



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO OESTE DO PARÁ
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA, PÓS-GRADUAÇÃO E INOVAÇÃO TECNOLÓGICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM RECURSOS NATURAIS DA AMAZÔNIA**

**BIOLOGIA FLORAL E REPRODUTIVA DE UMA ESPÉCIE DE
Psittacanthus (LORANTHACEAE) POLINIZADA POR ABELHAS**

SÔNIA JACOBSON CASTRO

**Santarém, Pará
Março, 2018**

SÔNIA JACOBSON CASTRO

**BIOLOGIA FLORAL E REPRODUTIVA DE UMA ESPÉCIE DE
Psittacanthus (LORANTHACEAE) POLINIZADA POR ABELHAS**

Orientador: DR. RODRIGO FERREIRA FADINI

Dissertação apresentada à Universidade Federal do Oeste do Pará – UFOPA, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais, junto ao Programa de Pós-Graduação *Stricto Sensu* em Recursos Naturais da Amazônia.

Área de concentração: Estudos e Manejos dos Ecossistemas Amazônicos

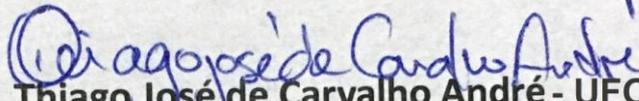
**Santarém, Pará
Março, 2018**

BIOLOGIA FLORAL E REPRODUTIVA DE UMA ESPÉCIE DE *Psittacanthus* (LORANTHACEAE) POLINIZADA POR ABELHAS

Esta dissertação foi julgada adequada para a obtenção do Título de Mestre em Recursos Naturais da Amazônia, Área de concentração: Estudos e Manejos da Biodiversidade Amazônica. Aprovada em sua forma final pelo Programa de Pós-Graduação *Stricto Sensu* em Recursos Naturais da Amazônia, nível de mestrado, da Universidade Federal do Oeste do Pará – UFOPA, em 26 de março de 2017.

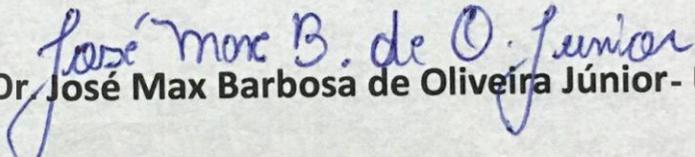
Dr. Troy Patrick Beldini - UFOPA
Coordenador Programa de Pós-Graduação em Recursos Naturais da Amazônia

Apresentada à Comissão Examinadora, integrada pelos Professores:



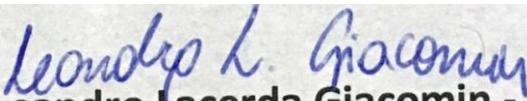
Dr. Thiago José de Carvalho André - UFOPA

Examinador 01



Dr. José Max Barbosa de Oliveira Júnior - UFOPA

Examinador 02



Dr. Leandro Lacerda Giacomin - UFOPA

Examinador 03



Dr. Rodrigo Ferreira Fadini
Orientador - UFOPA

Santarém, Março, 2018

**Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)
Sistema Integrado de Bibliotecas – SIGI/UFOPA**

C355b Castro, Sônia Jacobson

Biologia floral e reprodutiva de uma espécie de *Psittacanthus* (Loranthaceae) polinizada por abelhas./ Sônia Jacobson Castro. – Santarém, 2018.

46 fls.: il.

Inclui bibliografias.

Orientador: Rodrigo Ferreira Fadini

Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Oeste do Pará, Pró-Reitoria de Pesquisa, Pós-Graduação e Inovação Tecnológica, Instituto de Ciências e Tecnologias das Águas, Programa de Pós-Graduação *Stricto Sensu* em Recursos Naturais da Amazônia.

1. Performance de polinização. 2. Biologia floral. 3. Amazônia. I. Fadini, Rodrigo Ferreira, *orient.* II. Título.

CDD: 23 ed. 576.875098115

Bibliotecária - Documentalista: Renata Ferreira – CRB/2 1440

DEDICATÓRIA

*Ao meu porto seguro, minha família! Meus pais Joaquim Gomes Pereira e Dalva Jacobson Pereira e
meu esposo Arlison B. Castro!
A meus irmãos, sobrinhos, sogros e cunhados!*

AGRADECIMENTOS

A Deus, primeiramente! Pela saúde e perseverança, porque Dele veio à força que precisei para cumprimento dessa jornada;

Muitas pessoas, de diferentes maneiras e distintos lugares, ajudaram-me a concluir este trabalho, muitos foram os obstáculos. Mas, igualmente numerosos foram os incentivos. Eu os agradeço!

Ao professor Dr. Rodrigo Ferreira Fadini pela orientação, dedicação, conselhos, paciência e pela oportunidade de me orientar trabalhando e pela imensa amizade;

A minha Família que mesmo de longe se faziam tão presentes nos momentos mais difíceis, por todo o incentivo e apoio na busca por meus objetivos e por suportar mais dois anos de visitas esporádicas e curtíssimas. Em especial a meu pai Joaquim Gomes Pereira e minha mãe Dalva Jacobson Pereira; a meus irmãos: Eloy, Dirceu, Alexssandra, Solange, Raquel e sobrinhos Alesxandre, Guilherme, Mateus, Gustavo, Jessé, Maria Luisa, Estefane Dalva e Arthur. A meu Sogro José Ribamar e sogra Elzimar Castro e a meus cunhados Anderson e Elida.

Aos grandes parceiros e amigos de campo, Natalia, Anderson Castro e Nenem pela imensa ajuda em campo e dedicação durante as coletas,

Agradeço aos professores: Edson Varga Lopes, Adenomar Carvalho e Taidés Tavares do Santos e ao técnico de laboratório Marcos Diones Santana pelo empréstimo de equipamentos; Agradeço ao Professor Luis Reginaldo pelo empréstimo de sua casa usada como base em Alter do Chão;

Agradeço, imensamente, ao meu esposo Arlison Bezerra Castro pelo carinho e companheirismo até mesmo no campo, firme e forte ao meu lado, nos momentos mais difíceis;

Agradeço aos amigos Marcos Diones, Brenna Celina, Bruna Cristina, Everton, aos colegas da turma PGRNA/2016, pela amizade e momentos de descontração, pelas discussões e por ter ouvido as minhas reclamações por tanto tempo;

À bolsista Natalia Araújo, por toda a cumplicidade e companheirismo;

Aos membros da banca pela disponibilidade em comparecer à minha defesa;

Ao Conselho Nacional de Pesquisa (CNPq) pela concessão de bolsa de mestrado;

A UFOPA, pelo curso de mestrado e pelo suporte.

E a todos que ao longo desses dois anos, direta ou indiretamente contribuíram para que essa jornada fosse eficientemente cumprida;

O meu muito obrigada !!!

EPÍGRAFE

“Se as abelhas desaparecerem da face da Terra, a humanidade terá apenas mais quatro anos de existência. Sem abelhas não há polinização, não há reprodução da flora, sem flora não há animais, sem animais não haverá raça humana.” Albert Einstein

Castro, Sônia Jacobson. **BIOLOGIA FLORAL E REPRODUTIVA DE UMA ESPÉCIE DE *Psittacanthus* (LORANTHACEAE) POLINIZADA POR ABELHAS**. 2018. 46 páginas. Dissertação de Mestrado em Ciências Ambientais. Área de Concentração: Estudos e Manejos de Ecossistemas Amazônicos- Programa de Pós-Graduação em Recursos Naturais da Amazônia. Universidade Federal do Oeste do Pará - UFOPA, Santarém, 2018.

RESUMO

O gênero *Psittacanthus* (Loranthaceae), grupo de ervas-de-passarinho de ampla distribuição na região neotropical, é conhecido por suas flores majoritariamente ornitófilas, com cores vibrantes, sem cheiro e com tubo floral semi-definido. *Psittacanthus eucalyptifolius* (Kunth) G.Don, no entanto é a única do gênero, que se tem conhecimento, a ser visitada por abelhas. Nesse estudo apresentamos dados sobre a biologia floral, visitantes florais e sistema reprodutivo da espécie, para avaliar a performance da polinização efetuada por abelhas, com ênfase no mecanismo de polinização e na interação polinizador-planta. O estudo foi conduzido em uma mancha de vegetação de savana amazônica, próximo à vila de Alter-do-Chão, Santarém, Pará. (2°31'S; 59°00'W), Pará, Brasil. Após 31.15 horas de filmagens em 2016, registramos 170 visitas às flores de *P. eucalyptifolius*, de pelo menos 5 espécies de abelhas. *Xylocopa frontalis* foi a espécie de maior performance em termos de número de visitas e tempo dedicado às flores, além de tocar nas partes reprodutivas em >95% das visitas. Dentre todas as espécies deste gênero a espécie *P. eucalyptifolius* é a única, até o momento, não efetivamente polinizada por aves, sendo sua polinização feita exclusivamente por abelhas.

Palavras chaves: Amazônia; biologia floral; performance de polinização.

Castro, Sônia Jacobson. **BIOLOGIA FLORAL E REPRODUTIVA DE UMA ESPÉCIE DE *Psittacanthus* (LORANTHACEAE) POLINIZADA POR ABELHAS.** 2018. 46 páginas. Dissertação de Mestrado em Ciências Ambientais. Área de Concentração: Estudos e Manejos de Ecossistemas Amazônicos- Programa de Pós-Graduação em Recursos Naturais da Amazônia. Universidade Federal do Oeste do Pará- UFOPA, Santarém, 2018.

ABSTRACT

The genus *Psittacanthus* (Loranthaceae), known by the colorful, scentless flowers, pollinated by hummingbirds, with wide distribution in the neotropical region. *Psittacanthus eucalyptifolius* (Kunth) is the only species of the genus pollinated by bees. Here we present data on floral biology, floral visitors and the reproductive system of the species, to evaluate performance of bee pollination, with emphasis on pollinator mechanism and pollinator-plant interaction. The study was conducted in a patch of Amazon savannah vegetation, near the village of Alter-do-Chão (2 ° 31'S, 59 ° 00'W), Pará, Brazil. After 31.15 hours of filming in 2016, we recorded 170 visits to the flowers of *P. eucalyptifolius*, from at least five bee species. *Xylocopa frontalis* was the species with highest performance in terms of number of visits and time dedicated to flowers, in addition to touching reproductive parts in > 95% of visits. Of all the species of this genus, *P. eucalyptifolius* is a unique, so far, not effectively pollinated by birds, and its pollination by bees exclusively.

Keywords: Amazon; floral biology; pollination performance.

SUMÁRIO

DEDICATÓRIA	iv
EPIÍGRAFE	viii
RESUMO	ix
ABSTRACT	x
1. INTRODUÇÃO GERAL E REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	1
1.2. OBJETIVOS.....	6
1.2.1 Objetivo geral	6
1.2.2. Objetivos específicos.....	6
2. REFERÊNCIAS	7
CAPÍTULO I	10
1. INTRODUÇÃO	12
2. MATERIAL E MÉTODOS	14
2.1. Área de estudo	14
2.2. Espécie estudada	15
2.3. Morfometria e biologia floral	15
2.4. Produção de néctar	16
2.5. Identificação dos visitantes florais e taxa de visitação.....	17
2.6. Carga polínica nos visitantes.....	17
2.5. Experimento de polinização (sistema reprodutivo) e carga polínica sobre os estigmas	18
3. RESULTADOS	19
3.1. Período de floração, morfometria e longevidade floral.....	19
3.2. Produção de néctar	20
4. DISCUSSÃO	25
5. AGRADECIMENTOS	28
6. CONCLUSÃO	29
7. REFERÊNCIAS	30
8. ANEXO	33

1. INTRODUÇÃO GERAL E REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

A história natural de processos mutualísticos começou a ser estudado a mais de 150 anos quando Charles Darwin ao publicar seu livro “A origem das espécies” descreveu o caso das adaptações mútuas entre plantas e abelhas como exemplo da atuação da seleção natural.

Consigo assim perceber como uma flor e uma abelha podem paulatinamente (simultânea ou alternadamente) modificar-se e adaptar-se uma à outra, no sentido de um equilíbrio perfeito, através da preservação contínua de todos os indivíduos que apresentam ligeiros desvios de estrutura que são mutuamente favoráveis, (DARWIN, [1859] 2009).

Darwin em suas observações descreveu que as plantas forneciam recurso (néctar), para os insetos, que em contra partida carregavam seus grãos de pólen (DARWIN, [1859] 2009). Entretanto, essa função era ainda desconhecida cerca de 150 anos atrás. Mas, foi apenas após o trabalho Darwin (1862), que diversos estudos elaboraram a visão de que um conjunto de combinações de traços florais reflete o tipo de polinizador (Faegri e van der Pijl, 1966).

Numerosas espécies de plantas contam com polinizadores animais para sua reprodução e evoluíram com elas através da seleção direcional em direção a um complexo de fenótipos que aumentam o sucesso reprodutivo da planta, tal como: arquitetura floral, cor, aroma e néctar (Fenster et al. 2004). Esses padrões de caracteres comuns, aos quais as flores de origens evolutivas bem diferentes podem convergir, foram reconhecidos mais tarde como síndromes de polinização (Fenster et al. 2004). Ao passo que os dispersores de pólen foram denominados polinizadores, sendo assim, crucial no sucesso reprodutivo de plantas com flores e, portanto, na diversidade vegetal (Bascompte e Jordano 2007).

A polinização é um serviço ecossistêmico chave, pois assegura tanto a manutenção da variabilidade genética entre as espécies vegetais, como a produção e a qualidade de diversas culturas agrícolas (Breeze et al. 2011). Diversos estudos têm sido realizados na região tropical para entender as consequências ecológicas e evolutivas das mudanças de polinizadores dentro de gêneros de plantas, dentre os quais se destacam as herbáceas *Penstemon*, *Mimulus*, *Ipomoea*, *Costus*, *Aquilegia*, *Silene* e *Salvia* (citado em Thomson & Wilson 2008). Apesar disso, pouca atenção tem sido dada a performance de diferentes grupos de visitantes florais como polinizadores de outros grupos funcionais de plantas, a exemplo as plantas parasitas.

34 Plantas parasitas são um grupo funcional de plantas especializadas, caracterizadas
35 por completar todo seu ciclo de vida em associação com um hospedeiro, reduzindo sua
36 performance (Pennings e Callaway, 2002; Nickrent e Musselman, 2004), principalmente pela
37 aquisição parasitária de recursos essenciais a outras plantas, através de um órgão
38 especializado denominado haustório, o qual penetra os feixes vasculares do hospedeiro
39 (Tesitel, 2016). Tais plantas, de acordo com o grau de dependência do hospedeiro podem ser
40 classificadas de duas formas: hemiparasitas e holoparasitas (Heide-Jørgensen, 2008).
41 Hemiparasitas, são plantas clorofiladas e produzem seus fotoassimilados retirando apenas
42 água e sais minerais dos hospedeiros, ao passo que holoparasitas retiram todos os compostos
43 orgânicos que necessitam dos hospedeiros, pois não realizam fotossíntese (Nickrent, 2012;
44 Tesitel, 2016).

45 A ordem Santalales abriga o maior grupo de plantas parasitas entre as Angiospermas,
46 distribuídas em 18 famílias, 160 gêneros e mais de 2200 espécies. Destas, as famílias
47 Loranthaceae (Juss), Misodendraceae J. (Agardh), Santalaceae (R. Br.) e Viscaceae (Batsch)
48 são as maiores representantes dos parasitas aéreos (Nickrent et al., 2010; 2011). Essas plantas
49 compreendem um grupo diverso de hemiparasitas (~1600 espécies) com distribuição mundial,
50 exceto nos polos (Nickrent, 2011). Sendo, Loranthaceae (Juss) a família com o maior número
51 de espécies, com 940 espécies distribuídas em 74 gêneros, sendo que destes o gênero
52 *Psittacanthus* (Horan) é o mais diversificado, com 120 espécies conhecidas (Kuijt, 2009).

53 *Psittacanthus* faz parte da Tribo Psittacanthae (Horan), composta por quatro
54 subtribos: Ligarinae, Notanterinae, Psittacatherinae e Tupeinae (Nickrent et al., 2010). O
55 gênero se distribui do México ao norte da Argentina, com uma pequena representação na
56 Jamaica e nas Antilhas (Kuijt, 2009), sendo 42 espécies com ocorrência confirmada para o
57 Brasil (Arruda et al., 2012) onde são popularmente conhecidas como ervas-de-passarinho.

58 Estudos acerca das ervas de passarinho tem sido realizados em vários lugares a exemplo:
59 Austrália, América Central e América do Sul (Fadini et al. 2018). No Brasil, de modo geral,
60 estudos com esse grupo tem-se concentrado no Cerrado e em algumas áreas de savana
61 Amazônica, estando o gênero *Psittacanthus* entre os que contêm maior número de estudos
62 (Arruda et al., 2006, 2012, 2013; Fadini et al., 2009; Fadini e Lima, 2012, Fadini et al. 2018),
63 geralmente em regiões de florestas baixas e abertas fator que proporciona uma melhor logística de
64 amostragem.

65 Ervas de passarinho são assim conhecidas devido à estrita relação mutualista que
66 possuem com algumas espécies de aves (Cazetta e Galetti, 2003; Nickrent, 2011; Arruda et
67 al., 2012), que após consumirem seus frutos, dispersam as sementes sobre o galho de uma

68 planta (Kuijt e Hansen 2015), por vezes distante ou não da planta matriz. Tal processo torna-
69 se possível devido a uma substância pegajosa que recobre as sementes, denominada viscina,
70 que auxília em sua fixação do galho de um potencial hospedeiro (Nickrent, 2011). Este, por
71 sua vez, se for compatível física e quimicamente com a erva de passarinho, permitirá seu
72 crescimento e reprodução à custo da sua própria sobrevivência (Fadini, 2011; Tesitel, 2016).
73 Mas, a dispersão de sementes é apenas uma fase intermediária para alcançar o
74 estabelecimento dessas plantas. Não obstante, outro processo chave para o seu sucesso
75 reprodutivo é a polinização.

76 As flores de *Psittacanthus* estão entre as mais bonitas da família, além de exibirem
77 coadaptações que favorecem a ornitofilia (Kuijt, 2009; Nickrent, 2011), algumas espécies
78 possuem flores com uma combinação de vermelho, amarelo e laranja, que atrai algumas
79 espécies de beija-flores (Kuijt, 2009). Acredita-se que a diversificação do gênero se deve à
80 sua interação com aves (Vidal-Russel e Nickrent, 2008). Entretanto, estudos tem mostrado
81 que outros grupos de organismos também podem ser polinizadores efetivos do gênero
82 *Psittacanthus*. A exemplo, Ramos (2002) reportaram morcegos como polinizadores como de
83 *P. acinarius* (Mart.) no Pantanal, ao passo que abelhas em savanas Amazônicas são
84 polinizadores de *Psittacanthus eucalyptifolius* (Fadini et al. 2018).

85 *Psittacanthus eucalyptifolius* é uma planta parasita com ocorrência na região Norte e
86 Nordeste do Brasil, além de outros países da América do Sul (Suriname, Guiana Francesa,
87 Peru, Venezuela e Colômbia), sempre associada a áreas abertas (Kuijt, 2009). Apresenta
88 inflorescência com dois ou três pares de tríades, possui flores perfumadas, bissexuais, cujas
89 pétalas são fundidas na base formando um tubo de corola curta e contorcida (que lembra um
90 pescoço de cisne - *Psittacanthus collum-cygni*). Sua floração ocorre entre os meses de
91 novembro a março, com pico de flores em antese nos meses de janeiro a fevereiro e sua
92 frutificação ocorre entre os meses de fevereiro a julho, com pico em maio, na região de Alter
93 do Chão (Castro, S. J, et al. 2018, dados não publicados). E ocorre frequentemente associada
94 ao hospedeiro *Vatairea macrocarpa* (Benth) Ducke, no entanto já foi registrado em outras
95 leguminosas (Fadini 2011; Fadini e Lima 2012).

96 Sabe-se que as interações mutualísticas entre plantas e visitantes florais, constituem
97 um papel importante na manutenção da biodiversidade em comunidades terrestres (Memmont,
98 1999), principalmente polinização. Ao analisar dados sobre a produção de frutas, vegetais e
99 sementes em 200 países Klein et al. (2007), concluíram que 87% das culturas globais mais
100 importantes dependem da polinização por animais e que para 13% destas culturas os
101 polinizadores são essenciais pois a produção é altamente dependente deste agentes

102 polinizadores. Visitantes florais denotam certa preferência por recursos como néctar e pólen
103 (Rech et al., 2014), em contrapartida, algumas características fenotípicas da flor (a exemplo:
104 tamanho e morfologia) podem conferir exclusão a determinados visitantes florais, podendo
105 limitar alguns visitantes e/ou estabelecer uma relação de dependência com outros.

106 Adaptações recíprocas, como sugeridas por Darwin desde o século XIX, poderiam
107 ser resultantes das interações entre plantas e polinizadores. Para Herrera *et al.* (2006), essas
108 adaptações podem gerar especificidade entre as estruturas morfológicas da planta e do
109 polinizador, restringindo o serviço de polinização a grupos morfológicamente especializados.
110 Assim, as características florais das plantas podem indicar quais são seus possíveis
111 polinizadores. Logo, flores pequenas, sem glândulas odoríferas e cores chamativas,
112 geralmente são anemófilas (Vidal e Vidal, 2000), ao passo que flores grandes e vistosas são
113 visitadas e polinizadas por animais (Faegri e van der Pijl, 1979; Fischer et al., 2014). No
114 entanto, muitas vezes a visita nem sempre é uma garantia de polinização efetiva (Howe e
115 Westley, 1997).

116 A evolução e a diversificação das angiospermas ocorreram provavelmente devido à
117 polinização por insetos (Friedman, 2009), sendo abelhas, moscas e vespas os principais
118 agentes de polinização (Raven et al., 1992, FAO, 2004), abelhas são responsáveis pela
119 polinização de 70% das espécies agrícolas no mundo (FAO, 2004). Atualmente, cerca de
120 20.000 espécies de abelhas são conhecidas no mundo (ITIS 2010), a grande maioria possui
121 hábitos solitários.

122 Recentemente, flores de *P. eucalyptifolius* foram registradas sendo visitadas por
123 abelhas solitárias, de grande porte, em áreas de savana amazônica localizadas no município de
124 Santarém-PA (Fadini et al., 2018). No entanto, não sabemos se a visita resulta em polinização
125 efetiva. Entre os visitantes florais, temos aqueles que são esporádicos, frequentes,
126 oportunistas, generalistas ou especialistas. Mas, para ser um polinizador efetivo, é preciso
127 realizar a transferência do pólen das anteras para o estigma da flor de uma mesma espécie
128 (Alves-dos-Santos et al. 2016). Assim, neste estudo nos apresentamos dados sobre a
129 morfologia e biologia floral da espécie *Psittacanthus eucalyptifolius*, com ênfase nos
130 mecanismos de polinização e na interação polinizador – planta, a fim de caracterizar a
131 polinização e o sistema reprodutivo dessa espécie na expectativa de entender a participação
132 dos polinizadores no seu sucesso reprodutivo.

133 Portanto, neste estudo, integramos informações sobre a ecologia reprodutiva e
134 polinização da espécie. Em específico, buscamos responder às seguintes questões: (1) A
135 fenologia de abertura floral e produção de néctar da espécie é semelhante a uma flor

136 tipicamente ornitófila ou entomófila? (2) Qual a quantidade de pólen carregada pelos
137 diferentes visitantes florais e a carga polínica depositada pelos mesmos nos estigmas das
138 flores, em comparação com outros tratamentos experimentais (geitonogamia, xenogamia e
139 polinização autônoma)? E (3) *P. eucalyptifolius* é limitada por pólen? Qual a efetividade de
140 polinização dos principais visitantes florais em comparação aos tratamentos experimentais
141 previamente mencionados?

142

143

144

145

146

147

148

149

150

151

152

153

154

155

156

157

158

159

160

161

162

163

164

165

166

167

168

169

170 **1.2. OBJETIVOS**

171

172 **1.2.1 Objetivo geral**

173

174 Descrever e avaliar a biologia floral, a polinização e o sistema reprodutivo de
175 *Psittacanthus eucalyptifolius*.

176

177 **1.2.2. Objetivos específicos**

178

179 • Quantificar e avaliar a produção e concentração de néctar acumulado e ao longo do
180 dia;

181

182 • Quantificar a carga polínica nos polinizadores e sobre os estigmas das flores;

183

184 • Descrever e quantificar as visitas entre os visitantes e as flores;

185

186 • Caracterizar o sistema reprodutivo de *Psittacanthus eucalyptifolius*;

187

188

189

190

191

192

193

194

195

196

197

198

199

200 2. REFERÊNCIAS

- 201 ALVES-DOS-SANTOS, Isabel, SILVA, Claudia Inês da; PINHEIRO, Mardiore e
 202 KLEINERT, Astrid de Matos Peixoto. Quando um visitante floral é um polinizador?
 203 **Rodriguésia** 67(2), p. 295-307. 2016.
 204
- 205 ARRUDA, Rafael; CARVALHO, Lucélia Nobre; DEL-CLARO, Kleber. Host specificity of a
 206 Brazilian mistletoe, *Struthanthus aff. polyanthus* (Loranthaceae), in cerrado tropical
 207 savanna. **Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 201, n. 2, p.
 208 127-134, 2006.
 209
- 210 ARRUDA, Rafael et al. Ecology of neotropical mistletoes: an important canopy-dwelling
 211 component of Brazilian ecosystems. **Acta Botanica Brasilica**, v. 26, n. 2, p. 264-274, 2012.
 212
- 213 ARRUDA, Rafael et al. Two mistletoes are too many?: Interspecific occurrence of mistletoes
 214 on the same host tree. **Acta Botanica Brasílica (Impresso)**, v. 27, p. 226-230, 2013.
 215
- 216 BASCOMPTE, JORDI E JORDANO, PEDRO. Plant-Animal Mutualistic Networks: The
 217 Architecture of Biodiversity. **Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst**, v. 38:5, p. 67–93, 2007.
 218
- 219 BREEZE, T.D; BAILEY, A. P; BALCOMBE, K.G; POTTS, S.G. Pollination services in the
 220 UK: How important are honeybees? **Agriculture, Ecosystems & Environment**, v. 142, p.
 221 137-143, 2011.
 222
- 223
- 224 CAZETTA, E.; GALETTI, M. Ecologia das ervas-de-passarinho. **Ciência Hoje**, v. 33, n. 194,
 225 p. 72-74, 2003.
 226
- 227 FADINI, Rodrigo Ferreira; GONÇALVES, Danielly Caroline Miléo; REIS, Rúbia Patrícia
 228 Fernandes. Consistency in seed-deposition patterns and the distribution of mistletoes among
 229 its host trees in an Amazonian savanna. **Australian Journal of Botany**, v. 57, n. 8, p. 640-
 230 646, 2010.
 231
- 232 DARWIN, CHARLES. (2009) **A origem das espécies**.
 233
- 234 FADINI, Rodrigo Ferreira. Non-overlap of hosts used by three congeneric and sympatric
 235 loranthaceous mistletoe species in an Amazonian savanna: host generalization to extreme
 236 specialization. **Acta Botanica Brasilica**, v. 25, n. 2, p. 337-345, 2011.
 237
- 238 FADINI, Rodrigo F.; LIMA, Albertina P. Fire and host abundance as determinants of the
 239 distribution of three congener and sympatric mistletoes in an Amazonian
 240 savanna. **Biotropica**, v. 44, n. 1, p. 27-34, 2012.
 241
- 242 FADINI, Rodrigo F. et al. Bat and bee pollination in mistletoes, a genus regarded as
 243 exclusively hummingbird-pollinated. **Ecology**, v.xx, p. xx, 2018. Doi: 10.1002/ecy.2140.
 244
- 245 FAEGRI, Knut; VAN DER PIJL, Leendert. **Principles of pollination ecology**. Elsevier,
 246 2013.
 247

- 248 FAO (Food and Agriculture Organization). **Conservation and management of pollinators**
 249 **for sustainable agriculture** – the international response. p. 19-25, 2004
 250
- 251 FENSTER, CHARLES B; ARMBRUSTER, W. SCOTT; WILSON, PAUL; DUDASH,
 252 MICHELE R; E THOMSON, JAMES D. Pollination syndromes and floral Specialization.
 253 **Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.** v35, p, 375–403, 2004.
 254
- 255 FISCHER, Erich; ARAUJO, AC de; GONÇALVES, Fernando. Polinização por vertebrados.
 256 *In*: RECH, André Rodrigo et al. Biologia da polinização. **Editores Projeto Cultural, Rio de**
 257 **Janeiro**, p. 524, 2014.
 258
- 259 FRIEDMAN, William E. The meaning of Darwin’s “abominable mystery”. **American**
 260 **Journal of Botany**, v. 96, n. 1, p. 5-21, 2009.
 261
- 262 HEIDE-JØRGENSEN, H. **Parasitic flowering plants**. Brill, 2008.
 263
- 264 HERRERA, Carlos M.; PÉREZ, Ricardo; ALONSO, Conchita. Extreme intraplant variation
 265 in nectar sugar composition in an insect-pollinated perennial herb. **American Journal of**
 266 **Botany**, v. 93, n. 4, p. 575-581, 2006.
 267
- 268 HOWE, Henry F.; WESTLEY, Lynn C. Ecology of pollination and seed dispersal. *In*:
 269 CRAWLEY, M. j. **Plant Ecology, Second** ed. Blackwell Scientific, Oxford, p. 262-283,
 270 1997.
 271
- 272 IT IS- INTERAGENCY TAXONOMIC INFORMATION SYSTEM . Catalogue of life: 2010
 273 annual checklist. 2010.
 274 <http://www.catalogueoflife.org/annualchecklist/2010/details/database/id/67> (último acesso em
 275 07/03/2018)
 276
- 277 KLEIN, Alexandra-Maria et al. Importance of pollinators in changing landscapes for world
 278 crops. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 274, n. 1608,
 279 p. 303-313, 2007.
 280
- 281 KUIJT, J. Monograph of *Psittacanthus* (Loranthaceae). **Systematic Botany Monographs**, v.
 282 p. 86, 2009.
 283
- 284 KUIJT, Job; HANSEN, Bertel. Loranthaceae. *In*: **Flowering Plants. Eudicots**. Springer,
 285 Cham, 2015. p. 73-119.
 286
- 287 MEMMOTT, J. The structure of a plant-pollinator food web. **Ecology letters**, v. 2, n. 5, p.
 288 276-280, 1999.
 289
- 290 NICKRENT, D. L. et al. A revised classification of Santalales. **Taxon**, v. 59, n. 2, p. 538-558,
 291 2010.
 292
- 293 NICKRENT, D. L. Santalales (including mistletoes). **Encyclopedia of Life Sciences (ELS)**.
 294 John Wiley & Sons, Ltd: Chichester. DOI: 10.1002/9780470015902.a0003714.pub2 , 2011.
 295

- 296 NICKRENT D.L. **Parasitic plant genera and species**. [online]. Disponível em
297 <http://www.parasiticplants.siu.edu/ParPlantNumbers.pdf>. [cesso em 08 de março de 2017],
298 2012.
- 299
300 NICKRENT, D. L.; MUSSELMAN, L. J. Introduction to parasitic flowering plants. **The**
301 **Plant Health Instructor**, v. 13, p. 300-315, 2004.
- 302
303 PENNING, S. C.; CALLAWAY, R. M. Parasitic plants: parallels and contrasts with
304 herbivores. **Oecologia**, v. 131, n. 4, p. 479-489, 2002.
- 305
306 RAMOS, L. **Polinização por beija-flores e morcegos em duas espécies de *Psittacanthus***
307 **(Loranthaceae) no Pantanal Sul-Mato-Grossense**. 2002. Dissertação de mestrado,
308 Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Mato Grosso do Sul, Brazil. 2002
- 309
310 RAVEN, P. H.; EVERT, R. F.; EICHHORN, S. E. 1992. **Biologia Vegetal**. 5ª ed. Ed.
311 Guanabara Koogan. Rio de Janeiro.
- 312
313 RECH, A. R et al. (Ed.). **Biologia da polinização**. Projecto Cultural, 2014.
- 314
315 TĚŠITEL, J. Functional biology of parasitic plants: a review. **Plant Ecology and Evolution**,
316 v. 149, n. 1, p. 5-20, 2016.
- 317
318 THOMSON JAMES D., WILSON PAUL. (2008) Explaining evolutionary shifts between bee
319 and hummingbird pollination: convergence, divergence, and directionality. **International**
320 **Journal of Plant Sciences**, v. 169, n. 1, p. 23-38.
- 321
322 VIDAL-RUSSELL, Romina; NICKRENT, Daniel L. Evolutionary relationships in the showy
323 mistletoe family (Loranthaceae). **American Journal of Botany**, v. 95, n. 8, p. 1015-1029,
324 2008.
- 325
326 VIDAL, Waldomiro Nunes; VIDAL, Maria Rosária Rodrigues. Botânica:
327 organografia. **Viçosa: UFV**, 2000.
- 328
329
330
331
332
333
334
335
336
337

CAPÍTULO I

338

339

340

341

342

343

344

345 **BIOLOGIA FLORAL E REPRODUTIVA DE UMA ESPÉCIE DE *Psittacanthus***
346 **(LORANTHACEAE) POLINIZADA POR ABELHAS¹**

347

348

349

Sônia J. Castro

350

Arlison B. Castro

351

Natália M. de Araújo

352

Vanessa H. R. de Abreu

353

Marcio L. de Oliveira

354

Rodrigo F. Fadini

355

356

357

358

359

360 Artigo preparado nas normas do periódico *Jornal of Plant Biology*, INSS: 1226-9239

361 **BIOLOGIA FLORAL E REPRODUTIVA DE UMA ESPÉCIE DE**
362 ***Psittacanthus* (LORANTHACEAE) POLINIZADA POR ABELHAS**

363 Castro, S. J.¹, Castro, A. B.² Araújo, N. M.³, Abreu, V. H. R.², Oliveira, M. L.⁴. Fadini, R.
364 F.^{2,*},

365 ¹ Programa de Pós-Graduação em Recursos Naturais da Amazônia, Universidade Federal do
366 Oeste do Pará, 68040-050, Santarém, PA, Brasil

367 ² Instituto de Biodiversidade e Florestas, Universidade Federal do Oeste do Pará, R. Vera Paz,
368 68035-110, Santarém, PA, Brasil

369 ³ Graduanda em Engenharia Florestal Universidade Federal do Oeste do Pará, 68040-050,
370 Santarém, PA, Brasil

371 ⁴ Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Curadoria de Invertebrados, Av. André
372 Araújo, 69067-375, Manaus, AM, Brasil

373 Correspondence: rfadini@gmail.com*

374

375 **ABSTRACT**

376 The genus *Psittacanthus* (Loranthaceae), known by the colorful, scentless flowers, pollinated
377 by hummingbirds, with wide distribution in the neotropical region. *Psittacanthus*
378 *eucalyptifolius* (Kunth) is the only species of the genus pollinated by bees. Here we present
379 data on floral biology, floral visitors and the reproductive system of the species, to evaluate
380 performance of bee pollination, with emphasis on pollinator mechanism and pollinator-plant
381 interaction. The study was conducted in a patch of Amazon savannah vegetation, near the
382 village of Alter-do-Chão (2 ° 31'S, 59 ° 00'W), Pará, Brazil. After 31.15 hours of filming in
383 2016, we recorded 170 visits to the flowers of *P. eucalyptifolius*, from at least five bee
384 species. *Xylocopa frontalis* was the species with highest performance in terms of number of
385 visits and time dedicated to flowers, in addition to touching reproductive parts in > 95% of
386 visits. Presence of odor, the short floral tube, the slightly zygomorphic corolla and the
387 production of low nectar with high sugar concentration, give *Psittacanthus eucalyptifolius* the
388 status of the only known species with bee-pollinated flowers of the genus.

389 **Keywords:** Amazon; floral biology; pollination performance.

390

391

392

393

394 1. INTRODUÇÃO

395

396 A história natural da polinização começou a ser estudada a mais de 250 anos
397 (Köhlreuter 1761, 1766; Sprengel 1793, citados em Thomson & Wilson 2008), mas ganhou
398 notoriedade em “A origem das espécies” (Darwin 1862), quando Charles Darwin encontrou
399 uma espécie de orquídea africana com tubo floral tão grande que conjecturou sobre a
400 existência de um polinizador com aparelho bucal de padrão similar. Visitas da mariposa
401 *Xanthopan morganii* (Walker, 1856) às flores da orquídea *Angraecum sesquipedale* (Thouars,
402 1822), no entanto, só foram documentadas mais de 100 anos depois (Kritsky 1991). Mas foi
403 apenas após o trabalho de Faegri & van der Pijl (1979), que diversos estudos sobre as
404 síndromes de polinização se popularizaram.

405 Síndromes de polinização são características florais que, em conjunto, estão
406 correlacionadas com um tipo ou um grupo de polinizador em particular (Faegri & van der Pijl
407 1979). Recentemente, Rosas-Guerrero et al. (2014) revisaram estudos com mais de 400
408 espécies de plantas no mundo inteiro e concluíram que a evolução floral geralmente é
409 resultado da adaptação com o polinizador mais efetivo, dando amplo suporte à ideia das
410 síndromes de polinização. Apesar disso, Waser et al. (1996) sugerem que os sistemas de
411 polinização são, em geral, generalistas e que associações espécie-específicas são raras.

412 O conceito de efetividade de polinização (e suas variantes: eficiência, eficácia,
413 importância) é bastante confuso. Herrera (1987) o define como “a proporção de flores
414 visitadas que receberam algum pólen no estigma”, enquanto Stone (1996) e muitos outros
415 consideram a efetividade de polinização como “uma combinação de características, incluindo
416 frequência de visitação e a capacidade de transferência de pólen”. Recentemente, Ne’eman et
417 al. (2010) investigaram a ambiguidade desses termos e propuseram sua substituição por
418 “performance” (*sensu lato*), dividida entre: (1) sucesso de polinização (quanto de pólen foi
419 depositado no estigma por um visitante floral ou grupo de visitantes); e (2) sucesso
420 reprodutivo da planta (quantidade e qualidade de pólen suficiente para alcançar a carga
421 completa de sementes). Ainda segundo Ne’eman et al. (2010), tais medidas podem ser obtidas
422 tanto por métodos diretos (avaliando o resultado das visitas individuais ou do grupo de
423 visitantes), quanto indiretos (deduzindo os métodos diretos através do comportamento do
424 visitante ou de indicadores do sucesso de polinização).

425 Do ponto de vista evolutivo, medidas de performance dos polinizadores
426 (individualmente ou em grupo) são importantes porque as síndromes de polinização têm sido

427 entendidas como adaptações aos polinizadores de maior performance (ex: Fenster et al. 2004;
428 Thomson e Wilson 2008). Assim, mudanças das síndromes que ocorrem em nível de gênero
429 são frequentemente interpretadas como um processo de substituição dos polinizadores de
430 menor performance pelos de maior performance. Ecologicamente, diferenças na performance
431 dos polinizadores podem afetar o sucesso reprodutivo das plantas, com consequências diretas
432 para as fases seguintes à produção das sementes.

433 Diversos estudos têm sido realizados na região tropical para entender as
434 consequências ecológicas e evolutivas das mudanças de polinizadores dentro de gêneros de
435 plantas, dentre os quais se destacam as herbáceas *Penstemon*, *Mimulus*, *Ipomoea*, *Costus*,
436 *Aquilegia*, *Silene* e *Salvia* (citado em Thomson & Wilson 2008). Uma variedade similar de
437 trabalhos tem avaliado diferenças na performance dos polinizadores dentro da mesma espécie
438 de planta, com o intuito de determinar a contribuição de cada um deles no sucesso reprodutivo
439 dessas espécies (Schemske & Horvitz 1984; Stone 1996; Ivey et al. 2003; Ornelas et al.
440 2004). Apesar disso, pouco se sabe sobre a performance de diferentes grupos de visitantes
441 florais como polinizadores de outros grupos funcionais de plantas, como as plantas parasitas
442 (ex: Robertson et al. 2005), que correspondem a cerca de 1% das angiospermas (Nickrent
443 2017) e menos ainda sobre as consequências ecológicas e evolutivas das mudanças
444 intragenéricas dos principais grupos polinizadores.

445 *Psittacanthus* (~120 espécies) é um gênero de plantas parasitas que pertence à
446 família Loranthaceae, da ordem Santalales. Todas as espécies são ervas-de-passarinho
447 hemiparasitas, parasitando os galhos das plantas hospedeiras e retirando delas água e sais
448 minerais (Kuijt 2009). As flores de *Psittacanthus* possuem adaptações que favorecem a
449 ornitofilia, como flores tubulares com cores vibrantes e inodoras (Kuijt 2009). Acredita-se
450 que a diversificação do gênero se deve tanto às interações com seus dispersores, quanto com
451 seus polinizadores, visto que todas as espécies conhecidas até recentemente eram dispersas
452 por diversos tipos de aves e polinizadas por beija-flores (Vidal-Russel & Nickrent 2008).

453 Apesar do grande número de espécies, só existem quatro estudos sobre a polinização
454 do gênero *Psittacanthus*: *P. calyculatus* (Azpeitia & Lara 2006), *P. schiedeanus* (Schltdl. &
455 Cham.) Blume (Ramírez & Ornelas 2010), *P. auriculatus* (Oliv.) Eichler (Pérez-Crespo et al.
456 2016), todos no México e *P. robustus* Mart. (Guerra et al. 2014), no Brasil. A inclusão de
457 estudos com outras espécies mostra, no entanto, que o gênero também possui espécies
458 adaptadas à polinização por abelhas e morcegos (Fadini et al. 2018). Observações mais
459 detalhadas são necessárias para avaliar diferenças na performance da polinização efetuada

460 pelos beija-flores (todas as outras espécies) comparada às espécies com visitantes recém-
461 descritos (i.e. *P. eucalyptifolius*, visitada por abelhas).

462 Neste estudo são apresentados dados sobre a biologia floral, visitantes florais e
463 sistema reprodutivo da espécie *Psittacanthus eucalyptifolius* (Kunth), com ênfase em seus
464 mecanismos de polinização e na interação polinizador-planta. Avaliamos a performance de
465 diferentes visitantes florais que visitam a espécie e o resultado dessas visitas (produção de
466 sementes), o que permitiu comparar o presente sistema com os outros estudos previamente
467 citados. Em específico, nossos objetivos foram: (1) caracterizar a síndrome de polinização de
468 *P. eucalyptifolius* através da descrição da biologia floral (antese, produção de pólen,
469 receptividade do estigma, mudanças de coloração das flores) e dos padrões de secreção de
470 néctar; (2) avaliar a performance dos visitantes florais considerando a taxa de visitação, carga
471 polínica no corpo do visitante e probabilidade de tocar nas partes reprodutivas durante a visita
472 e (3) avaliar a performance do grupo de agentes polinizadores (abelhas) quanto à produção de
473 sementes viáveis.

474

475 **2. MATERIAL E METÓDOS**

476

477 **2.1. Área de estudo**

478 A área de estudo fica localiza-se em uma mancha de vegetação de savana amazônica
479 com cerca de 1 km², em frente à Vila de Alter do Chão (2° 31' S; 59° 00' W), município de
480 Santarém, estado do Pará, Brasil (Figura 1). O clima de Santarém é classificado como tropical
481 úmido (Ami de Köppen), caracterizado por uma estação seca bem definida que vai de julho a
482 novembro e outra chuvosa de dezembro a junho (Miranda 1995). A temperatura média anual é
483 de 27,5 °C e precipitação de 2192 mm (Fadini & Lima 2012). O solo é arenoso (>90% de
484 areia) (Sanaiotti & Magnusson 1995). O local é caracterizado por aglomerados de arbustos,
485 compostos principalmente por espécies das famílias Myrtaceae e Melastomataceae, além de
486 20-30 espécies de árvores que podem ultrapassar 10 m de altura e um estrato graminoso
487 descontínuo dominado por *Trachypogon plumosus* e *Paspalum carinatum* (Sanaiotti &
488 Magnusson 1995; Magnusson et al. 2008). O local foi escolhido porque, diferente de outras
489 savanas da região, não apresenta registro de queimadas intensas e de larga escala nos últimos
490 20 anos (A. P. Lima, dados não publicados).

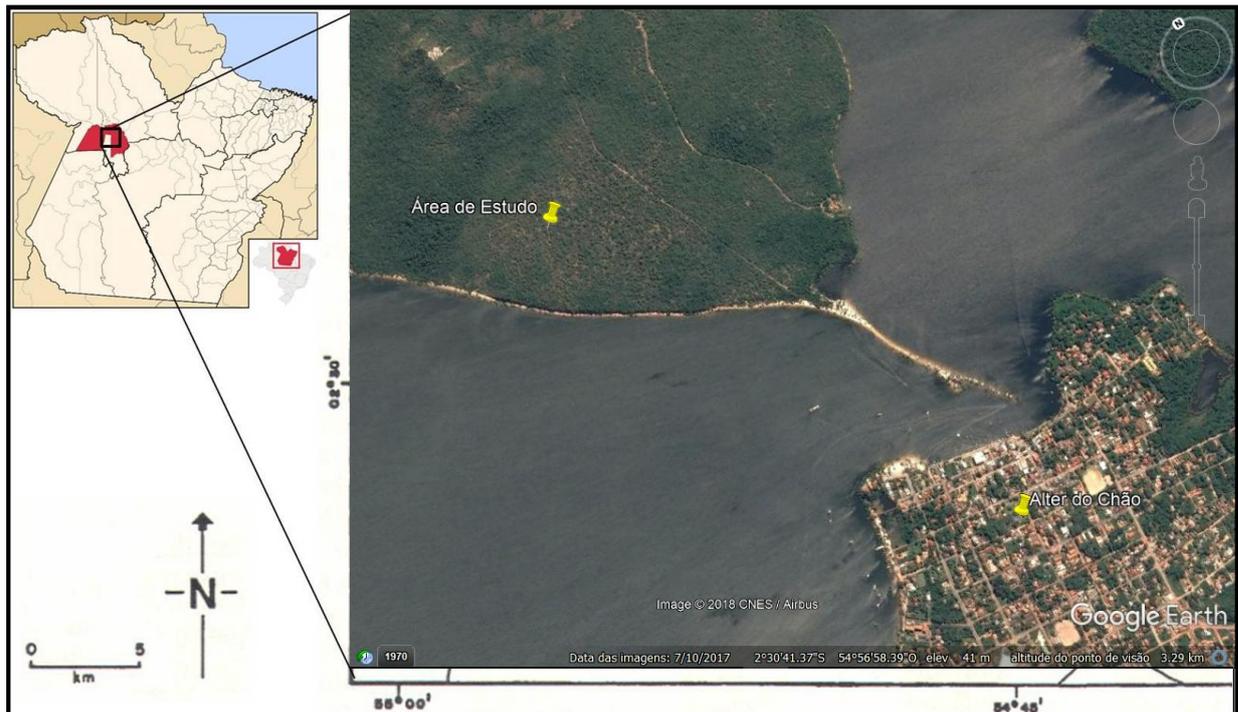


Figura 1 - Local da área de estudo em Alter do Chão, Pará, Brasil. Adaptada de Miranda, 1993.

491
492
493

494 2.2. Espécie estudada

495 *Psittacanthus eucalyptifolius* (Kunth) possui ampla distribuição em áreas abertas do
496 centro-norte do Brasil e norte da América do Sul (Kuijt 2009). Apresenta inflorescência com
497 dois ou três pares de tríades, com flores bissexuais, actinomorfas e hexâmeras, cujas pétalas
498 isomórficas são fundidas na base do ovário ínfero, formando um tubo de corola curta e
499 contorcida, que lembra um pescoço de cisne (Kuijt, 2009). Os frutos são pseudobagas de 12
500 mm x 8 mm de diâmetro, elipsoides, que se tornam pretos quando maduros. Uma única
501 semente, sem testa, com cotilédone dividido em quatro partes, preenche a maior parte do seu
502 volume. Os frutos são consumidos e as sementes dispersadas por aves da família Tyrannidae
503 (Sônia J. Castro, obs. pessoal). Localmente, *P. eucalyptifolius* ocorre frequentemente
504 associada ao hospedeiro *Vatairea macrocarpa* (Benth) Ducke (Fabaceae), mas já foi
505 registrada em outras leguminosas (Fadini 2011; Fadini & Lima 2012).

506

507 2.3. Morfometria e biologia floral

508 No início do período de floração (novembro-dezembro de 2017), selecionamos flores
509 em pré-antese (N= 100), a partir de oito indivíduos que infectavam diferentes hospedeiros de
510 *V. macrocarpa*. Após a abertura, as flores foram coletadas para tomada das seguintes
511 medidas: (1) comprimento do tubo floral (mm); (2) distância do ápice do tubo floral ao

512 estigma (mm) (3) distância do ápice do tubo floral ao maior estame e (3) distância do ápice do
513 tubo floral ao menor estame. Essas medidas foram tomadas com um paquímetro digital (erro:
514 0,01mm). Para descrever a fenologia de abertura floral, realizamos inspeções diárias em N =
515 32 botões florais, de quatro indivíduos, desde a pré-antese até a queda das pétalas, em
516 dezembro de 2017. Para cada flor foi registrado: o horário de abertura, a cor, a disponibilidade
517 de pólen nos estames e a receptividade do estigma ao pólen. Esta última foi avaliada com a
518 utilização de uma gota de H₂O₂ aplicada diretamente no estigma, a produção de bolhas indica
519 que o estigma está receptivo (adaptada de Dafni, 1992). Os testes foram aplicados em
520 conjunto de flores: com cerca de 20 a 30 minutos após a abertura da flor; em flores com 24
521 horas e com 36 horas após a abertura floral.

522

523 **2.4. Produção de néctar**

524 A produção de néctar foi quantificada de duas maneiras: (1) acumulado durante 24
525 horas em flores ensacadas com sacos de Voil e avaliadas no dia seguinte entre 08:00 e 09:00
526 h; e (2) disponível livremente aos polinizadores (“néctar standing crops”, *sensu* (Pleasant
527 1983)). A disponibilidade de néctar total ao longo de dias sucessivos não foi avaliada porque
528 havia danos à flor após a primeira coleta, comprometendo as aferições seguintes.

529 A primeira medida foi realizada em 70 flores, de oito plantas, ensacadas com saco de
530 Voil em pré-antese, em dezembro de 2016. O néctar foi extraído no dia de abertura das flores
531 sem removê-las das plantas (método não destrutivo). Duas variáveis foram medidas
532 imediatamente: volume de néctar (μL) e concentração de açúcar (% massa de açúcar / solução
533 de massa total), em que o volume foi extraído com auxílio de tubos microcapilares sem
534 heparina (Precion Glasss Lineque, 75 mm) e medido com régua milimetrada. A concentração
535 de açúcar foi determinada por um refratômetro manual de bolso (Atago Hand Refractometer
536 N-1E brix 0~32%). A quantidade de açúcar produzido foi expressa em miligramas de açúcar
537 por microlitro de solução, para isso foi necessário converter percentagens de massa para
538 concentrações baseadas em massa, utilizando a fórmula: $Y = 0,00226 + (0,00937 * X) +$
539 $(0,000585 * X^2)$ de acordo com Galetto & Bernadello (2005) e utilizada por Guerra et al.
540 (2014), onde (Y) representa a concentração de açúcar no néctar ($\text{mg } \mu\text{L}^{-1}$) para uma
541 determinada porcentagem de massa de açúcar (X) determinada com o refratômetro. A
542 quantidade de açúcar (mg) disponível em uma flor foi então calculada multiplicando a
543 concentração de açúcar pelo volume de néctar.

544 A segunda medida, que avaliou o néctar disponível para os visitantes florais, foi
545 realizada em 219 flores (14 plantas), que aparentavam estar recentemente abertas. As

546 medições ocorreram de três em três horas (08:00; 11:00; 14:00 e 17:00 h), a fim de comparar
547 os resultados com estudos que utilizaram horários e procedimentos similares (ex: Azpeitia &
548 Lara 2006; Guerra et al. 2014). O volume e a quantidade de açúcar por flor foram medidos
549 conforme o procedimento anterior.

550

551 **2.5. Identificação dos visitantes florais e taxa de visitação**

552 Em novembro de 2016, observações foram realizadas em um período de 3 dias
553 consecutivos (08:00 - 18:00 h de cada dia) para estabelecer o período de maior atividade dos
554 visitantes florais. Com base nos resultados obtidos, selecionamos ao acaso árvores
555 hospedeiras para determinar os padrões de forrageamento das espécies visitantes. Visitas às
556 flores foram avaliadas via filmagens por câmeras de vídeo Samsung HMX-F90 montadas
557 sobre tripés, em frente a diferentes plantas, focalizando um pequeno grupo de flores por vez
558 durante 20 a 30 minutos. Modificamos a posição das câmeras periodicamente para evitar a
559 concentração do esforço de amostragem. Registramos para cada visita: (1) duração (em
560 segundos), (2) espécie visitante (quando possível), (3) número de flores visitadas, (4) número
561 de flores disponíveis no visor da câmera e (5) se o visitante tocava apenas no estigma, apenas
562 nas anteras, nas anteras e no estigma simultaneamente ou não tocava em qualquer das partes
563 reprodutivas. As taxas de visitação foram assim calculadas: duração média (em segundos) por
564 flor por hora para todos os indivíduos observados de cada espécie ou morfoespécie, dividido
565 pelo número de flores no campo de visão da câmera (ver Robertson et al. 2005, para uma
566 metodologia similar).

567

568 **2.6. Carga polínica nos visitantes**

569 Em dezembro/2016 e janeiro/2017, para quantificação da carga polínica nos
570 visitantes florais, indivíduos foram capturados com puçá próximo das plantas em floração e
571 sacrificados em câmera mortífera para insetos contendo éter etílico. O pólen aderido ao corpo
572 (pernas, tórax e abdômen – inferior e dorsal) foi coletado com auxílio de uma fita adesiva
573 Durex® transparente, a qual era pressionada sobre cada parte do indivíduo e posteriormente
574 fixada em lâminas (Dafni 1992). Os exemplares capturados foram identificados por um
575 especialista (Marcos L. de Oliveira). O material testemunho foi fixado em álcool 70% e está
576 depositado na Coleção de Invertebrados do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. A
577 identificação do pólen presente nas abelhas foi realizada por comparação com o material
578 coletado diretamente das anteras da planta estudada. A quantidade de grãos de pólen obtida de
579 cada indivíduo foi avaliada e quantificada em laboratório com auxílio de microscópio óptico.

580 2.5. Experimento de polinização (sistema reprodutivo) e carga polínica sobre os estigmas

581 Em novembro de 2016, marcamos dez indivíduos de *P. eucalyptifolius* com aspecto
582 saudável para avaliar o sistema reprodutivo e o sucesso decorrente da visitação por abelhas.
583 Cada indivíduo recebeu cinco tratamentos experimentais: (1) **controle** - flores marcadas e
584 com acesso livre a qualquer tipo de visitante floral; (2) **geitonogamia** - flores (não
585 emasculadas), com suplementação de pólen vindo de anteras da própria planta e
586 posteriormente ensacadas com saco de Voil; (3) **xenogamia** - flores (não emasculadas), com
587 suplementação de pólen vindo de anteras de outras plantas e posteriormente ensacadas; (4)
588 **polinização autônoma** - flores ensacadas e mantidas assim até o final do experimento; e (5)
589 **exclusão de beija-flores** - flores envolvidas por uma tela de alumínio galvanizado com
590 aberturas de 40x60 mm, permitindo apenas o acesso de abelhas e outros insetos visitantes.
591 Selecionamos vinte flores para cada um dos cinco tratamentos, totalizando 100 flores por
592 indivíduo. Destas vinte, apenas dezenove foram contabilizadas, pois retirou-se uma flor de
593 cada tratamento ($n = 5$) de cada planta ($n = 50$) para contagem do número de grãos de pólen
594 aderidos ao estigma. Coletamos um estigma de cada tratamento por planta e acondicionamos
595 em ependorf contendo álcool hidratado 96° GL. A quantidade de pólen aderida ao estigma e
596 misturada à solução alcoólica foi contabilizada com auxílio de um microscópio óptico. Para
597 os tratamentos (2) e (3), as plantas foram checadas diariamente e mantidas ensacadas entre as
598 checagens, até a formação de frutos, geralmente oito semanas. Utilizamos de duas a três
599 anteras por flor para fazer a suplementação de pólen nos estigmas. O procedimento consistia
600 em tocar cuidadosamente as anteras no estigma das flores para oferecer o pólen suplementar,
601 no dia de abertura da flor e no dia seguinte.

602

603 2.6. Análises de dados

604 Para avaliar diferenças no volume e concentração do néctar ao logo do dia utilizamos
605 um teste de Kruskal Wallis (H), além de um teste tukey *a posteriori* não paramétrico, para
606 comparação das médias, disponível no pacote asbio (Aho 2014). Um Modelo Linear Misto
607 (GLMM), implementado com o pacote lme4 (Bates et al. 2015) foi utilizado para comparar.

608 Para a quantidade de pólen depositada nos estigmas dos diferentes tratamentos de
609 polinização, o efeito fixo foi o tratamento experimental (com 5 níveis: controle, geitonogamia,
610 xenogamia, autogamia, exclusão de beija-flores) e a planta foi o efeito aleatório. Para as
611 análises, usamos a raiz quadrada do número de grãos de pólen para homogeneizar a variância
612 e usamos o teste de Bartlett para testar esse pressuposto. Seguiu-se com um teste de

613 comparações *a posteriori*, implementado com o pacote multcomp (Hothorn et al. 2008).
614 Utilizamos GLMM para comparar a proporção de frutos produzidos entre os tratamentos
615 descritos acima. Para a variável resposta, usamos o número de sucessos e falhas, o que leva
616 em conta tanto o número de flores que foram fertilizadas quanto aquelas que não foram.
617 Comparações *a posteriori* foram conduzidas como acima. As análises foram realizadas no R
618 (R Core Team 2017).

619

620 **3. RESULTADOS**

621 **3.1. Período de floração, morfometria e longevidade floral**

622 A floração de *P. eucalyptifolius* ocorre de forma sincrônica entre novembro a março,
623 coincidindo com o final do período seco e início do período chuvoso, com pico de flores em
624 antese nos meses de janeiro e fevereiro de cada ano. A produção de flores pode variar
625 bastante, de cerca de 1000 a 10000 flores por indivíduo, com 2-3% se abrindo diariamente. As
626 flores apresentam coloração verde-amarelada no estágio inicial de botão floral, tornando-se
627 amarelas na fase de pré-antese e antese. Quando a flor se abre (por volta das 5:30 da manhã,
628 antes do sol nascer), as pétalas são revolutas e os filetes epipétalos, que sustentam as anteras
629 dorsifixas, com deiscência rimosa, que ocorre logo após a abertura das flores. Medidas
630 morfométricas detalhadas da flor estão disponíveis na Tabela 1. Um perfume adocicado é
631 exalado logo após a abertura da flor. O estigma, que na antese apresentava-se amarelo claro,
632 torna-se laranja a partir do segundo dia; o estilete, que era amarelo esverdeado no primeiro
633 dia, torna-se amarelo durante os dias seguintes; por fim, o ovário, que no primeiro dia possui
634 coloração esverdeada, torna-se avermelhado nos dias seguintes. Não há separação evidente
635 entre estames e estigma, o que sugere a possibilidade de autopolinização dentro da mesma
636 flor. As pétalas começam a cair no início do terceiro dia e as flores duram, em média, de 3 a 4
637 dias. A receptividade do estigma ocorre a partir da primeira hora após a antese e dura
638 aproximadamente 24 horas.

639

640

641

642

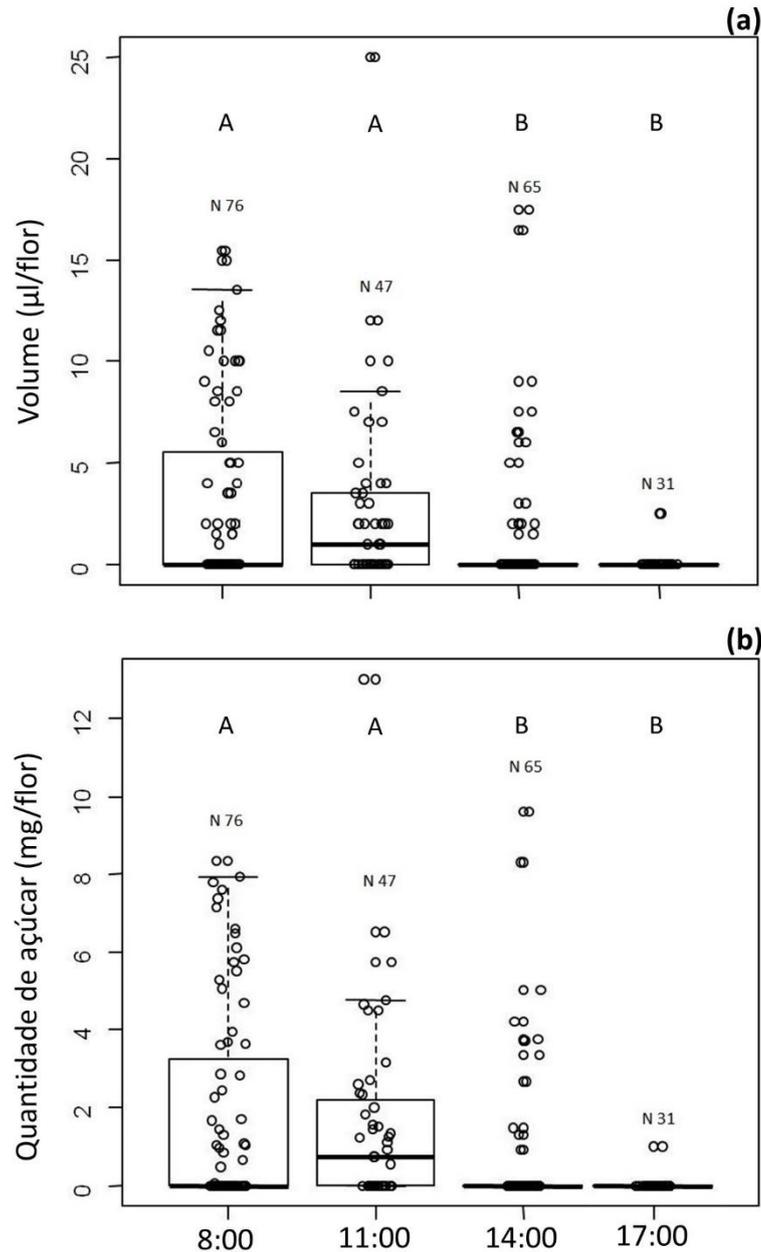
643 **Tabela 1.** Descrição das características florais de *Psittacanthus eucalyptifolius*. N=73 flores
 644 DP=Desvio padrão.

Características Florais	Média (mm)	DP
Pedúnculo da flor	8.62	4.31
Altura do tubo floral	8.92	1.36
Altura do maior filete	21.6	2.4
Altura do menor filete	18.35	2.73
Altura da antera	3.52	3.31
Diâmetro da antera	1.41	0.2
Comprimento do ovário	3.99	0.45
Diâmetro do ovário	3.97	0.41

645

646 **3.2. Produção de néctar**

647 A produção de néctar em flores (N=67) que permaneceram ensacadas desde a pré-
 648 antese até o momento da coleta, variou de 2 a 21.5 μl ($11.6 \pm 4.5 \mu\text{l}$). A porcentagem de açúcar
 649 variou de 16.5 a 29.4 ($24.6 \pm 2.7\%$), a concentração de açúcar de 0.32 a 0.78 mg/ μl ($0.59 \pm$
 650 $0.10 \text{ mg } / \mu\text{l}$) e a quantidade total de açúcar de 1.35 a 13.6 mg/flor ($6.85 \pm 2.82 \text{ mg}$). O volume
 651 de néctar disponível em flores livres (*standing crops*) variou ao longo do dia (H=29.2,
 652 $P < 0.001$; Figura 1a), no máximo $3.2 \pm 4.5 \mu\text{l}/\text{flor}$ às 8 h da manhã até $0.08 \pm 0.45 \mu\text{l}$ às 17:00 h.
 653 O volume de néctar das flores medido durante a manhã (8-11 h) foi similar. O mesmo ocorreu
 654 no período da tarde (14-17 h). A quantidade de açúcar por flor também variou ao longo do dia
 655 (H=30.2, $P < 0.001$; Figura 1b), de $1.77 \pm 2.6 \text{ mg}$ às 8 h da manhã até $0.32 \pm 0.18 \text{ mg}$ às 17 h.
 656 Assim como ocorreu com o volume, a quantidade de açúcar das flores medidas durante a
 657 manhã ou durante a tarde foi similar (Figura 2).



658

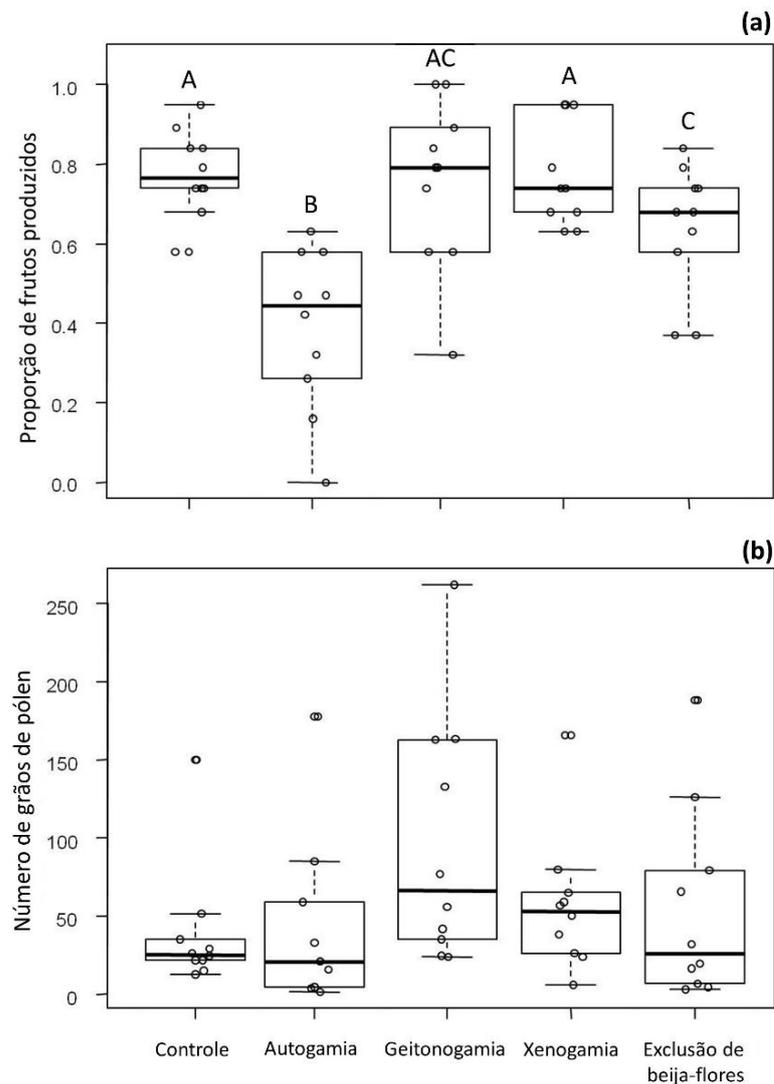
659 Figura 2. Dados de Volume (a) e Quantidade de açúcar (b) no néctar produzido pelas flores de
 660 *P. eucalyptifolius* em diferentes horários ao longo do dia. (a) Letras diferentes significam que
 661 há diferença entre os tratamentos ($P < 0.05$) após um teste de comparações múltiplas a
 662 posteriori de Kruskal-Wallis.

663

664 3.3 Sistema reprodutivo e carga de pólen nos estigmas

665 As flores de todos os tratamentos produziram frutos, mas houve diferenças entre eles
 666 ($\chi^2 = 87.8$, $P < 0.001$; Figura 3a). O modelo apresentou superdispersão (“overdispersion”)
 667 (desvio residual/graus de liberdade = 2.09) e não foi possível corrigi-la. Portanto, as
 668 probabilidades estimadas devem ser avaliadas com cautela. A proporção de frutos produzidos

669 nos tratamentos geitonogamia (0.75 ± 0.21), xenogamia (0.77 ± 0.13) e controle (0.78 ± 0.11) foi
 670 muito similar. Juntos, eles produziram em média duas vezes mais sementes (0.77 ± 0.15) do
 671 que as flores com polinização autônoma (0.39 ± 0.2) e 12.6% a mais do que o tratamento de
 672 exclusão de beija-flores (0.64 ± 0.16). Não houve diferenças na carga de pólen nos estigmas
 673 dos tratamentos ($\chi^2=8.6$, $P=0.07$, Figura 3b). No entanto, a soma da carga de pólen nos
 674 tratamentos de xenogamia e geitonogamia (77.6 ± 66) foi 1.7 vezes maior do que nos demais
 675 tratamentos combinados (45.2 ± 51) ($t=-2.32$, $P=0.03$), indicando que a adição de pólen
 676 suplementar aumentou sua disponibilidade nos estigmas.



677

678 Figura 3. (a) Proporção de frutos de *P. eucalyptifolius* produzidos em cinco tratamentos de
 679 polinização. Letras diferentes significam que há diferença entre os tratamentos ($P < 0.05$) após
 680 um teste de Tukey para comparações múltiplas a posteriori. (b) Número de grãos de pólen

681 presentes em 10 estigmas (50 no total) de cada um dos tratamentos supracitados. Ver no texto
682 para detalhamentos sobre os assuntos.

683

684 **3.4. Visitantes florais**

685 Durante 31.15 horas de filmagens em 2016, registramos 170 visitas às flores de *P.*
686 *eucalyptifolius*. Apenas uma visita realizada pelo beija-flor *Amazilia fimbriata* (Gmelin, 1788)
687 e o restante pelas seguintes espécies de abelhas: *Xylocopa* (*Neoxylocopa*) *frontalis* (Olivier,
688 1789), *Centris* (*Centris*) *flavifrons* (Fabricius 1775), *Centris* (*Centris*) *aenea* Lepeletier, 1841,
689 *Centris* (*Melacentris*) *atriventris* Mocsáry, 1896 e *Centris* (*Ptilotopus*) *denudans* Lepeletier,
690 1841 (Fadini et al. 2018; Tabela 2 deste estudo). Dezesete por cento dos visitantes filmados
691 (29 indivíduos) foram morfotipados em *Centris* sp. ou *Centris* spp., provavelmente *C.*
692 *flavifrons* ou *C. aenea*, outros 20% (34 indivíduos) não foram identificados.

693 *Xylocopa frontalis* foi a espécie de maior performance em termos de número de visitas
694 e tempo dedicado às flores, além de tocarem nas partes reprodutivas >95% das visitas. A
695 espécie possui grande tamanho corporal (27.2 ± 1.26 mm), o que resulta em maior carga
696 polínica corporal (1026 ± 908 grãos de pólen, amplitude: 81-2991). *Centris flavifrons* é a
697 segunda espécie com maior número de visitas, com >90% delas resultando em contato com as
698 partes reprodutivas. No entanto, a espécie dedica 45% menos tempo às flores do que *X.*
699 *frontalis* e carrega três vezes menos pólen do que ela (297 ± 178 grãos de pólen, 111-619). Seu
700 tamanho (20.1 ± 1.08 mm) é semelhante à distância do final do tubo floral ao estigma da flor
701 (20.3 ± 2.3 mm) e maior do que a distância à primeira antera (16.2 ± 1.32 mm). Assim, a parte
702 posterior de *C. flavifrons* toca nas partes reprodutivas da flor durante a visita (Figura 3).
703 *Centris aenea* é a terceira espécie em números de visitas. Encontramos uma média maior de
704 pólen nesta espécie (329 ± 186.7 , 197-461) do que em *C. flavifrons*. No entanto, a espécie tem
705 pequeno porte (16.5 ± 0.29 mm) e nenhuma visita resultou em contato com as partes
706 reprodutivas. Finalmente, *Centris atriventris* e *C. denudans*, que possuem porte intermediário
707 (24.04 ± 0.73 mm), visitam as flores de *P. eucalyptifolius* em menor número, mas carregam
708 grande quantidade de pólen (709 ± 389 , 92-1183), tocando as partes reprodutivas a maior parte
709 das vezes. As espécies frequentemente reduzem sua atividade quando *X. frontalis* está
710 presente.

711

712 **Tabela 2.** Número, taxa e porcentagem de visitas observadas pelos diferentes polinizadores
713 de *P. eucalyptifolius* (Loranthaceae) na savana de Alter do Chão. Número de indivíduos
714 capturados entre parênteses.

Espécie	Nº de visitas	Taxa de visitas (seg/flor/hora)	Parte reprodutiva tocada (%)		
			Anteras	Ambas	Nenhuma
<i>X. frontalis</i> (16)	70	2.74±2.44	2.9	94.2	2.9
<i>C. flavifrons</i> (10)	23	1.52±1.36	17.4	73.9	8.7
<i>C. aenea</i> (2)	9	1.62±1.16			100
<i>C. atriventris</i> + <i>C. denudans</i> (3+3)	5	1.72±0.76	20	80	
<i>Centris</i> sp.	6	3.62±2.42			100
<i>Centris</i> spp.	23	1.83 ±2.14	8.7	56.5	34.8
Não identificado	34	1.56±1.55	11.7	61.8	26.5

715

716



717

718 Figura 4: Inflorescência de *Psittacanthus eucalyptifolius*, com destaque para as principais
719 abelhas visitantes. *X. frontalis* acima à esquerda. *C. aenea* abaixo e à esquerda. *C. flavifrons*
720 à direita. Créditos da figura: Liz Reale.

721 4. DISCUSSÃO

722 A presença de odor, o tubo floral curto, a corola levemente zigomorfa e a produção
723 de pouco néctar com alta concentração de açúcar, conferem a *P. eucalyptifolius* o status de
724 única espécie com síndrome de polinização melitófila conhecida do gênero (Fadini et al.
725 2018). No presente estudo, descrevemos a biologia floral da espécie e mostramos que abelhas
726 solitárias são de fato suas polinizadoras efetivas. De modo geral, espécies do gênero
727 *Psittacanthus* possuem flores hermafroditas polinizadas por beija-flores (Kuijt 2009), em que
728 os estiletos, adnados às pétalas do tubo floral, são retos e os estames posicionados para fora,
729 logo abaixo do estigma (Azpeitia & Lara 2006; Pérez-Crespo et al. 2016). Algumas espécies,
730 no entanto, possuem pétalas que se separam muito na antese, junto com o estilete e os filetes,
731 formando um emaranhado que pode tocar visitantes florais de grande porte (i.e. beija-flores),
732 além de dificultar o acesso de pilhadores de néctar (Ramírez & Ornelas 2010; Guerra et al.
733 2014). *P. eucalyptifolius* possui estilete e filetes curvados para cima, característica única do
734 gênero, que funcionam tanto como uma plataforma de pouso para visitantes de tamanho
735 intermediário (*C. flavifrons*), quanto como “lanças”, com anteras grandes, que acertam o
736 corpo do visitante floral de maior porte (*X. frontalis*) (Fadini et al. 2018).

737 As primeiras visitas ocorrem ao amanhecer do primeiro dia de antese, quando as
738 flores já produzem néctar suficiente para atrair as abelhas. O ovário se torna avermelhado um
739 dia após antese, o que parece ocorrer simultaneamente com a mudança da cor do estilete e do
740 estigma. Mudanças de cor nas pétalas de *Psittacanthus* à medida que as flores envelhecem são
741 bem documentadas, assim como em muitas outras plantas (Weiss 1991, 1995), e podem
742 indicar que a flor já foi visitada e/ou fertilizada. No entanto, a mudança na coloração do
743 ovário é inédita no gênero e sugere uma adaptação à melitofilia.

744 Apesar de não realizarmos experimentos de remoção e avaliação da reposição do
745 néctar em virtude da fragilidade do tubo floral, que possui um estrangulamento na sua parte
746 distal, observamos que as flores de *P. eucalyptifolius* aparentemente não repõem o néctar
747 consumido. Além disso, ao visitarem as flores, abelhas podem contatar o estigma e as anteras
748 de *P. eucalyptifolius* que amadurecem simultaneamente. Ao contrário, todas as demais
749 espécies de *Psittacanthus* previamente estudadas são protrândricas (exceto Guerra et al. 2014,
750 que não avaliaram a receptividade do estigma em *P. robustus*) e 3 das 4 estudadas repõem o
751 néctar removido pelos beija-flores (exceto Azpeitia & Lara 2006, que não avaliaram a
752 reposição de néctar em *P. calyculatus*). Aves com metabolismo alto demandam de maiores
753 quantidades de fontes calóricas (Fischer et al. 2014), como em geral beija-flores tem

754 metabolismo muito acelerado, necessitam de uma demanda elevada de recurso energético
755 (néctar). Flores com valor energético alto podem ser polinizadas por algumas espécies
756 exclusivas (Fischer & Leal 2006). Fischer & Leal (2006) sugerem que muitas espécies de
757 beija-flores realizam visitas flores de tempos em tempos. Visitas com intervalos pode
758 favorecer a reposição do néctar nas flores, e esse pode ser o mecanismo usado pelas espécies
759 de *Psittacanthus*.

760 No geral flores com polinização ornitófilas evoluíram a partir de flores entomófilas
761 (por abelhas), entretanto, a evolução secundária (inversa) é também possível, devido à
762 existência das plantas atuais que apresentam tais características (Fischer et al. 2014). As
763 flores de *P. eucalyptifolius* apresentam estiletos levemente maiores que os estames,
764 permitindo-nos chama-las de “longistiladas”, essa característica facilita a deposição de pólen
765 no estigma. As características florais estão correlacionadas ao tipo ou a um polinizador
766 (Faegri & van der Pijl 1979) e a mudanças na biologia da polinização (Pailler et al. 1998). As
767 características florais pode ser um fator preponderante para os padrões ecológico-evolutivo de
768 polinização (Fischer et al. 2014), além destas sugerimos que as características dos visitantes
769 sejam fundamentais para o padrão apresentado por *P. eucalyptifolius*.

770 Os maiores volumes e concentrações de açúcar nas flores de *P. eucalyptifolius* estão
771 disponíveis no período da manhã, horário de maior visitação pelas abelhas. As principais
772 espécies de abelhas que visitam *P. eucalyptifolius* têm aproximadamente o comprimento igual
773 ou superior à estrutura reprodutiva da flor. *Xylocopa frontalis* foi a espécie de maior
774 performance em termos de número de visitas, tempo dedicado às flores, quantidade de pólen
775 transportado e probabilidade de tocar nas partes reprodutivas (>95% das visitas). Em oposição
776 ao seu tamanho, *X. frontalis* possui a língua mais curta de todos os visitantes florais avaliados
777 (6.67 ± 1.97), o que provavelmente limita seu acesso ao néctar, exigindo maior número de
778 visitas e tempo investido às flores do que os demais visitantes florais. Similarmente,
779 Robertson et al. (2005) mostraram que aves e abelhas não depositam tanto pólen durante a
780 abertura das flores de *Peraxilla colensoi* e *Peraxilla tetrapetala*, sendo necessárias sucessivas
781 visitas para uma polinização efetiva. A espécie também está presente na polinização de várias
782 espécies de plantas da família Fabaceae (Silva et al. 2011; Costa et al. 2014) e não podemos
783 descartar a possibilidade de que tanto o hospedeiro (*Vatairea macrocarpa*) quando *P.*
784 *eucalyptifolius* compartilhem o mesmo polinizador, como ocorre em *Centaurea scabiosa*
785 (Asteraceae) parasitada por *Orobanche elatior* (Orobanchaceae) (Ollerton et al. 2007).

786 Nossos experimentos de polinização mostraram que embora ocorra a
787 autocompatibilidade em *P. eucalyptifolius*, bem como em grande parte das Loranthaceae
788 (Aizen 2005; Azpeitia & Lara 2006), Azpeitia & Lara (2006) constataram que o maior
789 conjunto de frutos em *P. calyculatus* ocorreu a partir da polinização cruzada, demonstrando a
790 importância dos visitantes florais (beija-flores) para essas plantas. Em nossos experimentos de
791 exclusão de beija-flores e controle, em que houve visitas das abelhas a produção de fruto foi
792 alta (64% e 78% frutos respectivamente) em relação à autogamia, apontando que as abelhas
793 são importantes para o sucesso reprodutivo de *P. eucalyptifolius*. Sugerimos que a diferença
794 no número de frutos produzidos em flores com exclusão e livre acesso dos visitantes, ocorreu
795 devido o uso da tela de alumínio usada no tratamento de exclusão de beija-flores, que pode ter
796 impedido o acesso de abelhas grandes. Estudos já mostraram que a exclusão de vertebrados
797 com gaiolas frequentemente permite, em partes a produção de semente devido à ajuda de
798 visitantes florais (Dalglish 1999; Arizaga et al. 2000).

799 Estudos com diversos grupos de plantas que possuem tanto abelhas quanto beija-
800 flores entre seus visitantes florais (revisado em Thomson & Wilson 2008), evidenciam uma
801 substituição dos primeiros pelos segundos ao longo da evolução dos caracteres florais.
802 Castellanos et al. (2004) sugerem que as mudanças das abelhas para os beija-flores ocorrem
803 em função de uma pressão seletiva contra as abelhas, ao invés de uma pressão a favor dos
804 beija-flores. Segundo esses autores, abelhas removem e consomem muito pólen que poderia
805 ser disponibilizado para outro visitante floral e, além disso, carregam muito menos pólen no
806 corpo do que os beija-flores, diminuindo sua chance de deposição nos estigmas das flores.
807 Um estudo recente de Juan Ornelas e Guillermo Amico, (dados não publicados) sugerem, no
808 entanto, que *P. eucalyptifolius* é uma espécie de uma linhagem mais recente do que muitas
809 outras espécies de *Psittacanthus* polinizadas por beija-flores. Se a evolução seleciona os
810 polinizadores de maior performance, essa ideia vai contra ao que é observado no gênero
811 (Vidal-Russell & Nickrent 2008), sugerindo uma reversão para as abelhas em um gênero
812 predominantemente ornitófilo. Infelizmente, não é possível comparar a performance de
813 abelhas e beija-flores em nosso estudo porque observamos apenas uma interação com o beija-
814 flor *Amazilia fimbriata*. Nossos dados sugerem, no entanto, que embora em *P. eucalyptifolius*
815 as flores sejam e autógamas assim como as demais *Psittacanthus* citadas neste estudo com
816 relação à polinização, essas plantas necessitam de polinizadores eficientes que lhe garantam
817 sempre maiores porcentagens de frutificação.

818 **5. AGRADECIMENTOS**

819 A UFOPA por ofertar o curso de mestrado, a CAPES pela concessão de S. J. Castro.

820 E ao ICMBio pela autorização da coleta sob licença do SISBIO (10615-1 e 57180-1).

821

822

823

824

825

826

827

828

829

830

831

832

833

834

835

836

837

838

839

840 6. CONCLUSÃO

841

842 - Dentre todas as espécies deste gênero a espécie *P. eucalyptifolius* é a única, até o momento,
843 não efetivamente polinizada por aves, sendo sua polinização feita exclusivamente por abelhas;

844 - As principais espécies de abelhas que visitam *P. eucalyptifolius* são morfologicamente
845 compatíveis com as características da flor, com comprimento igual ou superior à estrutura
846 reprodutiva da flor;

847 - Os maiores volumes e concentrações de açúcar nas flores de *P. eucalyptifolius* estão
848 disponíveis no período da manhã, horário de maior visitação pelas abelhas;

849 - Abelhas da espécie *Xylocopa frontalis* apresentaram maior performance em número de
850 visitas, tempo dedicado às flores, quantidade de pólen transportado e probabilidade de tocar as
851 partes reprodutivas (>95% das visitas).

852 - Abelhas da espécie *Centris flavifrons*, a segunda com maior número de visitas, com >90%
853 delas caracterizadas como efetiva, possui tamanho corporal mais ajustado aos caracteres
854 florais de *P. eucalyptifolius*.

855 - Flores visitadas por abelhas apresentaram produção de sementes semelhantes às flores com
856 tratamento de suplementação de pólen. *Psittacanthus eucalyptifolius* é uma espécie auto-
857 compatível e se autopoliniza, mas visitantes florais são essenciais para o aumento do seu
858 sucesso reprodutivo.

859

860

861

862

863

864

865

866 **7. REFERÊNCIAS**

- 867 Arizaga S., Ezcurra E., Peters E., De Arellano F. R. & Veja E. (2000) Pollination ecology of
868 *Agave macroacantha* (Agavaceae) in a Mexican tropical desert. II. The role of pollinators.
869 *Am. J. Bot.* 87, 1011–17.
870
- 871 Aizen Marcelo A. (2005) Breeding system of *Tristerix corymbosus* (Loranthaceae), a winter-
872 flowering mistletoe from the southern Andes. *Australian Journal of Botany*, v. 53, n. 4, p.
873 357-361.
874
- 875 Aho K. (2014) Foundational and applied statistics for biologists using R. CRC/Taylor and
876 Francis, Boca Raton, FL. Disponível em: < [https://cran.r](https://cran.r-project.org/web/packages/asbio/index.html)
877 [project.org/web/packages/asbio/index.html](https://cran.r-project.org/web/packages/asbio/index.html)>
878
- 879 Azpeitia, F., Iara, C. (2006) Reproductive biology and pollination of the parasitic plant
880 *Psittacanthus calyculatus* (Loranthaceae) in Central Mexico 1. *The Journal of the Torrey*
881 *Botanical Society*, v. 133, n. 3, p. 429-438.
882
- 883 Bates D., Maechler M., Bolker B., Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models
884 Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48.<[doi:10.18637/jss.v067.i01](https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01)>
885
- 886 Castellanos M. C., Wilson P., Thomson J. D. (2004) ‘Anti-bee’ and ‘pro-bird’ changes during
887 the evolution of hummingbird pollination in *Penstemon* flowers. *Journal of evolutionary*
888 *biology*, v. 17, n. 4, p. 876-885.
889
- 890 Costa Franciane Oliveira., De Lima Dayse Castro Rodrigues., Silva André Luiz Gomes
891 (2014) Biologia reprodutiva de *Vatairea macrocarpa* (Benth.) Ducke (Fabaceae–
892 Faboideae) em uma área de Cerrado no município de Chapadinha, MA,
893 Brasil. *Heringeriana*, v. 8, n. 1, p. 1-19.
894
- 895 Dafni A. (1992) Pollination ecology: a practical approach. *Oxford University Press*.
896
- 897 Dalglish E. (1999) Effectiveness of invertebrate and vertebrate pollinators and the influence
898 of pollen limitation and inflorescence position on follicle production of *Banksia aemula*
899 (Family Proteaceae). *Australian Journal Bot.* 47, 553–62.
900
- 901 Darwin Charles. (2009) *A origem das espécies*.
902
- 903 Fadini R. F. (2011) Non-overlap of hosts used by three congeneric and sympatric
904 loranthaceous mistletoe species in an Amazonian savanna: host generalization to extreme
905 specialization. *Acta Botanica Brasilica*, v. 25, n. 2. p. 337-345.
906
- 907 Fadini R. F., Lima A. P. (2012) Fire and host abundance as determinants of the distribution of
908 three congeneric and sympatric mistletoes in an Amazonian savanna. *Biotropica*, v. 44, n. 1,
909 p. 27-34.
910
- 911 Fadini R. F., et al. (2018) Bat and bee pollination in mistletoes, a genus regarded as
912 exclusively hummingbird-pollinated. *Ecology*, v.xx, p. xx. Doi: 10.1002/ecy.2140.

- 913 Faegri K., Pijl L. Van Der. (1979) The principles of pollination ecology. *Pergamon Press*,
 914 *London*.
 915
- 916 Fischer E., Leal I. R. (2006) Effect of nectar secretion rate on pollination success of *Passiflora*
 917 *coccinea* (Passifloraceae) in the Central Amazon. *Brazilian Journal of Biology*, 66(2B),
 918 747-754.
 919
- 920 Fischer E., De Araujo A. C., gonçalves, F. (2014) Polinização por vertebrados. P. 311-326. In:
 921 Rech, André Rodrigo et al. *Biologia da polinização. Editora Projeto Cultural, Rio de*
 922 *Janeiro*. p. 524.
 923
- 924 Galetto L., & Bernardello, G. (2005) Rewards in flowers: nectar. *Practical pollination*
 925 *biology*, 261-313.
 926
- 927 Guerra T. J., Galetto L., Silva W. R. (2014) Nectar secretion dynamic links pollinator
 928 behavior to consequences for plant reproductive success in the ornithophilous mistletoe
 929 *Psittacanthus robustus*. *Plant Biology*, v. 16, n. 5, p. 956-966.
 930
- 931 Gomes da Silva André Luiz., Ramos Chaves Samyra., Mesquita Brito Jéfferson. (2011)
 932 Reproductive biology of *Bowdichia virgilioides* Kunth (Fabaceae). *Acta Scientiarum.*
 933 *Biological Sciences*, v. 33, n. 4.
 934
- 935 Herrera Carlos M. (1987) Variation in mutualisms: the spatiotemporal mosaic of a pollinator
 936 assemblage. *Biological Journal of the Linnean Society*, v. 35, n. 2, p. 95-125.
 937
- 938 Hothorn T., Bretz F., Westfall P. (2008). Simultaneous Inference in General Parametric
 939 Models. *Biometrical Journal* 50(3), 346-363.
 940
- 941 Ivey Christopher T., Martinez Pocholo., Wyatt Robert. (2003) Variation in pollinator
 942 effectiveness in swamp milkweed, *Asclepias incarnata* (Apocynaceae). *American Journal*
 943 *of Botany*, v. 90, n. 2, p. 214-225.
 944
- 945 Kolreuter JG 1761–1766 *Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen*
 946 *betreffenden Versuchen und Beobachten*. Gleditschischen Handlung, Leipzig.
 947
- 948 Kritsky Gene. (1991) Darwin's Madagascan hawk moth prediction. *American Entomologist*,
 949 v. 37, n. 4, p. 206-210.
 950
- 951 Kuijt J. (2009) Monograph of *Psittacanthus* (Loranthaceae). *Systematic Botany Monographs*,
 952 v. p. 86.
 953
- 954 Miranda I. S. (1993) Estrutura do estrato arbóreo do cerrado amazônico em Alter do Chão,
 955 Pará, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, v. 16, n. 2, p. 143-150.
 956
- 957 Miranda I. S. (1995) Fenologia do estrato arbóreo de uma comunidade de cerrado em Alter-
 958 do-Chão, PA. *Revista Brasileira de Botânica*, v. 18, n. 2, p. 235-240.
 959
- 960 Ne'eman Gidi., Jürgens Andreas., Newstrom-lloyd Linda., Potts Simon G., Dafni Amots.
 961 (2010) A framework for comparing pollinator performance: effectiveness and
 962 efficiency. *Biological Reviews*, v. 85, n. 3, p. 435-451.

- 963 Nickrent D.L. (2017) *Parasitic plant genera and species*. [online]. Disponível em
 964 <http://www.parasiticplants.siu.edu/ParPlantNumbers.pdf> [acesso 13 fevereiro 2018].
 965
- 966 Ollerton Jeff., Stott Adrian., Allnutt Emma., Shove Sam., Taylor Chloe., Lamborn Ellen.
 967 (2007) Pollination niche overlap between a parasitic plant and its host. *Oecologia*, v. 151,
 968 n. 3, p. 473-485
 969
- 970 Ornelas J., Gonzalez C., Jimenez L., Iara, C., Martinez A. (2004) Reproductive ecology of
 971 distylous *Palicourea padifolia* (Rubiaceae) in a tropical montane cloud forest. II. At-
 972 tracting and rewarding mutualistic and antagonistic visitors. *American Journal of Botany*,
 973 91, 1061-1069.
 974
- 975 Paillet T., Humeau L., Figier J., Thompson J. D. (1998) Reproductive trait variation in the
 976 functionally dioecious and morphologically heterostylous island endemic *Chassalia*
 977 *corallioides* (Rubiaceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 64(3), 297-313.
 978
- 979 Pérez-crespo M. J., Ornelas J. F., Martén-Rodríguez S., González-Rodríguez A., Lara, C.
 980 (2016) Reproductive biology and nectar production of the Mexican endemic *Psittacanthus*
 981 *auriculatus* (Loranthaceae), a hummingbird-pollinated mistletoe. *Plant Biology*, v.
 982 18, n. 1, p. 73-83.
 983
- 984 Pleasants J. M. (1983) Nectar production patterns in *Ipomopsis aggregata* (Polemoniaceae).
 985 *American Journal of Botany*, 1468-1475.
 986
- 987 Ramírez M. M., Ornelas J. F. (2010) Polinización y producción de néctar de *Psittacanthus*
 988 *schiedeanus* (Loranthaceae) en el centro de Veracruz, México. *Boletín de la Sociedad*
 989 *Botánica de México*, n. 87, p. 61-67.
 990
- 991
- 992 Robertson Alastair W., Ladley Jenny J., Kelly Dave. (2005) Effectiveness of short-tongued
 993 bees as pollinators of apparently ornithophilous New Zealand mistletoes. *Austral ecology*,
 994 v. 30, n. 3, p. 298-309.
 995
- 996 Rosas-guerrero Víctor., Aguilar R., Martén-Rodríguez S., Ashworth L., Lopezaraiza-Mikel
 997 M., Bastida J. M., Quesada M. (2014) A quantitative review of pollination syndromes: do
 998 floral traits predict effective pollinators?. *Ecology letters*, v. 17, n. 3, p. 388-400.
 999
- 1000 R Core Team (2017). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation
 1001 for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
 1002
- 1003 Schemske Douglas W., Horvitz Carol C. (1984) Variation among floral visitors in pollination
 1004 ability: a precondition for mutualism specialization. *Science*, v. 225, n. 4661, p. 519- 521.
 1005
- 1006 Sanaiotti T. M., Magnusson W. E. (1995) Effects of annual fires on the production of fleshy
 1007 fruits eaten by birds in a Brazilian Amazonian savanna. *Journal of Tropical Ecology*,
 1008 v. 11, n. 01, p. 53-65.
 1009
- 1010 Sprengel, C. K. (1793). *Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung*
 1011 *der Blumen*. Friedrich Vieweg dem aeltern, Berlin.

- 1012 Stone Judy L. (1996) Components of pollination effectiveness in *Psychotria suerrensis* a
 1013 tropical distylous shrub. *Oecologia*, v. 107, pp. 504-512.
 1014
- 1015 Thomson James D., Wilson Paul. (2008) Explaining evolutionary shifts between bee and
 1016 hummingbird pollination: convergence, divergence, and directionality. *International*
 1017 *Journal of Plant Sciences*, v. 169, n. 1, p. 23-38.
 1018
- 1019 Vidal-Russell Romina., Nickrent Daniel L. (2008) Evolutionary relationships in the showy
 1020 mistletoe family (Loranthaceae). *American Journal of Botany*, v. 95, n. 8, p. 1015- 1029.
 1021
- 1022 Waser Nickolas M., Chittka Lars., Price Marry V., Williams Neal M., Ollerton Jeff. (1996)
 1023 Generalization in pollination systems, and why it matters *Ecology*, v. 77(4), PP. 1043-
 1024 1060.
 1025
- 1026 Weiss Martha R. (1991) Floral colour changes as cues for pollinators. *Nature*, v. 354, n. 6350,
 1027 p. 227.
 1028
- 1029 Weiss Martha R. (1995) Floral color change: a widespread functional convergence. *American*
 1030 *Journal of Botany*, p. 167-185.
 1031
 1032
 1033
 1034
 1035
 1036
 1037
 1038
 1039
 1040
 1041
 1042
 1043
 1044
 1045
 1046
 1047
 1048
 1049
 1050
 1051
 1052
 1053

1054 **8. ANEXO**

1055 ANEXO A – Normas da revista pretendida.

1056

1057 **Arrangement Research papers**

1058 *Title page:* The first page of each paper should indicate: The title, the authors' names and
 1059 affiliations, a short title for use as running head, the name, address, e-mail address, phone and
 1060 fax number of the corresponding author, and 3 to 7 keywords. *Abbreviation:* List with
 1061 abbreviations where appropriate.

1062 *Abstract:* The abstract must be usable as a stand-alone document and must not exceed 250
 1063 words. For all papers submitted from 2016 onwards, a structured abstract is required using
 1064 four bullet points to indicate (1) the research conducted including its rationale, (2) central
 1065 methods applied, (3) key results, and (4) main conclusions including key points of discussion.
 1066 It should not contain citations of other papers. For reviews, bullet points do not apply.

1067 The following sections cover the usual contents: Introduction, Materials and Methods,
 1068 Results, Discussion, Acknowledgements, References (see below), Tables (see below), Figure
 1069 legends (see below), Illustrations (see below). In Materials and Methods, Results and
 1070 Discussion subheadings are possible. If an author chooses to combine sections Results and
 1071 Discussion, an additional section Conclusions can be added, but this must be brief.

1072

1073 **Concise review articles**

1074 Choose subheadings as appropriate but do not use a numbering system. Title page, Key
 1075 words, Abstract and other items as for full length papers.

1076

1077 **Tables**

1078 Tables must be serially numbered in Arabic numerals and each must carry a brief descriptive
 1079 heading. Tables reproduced from other publications must state their precise source. Only
 1080 signs that can be typeset should be used in the tables and legends. Please provide Tables in
 1081 Word and include them at the end of the manuscript after the References, each on a separate
 1082 page. Refrain from using both tables and graphs to demonstrate the same results.

1083

1084 **Figures and Graphics** *Electronic artwork* It is essential that all artwork is provided in
 1085 electronic format. Please save vector graphics (e.g. line artwork) in Encapsulated Post-script
 1086 (EPS) format and bitmap files (e.g. half-tones) in Tagged Image Format (TIFF). Detailed
 1087 information on our digital illustration standards is available
 1088 at <http://authorservices.wiley.com/bauthor/illustration.asp>. Please do not embed any tables
 1089 and/or figures in the text document. If you should encounter difficulties upon submitting
 1090 figures and graphics, please contact the editorial office by e-mail
 1091 under annette.schlierenkamp@ctp.uni-freiburg.de or by telephone under ++ 49/(0)761/203-
 1092 8300.

1093 **References**

1094 The list of references must include all (but no additional) references quoted. Arrange
 1095 references alphabetically according to author name, not chronologically. The name of the
 1096 journals containing the cited papers should be given in full. Town/city and country names
 1097 should be provided for non-journal refs.

1098 Each article reference should be given as in the following example:

1099 Alfano J.R., Collmer A. (2004) Type III secretion system effector proteins: double agents in
 1100 bacterial disease and plant defence. *Annual Review Phytopathology*, **42**, 385–414.

1101 Books or other non-serial publications which are quoted in the references must be cited as
 1102 follows:

1103 Gage J.D., Tyler P.A. (1991) *Deep-sea Biology: A Natural History of Organisms at the Deep-*
 1104 *sea Floor*. Cambridge University Press, Cambridge, UK: 504 pp.

1105 Lester R.N., Hasan S.M.Z. (1991) Origin and domestication of the brinjal eggplant, *Solanum*
 1106 *melongena*, from *S. incanum*, in Africa and Asia. In: Hawkes J.G., Lester R.N., Nee M.,

1107 Estrada N. (Eds), *Solanaceae III: Taxonomy, Chemistry, Evolution*. Royal Botanic Gardens,
1108 Kew; London, UK: 369-387.

1109 Articles not yet published may only be cited if they have definitely been accepted for
1110 publication. They must be denoted by the expression 'in press'.

1111 We recommend the use of a tool such as EndNote or Reference Manager for reference
1112 management and formatting.

1113 **Units**

1114 *Plant Biology* will follow the system of SI units (Systeme International d'Unites). Within a
1115 given paper chosen units must be uniform.

1116 **Abbreviation**

1117 Note that common abbreviations can be used without explanation. Others must be explained.

1118 In case of doubt always give an explanation. Use FW = fresh weight and DW = dry weight.

1119 **Scientific Names**

1120 Scientific names should be cited in their complete form when first mentioned with genus -
1121 species - authority - cultivar (cv.) or subspecies (ssp.) where appropriate. Latin names should
1122 be underlined or typed in *italics*. Subsequently the generic names should be abbreviated, but
1123 avoid confusion: e.g. use *A. comosus* if the only genus with a first letter A in your paper is
1124 *Ananas*; but use unambiguous abbreviations if you have more than one genus with the same
1125 first letter, e.g. *Ananas comosus*, *Aechmea nudicaulis* = *A. comosus*, *Ae. nudicaulis*, etc.

1126 Common names of organisms must be accompanied by the correct scientific name when first
1127 mentioned. For rare or exotic genera it may be useful to give the name of the family and/or
1128 higher taxon in brackets when first mentioned.

1129 **Copyright**

1130 Authors will be required to assign copyright of their paper to the German Society for Plant
1131 Sciences, Royal Botanical Society of the Netherlands and Blackwell Publishing. Copyright
1132 assignment is a condition of publication and papers will not be passed to the publisher for
1133 production unless copyright has been assigned. (Papers subject to government or Crown
1134 copyright should tick relevant box on the form). The publishers will not refuse any reasonable
1135 request by authors for permission to reproduce their contributions to the journal.

1136

1137

1138

1139

1140

1141

1142