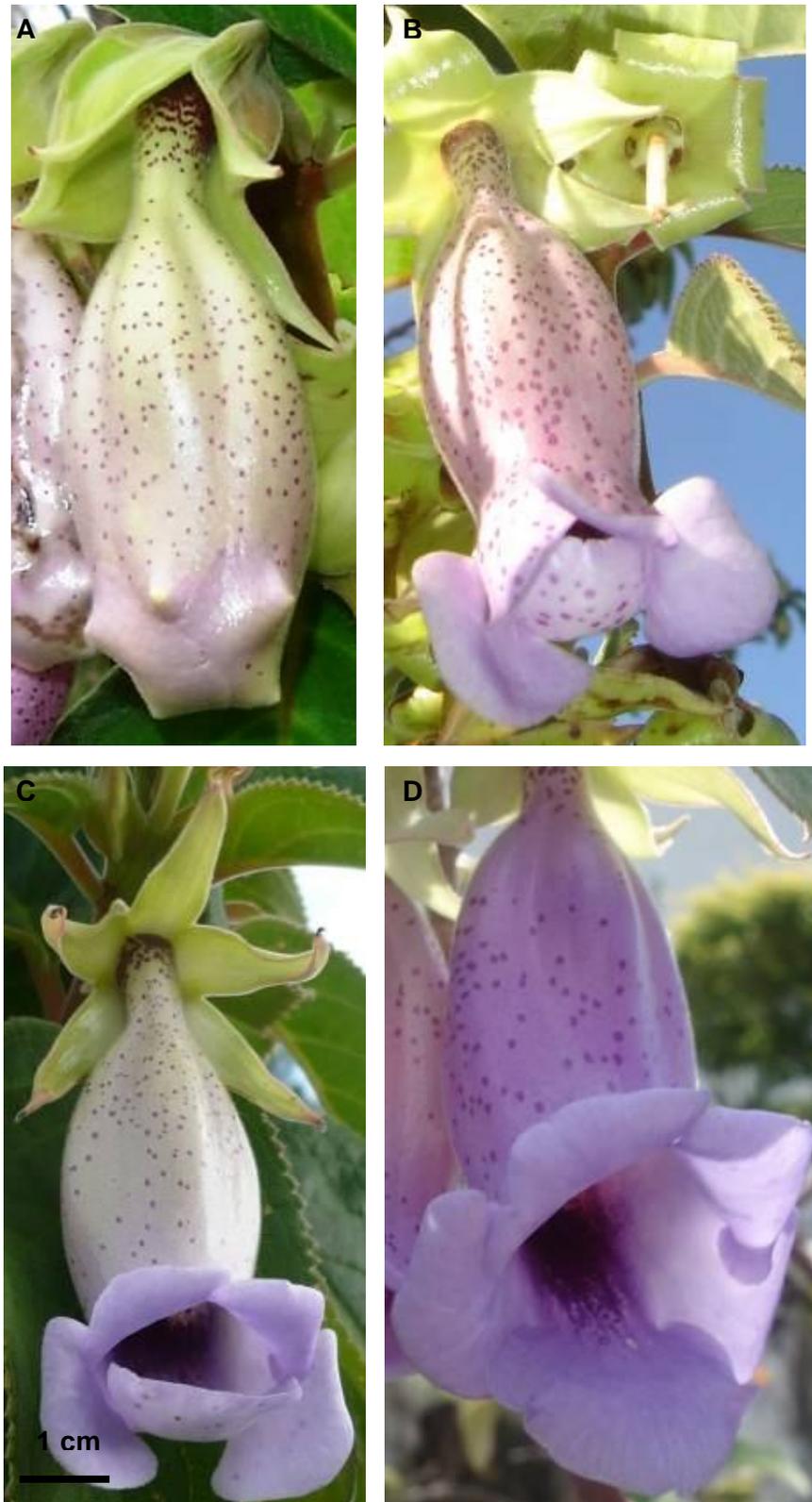


Figura 9: Fenofases florais de *Paliavana tenuiflora* A-D, A: Pré- antese, B: abertura das pétalas laterais, C: abertura das pétalas superiores e inferior.



Figura 10: Nectários de *Paliavana tenuiflora* corados com vermelho neutro 1%.



Figura 11: Néctar acumulado na abertura da corola da flor de *Paliavana tenuiflora*. 81

## Produção de néctar em *Paliavana tenuiflora*

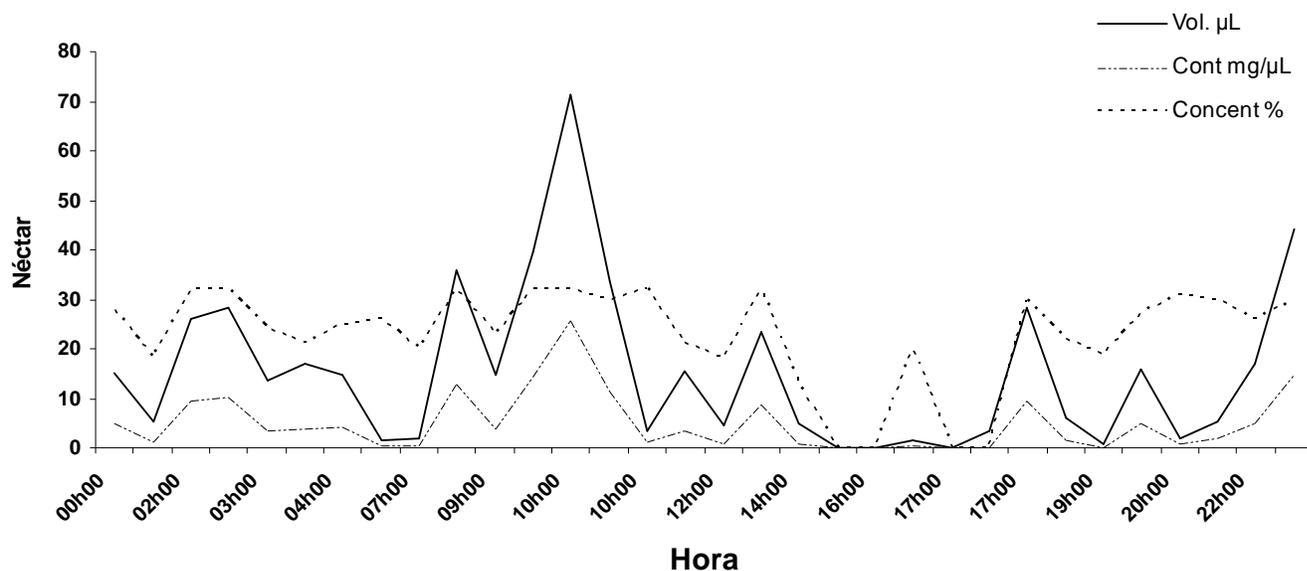


Figura 12: Produção de néctar em *P. tenuiflora*; volume, concentração e teor de açúcar ao longo do dia, em Mucugê, Bahia, Brasil.

## Produção do Néctar removido sequencialmente de *P. tenuiflora* - Valores médios

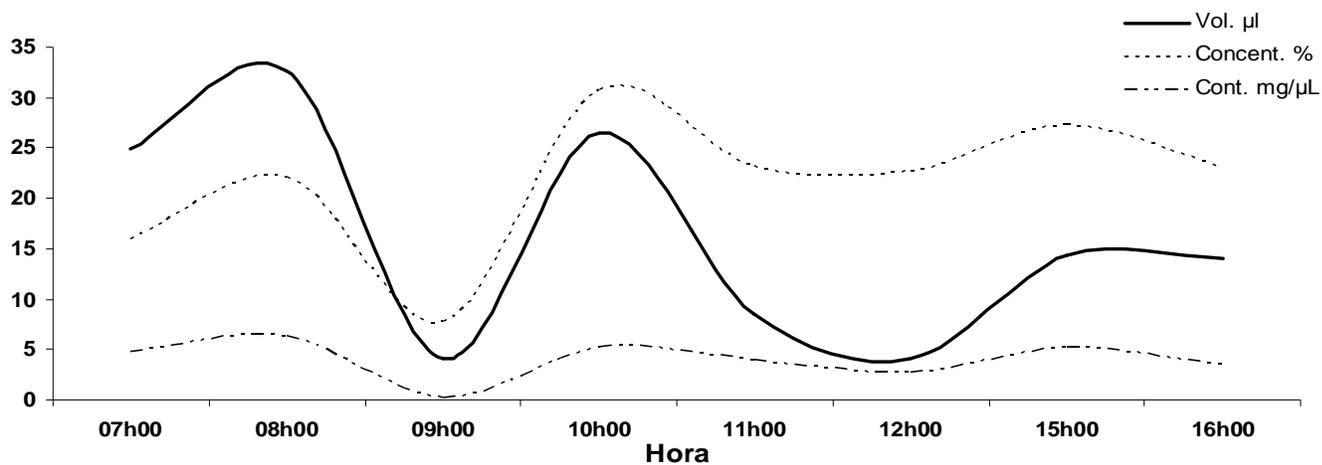


Figura 13: Reposição natural da produção de néctar em *Paliavana tenuiflora*, acompanhada pela reposição do volume, da concentração e do conteúdo de açúcares do néctar.

## Resultados dos Experimentos do Sistema sexual de *Paliavana tenuiflora*

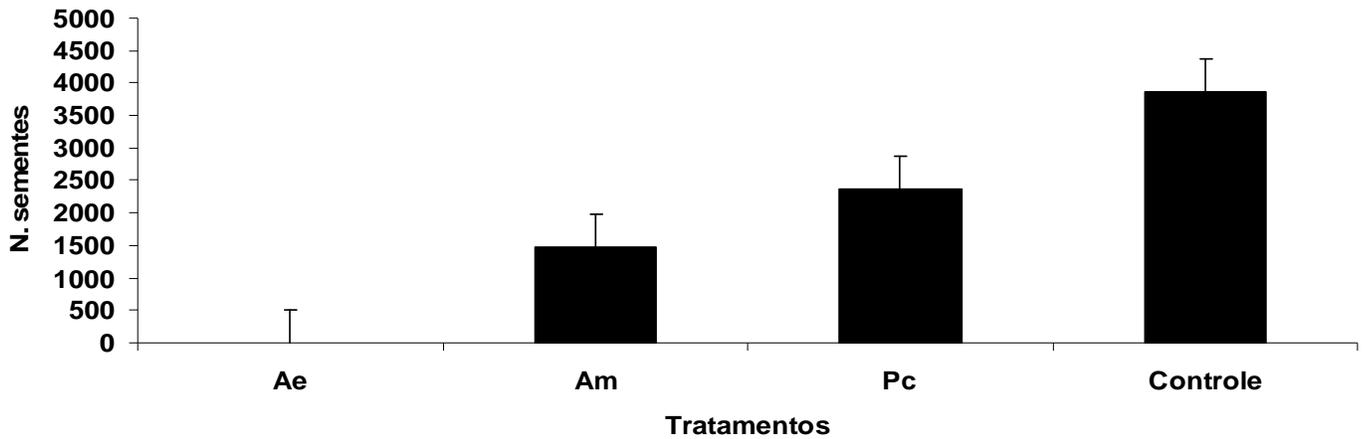


Figura 14: Sementes resultantes dos experimentos de polinização de *Paliavana tenuiflora*,  $P = 0,0023$ ,  $F = 6,680$ . Ae: autopolinização espontânea, Am: autopolinização manual e Pc: polinização cruzada manual.

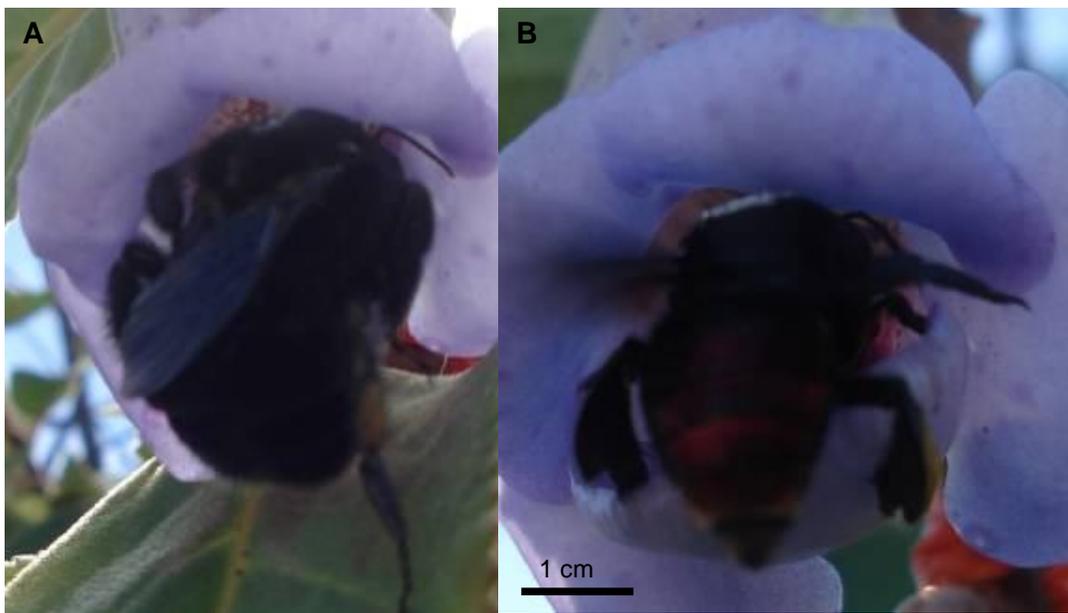


Figura 15: Abelhas visitantes florais de *P. tenuiflora*. A: *Bombus brevivillus* e B: *Eufriesea nigroirita*.



Figura 16: *Trigona spinipes* cortando partes da corola de *Paliavana tenuiflora*.

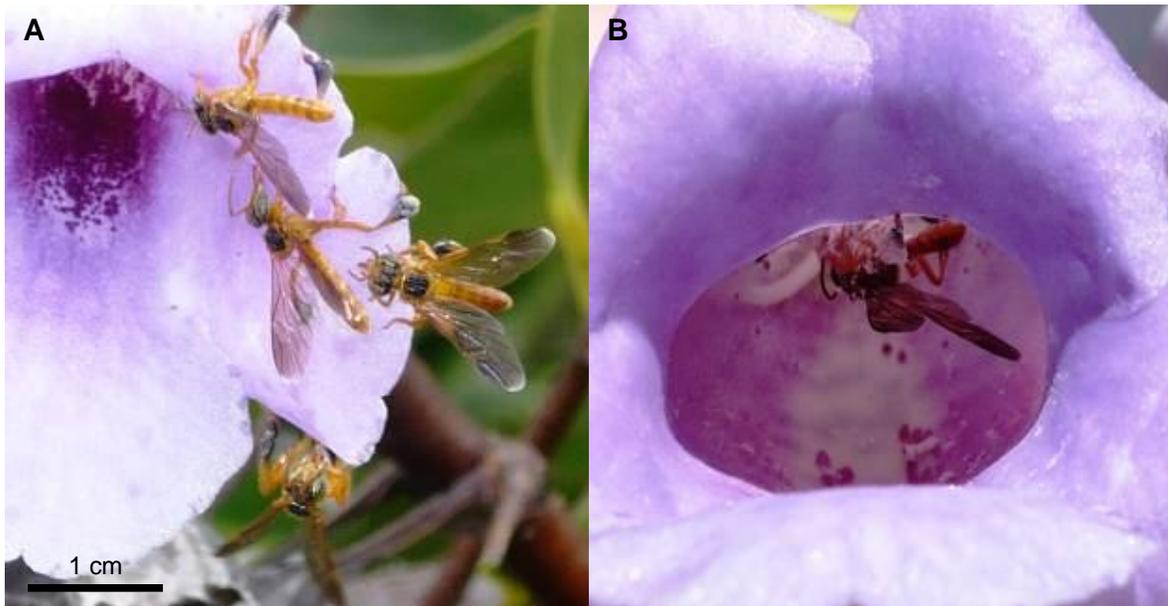


Figura 17: *Frieseomelitta francoi* coletando néctar (A) e pólen (B) em flores de *Paliavana tenuiflora*.

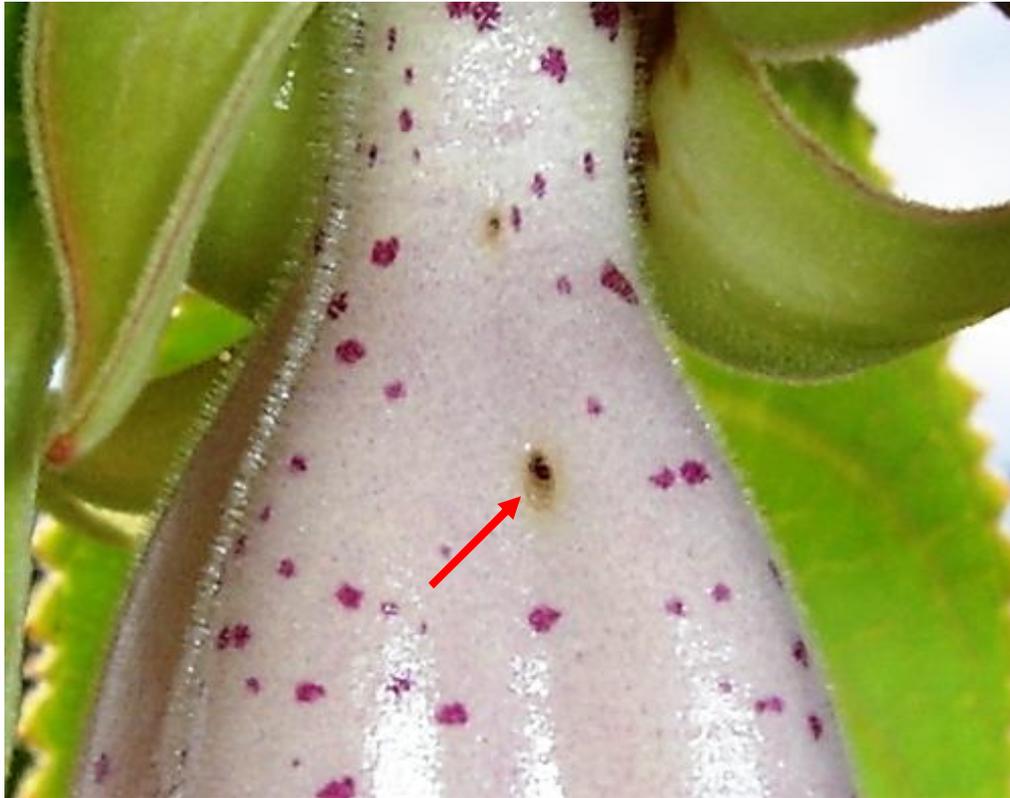


Figura 18: Área em destaque da perfuração feita pelo beija-flor *C. aureoventris* na corola de *Paliavana tenuiflora* (Foto L. Stabile).



Figura 19: Besouros visitantes florais de *Paliavana tenuiflora*.



Figura 20: Aranha (Thomisidae) predando *Frieseomelitta francoi* em flor de *Paliavana tenuiflora* (Foto L. Stabile).

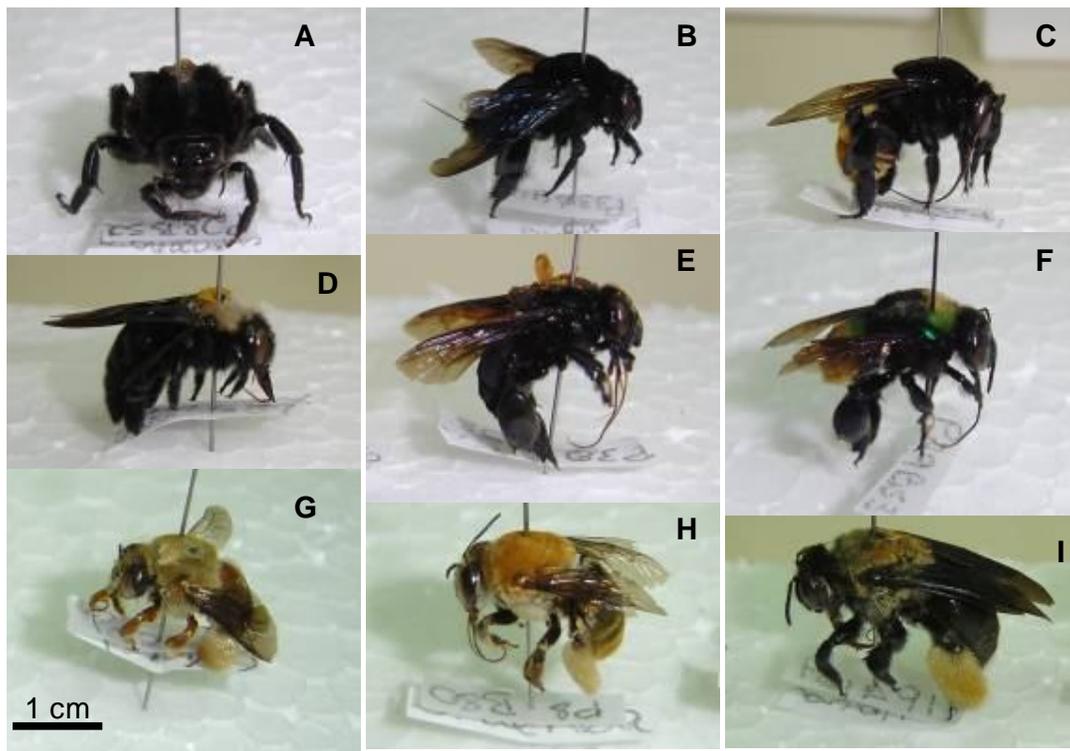


Figura 21: Abelhas coletadas nas flores de *Paliavana tenuiflora* em Mucugê - BA. A: *Bombus brevivillus*, B: *Eulaema nigrita*, C: *Eulaema cingulata*, D: *Xylocopa cearencis*, E: *Eufriesea danielis*, F: *Eufriesea nigroirita*, G: *Centris obsoleta*, H: *C. aenea* e I: *Epicharis flava* (Foto L. Stabile).

## **Anexo 2 – Normas para publicação: *Austral Ecology***

### **Manuscript Submission**

*Austral Ecology* is now using Manuscript Central for online submission and peer review. All new manuscripts must be submitted using Manuscript Central. Manuscripts submitted before this date are currently being considered and will follow the previous process.

To submit a manuscript, please follow the instructions below.

### **Preparation of the Manuscript**

Submissions should be printed, doubled-spaced, on one side only of A4 paper. The top, bottom and side margins should be 30 mm. Laser or near-letter quality print is essential. All pages should be numbered consecutively in the top right hand corner, beginning with the title page, and lines should be numbered consecutively on each page. New paragraphs should be indented. The hyphenation option should be turned off, including only those hyphens that are essential to the meaning.

### **Style**

The journal uses UK spelling and authors should therefore follow the latest edition of the Concise Oxford Dictionary. All measurements must be given in SI units as outlined in the latest edition of Units, Symbols and Abbreviations: A Guide for Medical and Scientific Editors and Authors (Royal Society of Medicine Press, London). Abbreviations should be used sparingly and only where they ease the reader's task by reducing repetition of long, technical terms. Initially use the word in full, followed by the abbreviation in parentheses. Thereafter use

the abbreviation. At the first mention of a chemical substance, give the generic name only. Trade names should not be used.

### **Parts of the manuscript**

Manuscripts should be presented in the following order: (i) title page, (ii) abstract and keywords, (iii) text, (iv) acknowledgements, (v) references, (vi) tables (each table complete with title and footnotes) and (vii) figures with figure legends. Footnotes to the text are not allowed and any such material should be incorporated into the text as parenthetical matter.

### **Title page**

The title page should contain: (i) the title of the paper; (ii) the full names of the authors; (iii) the addresses of the institutions at which the work was carried out, as well as the present address of any author if different from that where the work was carried out; and (iv) the full postal and email address, plus facsimile and telephone numbers, of the author to whom correspondence about the manuscript, proofs and requests for offprints should be sent.

The title should be short, informative and contain the major key words. A short running title (less than 40 characters, including spaces) should also be provided.

### **Abstract and key words**

Articles must have an abstract that states in 300 words or less the purpose, basic procedures, main findings and principal conclusions of the study. The abstract should not contain abbreviations or references. The names of organisms used should be given. Five key words should be supplied below the abstract for the purposes of indexing.

## **Text**

Authors should use the following subheadings to divide the sections of their manuscript: Introduction, Methods, Results, Discussion, Acknowledgements, References.

**Introduction:** This section should include sufficient background information to set the work in context. The aims of the manuscript should be clearly stated. The introduction should not contain either findings or conclusions.

**Methods:** This should be concise but provide sufficient detail to allow the work to be repeated by others.

**Results:** Results should be presented in a logical sequence in the text, tables and figures; repetitive presentation of the same data in different forms should be avoided. The results should not contain material appropriate to the Discussion.

**Discussion:** This should consider the results in relation to any hypotheses advanced in the Introduction and place the study in the context of other work. Only in exceptional cases should the Results and Discussion sections be combined.

## **Species nomenclature**

When the generic or specific name of the major study organism(s) is first used, the taxonomic family or affiliation should also be mentioned, both in the abstract and in the body of the text. Upon its first use in the title, abstract and text, the common name of a species should be followed by the scientific name (genus and species) in parentheses. However, for wellknown species, the scientific name may be omitted from the article title. If no common name exists in English, the scientific name should be used only.

## **References**

The Harvard (author, date) system of referencing is used. Consult a recent issue of the journal for the referencing format. Personal communications, unpublished data and publications from informal meetings are not to be listed in the reference list but should be listed in full in the text (e.g. A. Smith, unpublished data, 2000).

## **References in Articles**

We recommend the use of a tool such as EndNote or Reference Manager for reference management and formatting.

## **Tables**

Tables should be self-contained and complement, but not duplicate, information contained in the text. Tables should be numbered consecutively in Arabic numerals, with a comprehensive but concise legend above the table. Tables should be double-spaced and vertical lines should not be used to separate columns. Column headings should be brief, with units of measurement in parentheses; all abbreviations should be defined in footnotes. Footnote symbols: †, ‡, §, should be used (in that order) and \*, \*\*, \*\*\* should be reserved for P values. The table and its legend/footnotes should be understandable without reference to the text.

## **Figures**

All illustrations (line drawings and photographs) are classified as figures. Figures should be cited in consecutive order in the text. Each figure should be labeled on the back in very soft marker or chinagraph pencil, indicating name of author(s), figure number and orientation. Do not use an adhesive label. Figures

should be sized to fit within the column (78 mm), intermediate (118 mm) or the full text width (165 mm). Line figures should be supplied as sharp, black and white graphs or diagrams, drawn professionally or with a computer graphics package; lettering should be included. Photographs should be supplied as sharp, glossy black and white photographic prints and must be unmounted. Individual photographs forming a composite figure should be of equal contrast, to facilitate printing, and should be accurately squared. Photographs need to be cropped sufficiently to prevent the subject being recognized, or an eye bar used; otherwise, written permission to publish must be obtained. Magnifications should be indicated using a scale bar on the illustration. If supplied electronically, graphics should be supplied as high resolution (at least 300 d.p.i. at the final size) files, saved in .eps or .tif format. A high-resolution print-out must also be provided. Digital images supplied only as lowresolution print-outs cannot be used.

### **Figure legends**

Legends should be self-explanatory and should incorporate definitions of any symbols used. All abbreviations and units of measurement should be explained so that the figure and its legend is understandable without reference to the text. (Provide a letter stating copyright authorization if figures have been reproduced from another source.)

## Referências Bibliográficas

---

Ackermann M. & Weigend M. (2006) Nectar, Floral Morphology and Pollination Syndrome in Loasaceae subfam. Loasoideae (Cornales). *Annals of Botany* **98**, 503–514.

Araújo A. O., Souza V. C. & Chautems A. (2005) Gesneriaceae da Cadeia do Espinhaço de Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasil. Bot.* **28**, 109-135.

Barrett S. C. H. (1998) The evolution of mating strategies in flowering plants. *Elsevier Science Ltd* **3**, 1360 – 1385.

Bawa K. S. (1990) Plant-Pollinator Interactions in Tropical Rain Forests. *Annu. Ver. Ecol. Syst.* **21**, 399 – 422.

Bawa K. S., Perry D. R. & Beach J. H. (1985a) Reproductive Biology of Tropical Low Land Rain Forest Trees. I. Sexual Systems and Incompatibility Mechanisms. *American Journal of Botany* **72**, 331 – 345.

Brown R. & Weber A. (2004) Gesneriaceae and Scrophulariaceae. *Telopea* **10**, 543-571.

Buzato S. Sazima M. & Sazima I. (2000) Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. *Biotropica* **32**, 824-841.

Chautems A. & Weber A. (1999) Shoot and inflorescence architecture of the neotropical genus *Sinningia* (Gesneriaceae). In: Kurmann H, Hemsley AR, eds. The evolution of plant architecture. *Kew: Royal Botanic Gardens* 305–332.

Chautems A. Baracho G. S. & Siqueira Filho J. A. (2000) A new species of *Sinningia* (Gesneriaceae) from Northeastern Brazil. *Brttonia* **52**, 49–53.

Corbet S. A. (2000) Conserving Compartments in Pollination Webs. *Conservation Biology* **14**, 1229–1231.

Dicks L. V., Corbet S. A. & Pywell R. F. (2002) Compartmentalization in Plant-Insect Flower Visitor Webs. *The Journal of Animal Ecology* **71**, 32-43.

Dukas R. & Morse D. H. (2005) Crab spiders show mixed effects on flower-visiting bees and no effects on plant fitness components. *Ecoscience* **12**, 244 – 247.

Faegri K. & Van Der Pijl L. (1979) The principles of pollination ecology. 3rd edition. Pergamon Press, Oxford, England.

Fenster C. B., Armbruster W. S., Wilson P., Dudash M. R. & Thomson J. D. (2004) Pollination syndromes and floral specialization. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **35**, 375–403.

Galliot C., Stuurman J. & Kuhlemeier C. (2006) The genetic dissection of floral pollination syndromes. *Current Opinion in Plant Biology* **9**, 78–82.

Gerber M. A. (1985) The Relationship of Plant Size to Self-Pollination in *Mertensia Ciliata*. *Ecology* **66**, 762-772.

Giulietti A. M. & Pirani J. R. (1988) Patterns of geographic distribution of some plant species from the Espinhaço range, Minas Gerais, Bahia, Brazil. In: Hever W. R. & Vanzolini P. F. eds. Proceeding of a workshop on Neotropical distribution patterns. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências.

Gould S. J. & Lewontin R. C. (1978) The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A critique of the adaptationist programme. *Proc. R. Soc. London* **205**, 581 – 598.

Hansson L. (2003) Why ecology fails at application: should we consider variability more than regularity? *Oikos* **100**, 624-627.

Herrera C. M. (1996) Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a devil's advocate approach. In Lloyd D. G. & Barrett S. C. H. (Eds.) *Floral biology* 65–87. Chapman and Hall, New York, New York, USA.

Inouye D. W. (1980) The terminology of floral larceny. *Ecology* **61**, 1251-1253.

Inouye D. W. (1993) The ecology of nectar robbing. Handbook of experimental pollination biology. (Eds. Jones C. E. & Little R. J.). New York, 394-410.

Johnson S. D & Steiner K. E. (2000) Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology and Evolution* **15**, 140–143.

Jordano P., Bascompte J. & Olesen J. M. (2006) The ecological consequences of complex topology and nested structure in pollination webs. *In* Specialization and generalization in plant-pollinator interactions (Eds Waser N. M. & Ollerton J.) 173-199. University of Chicago Press. EEUU.

Kearns C. A. & Inouye D. W. (1993) Techniques for pollination biologists. University Press of Colorado, Niwot, Colorado.

Kearns C. A., Inouye D. W. & Waser N. M. (1998) Endangered Mutualisms: The Conservation of Plant-Pollinator Interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* **29**, 83-112.

Kevan P. G. (1972) Insect Pollination of High Arctic Flowers. *The Journal of Ecology* **60**, 831-847.

Knight T. M., Steets J. A., Vamosi J. C., Mazer S. J., Burd M., Campbell D. R., Dudash M. R., Johnston M. O., Mitchell R. J. & Ashman T. (2005) Pollen Limitation of Plant Reproduction: Pattern and Process. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **36**, 467–97.

Kress W. J. & Beach J. H. (1994) Flowering plant reproductive systems. P. 161-182. In: Baron K. S. *et. al.* La Selva: Ecology and Natural History of a neotropical Rain Forest. Chicago.

Machado I. C. & Lopes A. V. (2004) Floral Traits and Pollination Systems in the Caatinga, a Brazilian Tropical Dry Forest. *Annals of Botany* **94**, 365-376.

Memmott, J. (1999) The structure of a plant-pollinator food web. *Ecology Letters* **2**, 276–280.

Muchala N. (2003) Exploring the boundary between pollination syndromes: bats and hummingbirds as pollinators of *Burmeistera cyclostigmata* and *B. tenuiflora* (Campanulaceae). *Oecologia* **134**, 373–380.

Olesen J. M., Bascompte J., Dupont Y. L. & Jordano P. (2006) The smallest of all worlds: pollination networks. *Journal of Theoretical Biology* **240**, 270-276.

Perez F., Arroyo M. T. & Medel R. (2006) Evolución de adaptaciones para la autofertilización automática en especies con sistemas de polinización especializados. Reunión Argentina de Ecología – Córdoba, 374.

Perret M., Chautems A., Spichiger R., Peixoto M. & Savolainen V. (2001) Nectar Sugar Composition in Relation to Pollination Syndromes in Sinningieae (Gesneriaceae). *Annals of Botany* **87**, 267-273.

Perret M., Chautems A., Spichiger R., Kite G. & Savolainen V. (2003) Systematics and evolution of tribe Sinningieae (Gesneriaceae): evidence from phylogenetic analyses of six plastid dna regions and nuclear ncpGS1. *American Journal of Botany* **90**, 445–460.

Perret M., Chautems A. & Spichiger R. (2006) Dispersal-vicariance analyses in the Tribe Sinningieae (Gesneriaceae): a clue to understanding biogeographical history of the Brazilian Atlantic Forest. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **93**, 340–358.

Perret M., Chautems A., Spichiger R., Barraclough T. G. & Savolainen V. (2007) The geographical pattern of speciation and floral diversification in the Neotropics: the Tribe Sinningieae (Gesneriaceae) as a case study. *Evolution* **61**, 1641–1660.

Proctor M., Yeo P. & Lack A. (1996) The Natural History of Pollination. Harper Collins Publishers.

Ramalho M. & Batista M. A. (2005) Polinização na Mata Atlântica: perspectiva ecológica da fragmentação. *In* Mata Atlântica e Biodiversidade. Frankei C. R., Rocha P. L. B., Klein W. & Gomes S. L. (Orgs.). Ed. EDUFBA.

SanMartin-Gajardo I. & Sazima M. (2004) Non euglossine bees also function as pollinators of *Sinningia* species (Gesneriaceae) in southeastern Brazil. *Plant Biology* **6**, 506–512.

Sanmartin-Gajardo I. & Sazima M. (2005) Chiropterophily in Sinningieae (Gesneriaceae): *Sinningia brasiliensis* and *Paliavana prasinata* are bat-pollinated, but *P. sericiflora* is not. Not yet? *Annals of Botany* **95**, 1097–1103.

Sanmartin-Gajardo I. & Sazima M. (2005a) Espécies de *Vanhouttea* Lem. E *Sinningia* Nees (Gesneriaceae) polinizadas por beija-flores: interações relacionadas ao hábitat da planta e ao néctar. *Rev. Brasil. Bot.* **28**, 441-450.

Smith J. F., Wolfram J. C., Brown C. L., Carroll C. L. & Denton D. S. (1997) Tribal relationships in the Gesneriaceae: evidence from DNA sequences of the chloroplast gene *ndhF*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **84**, 50 – 66.

Stebbins G. L. (1970) Adaptive Radiation of Reproductive Characteristics in Angiosperms, I: Pollination Mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* **1**, 307-326.

Vasquez D. P. & Aizen M. A. (2004) Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant-pollinator interactions. *Ecology* **85**, 1251-1257.

Waser N. M., Chittka L., Price M. V., Williams N. M. & Ollerton J. (1996) Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* **77**, 1043–1060.

Wiehler H. (1983) A synopsis of neotropical Gesneriaceae. *Selbyana* **6**, 1–219.

Zimmer E. A., Roalson E. H., Skog L. E., Boggan J. K. & Idnurm A. (2002)  
Phylogenetic relationships in the Gesnerioideae (Gesneriaceae) based on  
nrDNA ITS and cdDNA trnL-F and trnE\_T spacer region sequences. *American  
journal of Botany* **89**, 296 – 311.