

RELATÓRIO DE ATIVIDADES RELACIONADAS À AUTORIZAÇÃO  
IAP: 142/09 – 23 Abril 2010

PROJETO DE PESQUISA:

Biologia da Polinização: Interações entre abelhas (Hym., Apoidea) e flores com  
quilha invertida em Fabaceae

EQUIPE:

Laércio Peixoto do Amaral Neto –  
UFPR – Mestrando PPG/Entomologia

Prof. Dr. Gabriel Augusto Rodrigues de  
Melo – UFPR - Orientador

Prof. Dr. Christian Westerkamp – UFC,  
Campus do Cariri – Coorientador

CURITIBA  
Jan, 2011

## 1. INTRODUÇÃO

### 1.1 ADAPTAÇÕES DAS FLORES ENTOMÓFILAS - FLORES LABIADAS E FLORES – COM – QUILHA

Várias características das flores podem ser interpretadas como adaptações contra uma excessiva retirada de pólen pelas abelhas, entre estas estão as posições das partes reprodutivas e a forma das flores.

Um aspecto na forma das flores que funciona restringindo o acesso ao pólen por visitantes pode ser encontrado nas flores - com - quilha (*keel blossoms*, em inglês). Nessas flores a corola pentâmera possui pétalas diferenciadas em estandarte (vexilo), duas alas (asas) e quilha (carina), esta última formada por duas pétalas onde os esporófilos ficam escondidos no interior (Westerkamp, 1997b), desta forma impedindo um livre acesso ao pólen e evitando uma retirada excessiva deste pelos visitantes florais.

Flores - com - quilha são características de muitos membros da família Fabaceae além de serem encontradas independentemente em muitas outras famílias (Westerkamp, 1997). Na maioria dos casos essas flores oferecem néctar, embora existam exceções como em *Lupinus sericeus* que oferece pólen (Harder, 1990, Westerkamp, 1997b). Quando o visitante se esforça para alcançar o néctar o complexo alas-quilha é movido para baixo e o pólen é exposto. O pólen é então depositado lateralmente ou ventralmente sobre o visitante, raramente ocorre deposição sobre ele (Etchevery et al., 2003, Westerkamp, 1997). Embora seja uma característica efetiva no impedimento do acesso direto ao pólen, estes podem ainda usar as pernas ou escopa ventral para obterem esse recurso (Westerkamp, 2007).

Uma vez que os animais possuem uma organização dorsiventral e bilateral, com as pernas na posição ventral, a posição mais segura para deposição do pólen seria a região dorsal do visitante. Essa é a estratégia das flores labiadas (*Lipflowers*, em inglês) que depositam o pólen no dorso do visitante, onde não pode ser alcançado (Westerkamp & Classen-Bockhoff, 2007). Estas flores são encontradas em várias famílias das angiospermas e,

dentro do grupo das Fabaceae, muitas flores demonstram essa organização dorsiventral. As flores labiadas também oferecem néctar aos visitantes, porém esse acesso muitas vezes é fechado (nectarostégio). Em algumas espécies apenas a presença do néctar é o suficiente para desviar a atenção do visitante floral e o pólen não fica tão escondido, porém, em muitas delas o pólen fica oculto no interior do lábio superior e só é exposto após a passagem da abelha (Westerkamp & Classen-Bockhoff, 2007). Mais uma vez, quando os visitantes tentam acessar o néctar eles são alinhados e ativam um sistema de alavancas que deposita o pólen no dorso do visitante. Dessa forma as flores - com - quilha são predominantemente estenotribicas (o pólen é depositado ventralmente no visitante) enquanto as flores labiadas, devido à deposição no dorso do visitante, são nototribicas (Müller, 1996).

## 1.2 GRUPOS FUNCIONAIS

Muitos autores discutem a idéia de que combinações das características das flores podem ser usadas para se inferir seus polinizadores, sendo o conjunto dessas características chamado de "síndromes de polinização" (Darwin, 1862, Vogel, 1954, Faegri & Pijl, 1971, Stebbins, 1970, Johnson & Steiner, 2000). Segundo esses autores estas síndromes, incluindo diferentes cores, formas e recursos florais seriam resultado de uma evolução conjunta entre as flores e seus polinizadores e estariam relacionadas com a atração e utilização de um grupo específico de polinizadores.

Segundo Fenster et al. (2004), um importante passo para se estudar a relevância evolutiva das síndromes de polinização é reconhecer que o conceito implica que os polinizadores podem ser agrupados em grupos funcionais que se comportam e impõem similar pressão de seleção às características das flores. Assim, uma planta possui polinização especializada se esta é polinizada com sucesso por apenas um grupo funcional restrito de potenciais polinizadores, tais plantas são ditas que ocupam um determinado "nicho de polinização". (Fenster et al., 2004).

### 1.3 PROBLEMÁTICA

Entre as diversas famílias e morfologias de flores labiadas encontram-se as flores de Fabaceae que são semelhantes às flores - com - quilha, comuns na família, mas que apresentam o estandarte como área de pouso para os visitantes e o complexo alas-quilha aparece na posição dorsal. Observações de campo e de laboratório demonstram que estas possuem um forte mecanismo que impede a retirada de néctar, o que restringe o acesso a este recurso apenas para abelhas grandes. No entanto, também são observadas abelhas de tamanho menor que o esperado visitando estas flores, inclusive tocando as anteras e o estigma da flor.

Tendo em vista a idéia de grupos funcionais de polinizadores e a complexidade morfológica das flores - com - quilha invertida, questiona-se: Quais características definem o grupo funcional de visitantes das flores - com - quilha invertida? Como é o funcionamento destas flores relacionado com seus visitantes? Em outras palavras: Qual o nicho de polinização ocupado pelas flores - com - quilha invertida?

Hipotetiza - se que tais flores sejam polinizadas mais efetivamente por abelhas de grande porte, sobretudo do gênero *Xylocopa*, as quais possuem força e tamanho adequados para encaixarem com as flores. Como são observadas abelhas menores visitando as flores - com - quilha invertida, acredita-se que estas só o fazem porque apresentam alguma característica morfológica ou comportamental que lhes permite a retirada de néctar, já que o acesso a este recurso é restrito.

Uma vez que as relações das plantas com seus visitantes é um aspecto determinante na estrutura das comunidades de ambos devido às disputas por recursos florais e competição pelos polinizadores (Heithaus, 1974, Pyke, 1982, Inouye, 1978, Goulson, 1999, Kodric-Brown & Brown, 1979), acredita-se que o presente trabalho seja de grande importância para o melhor entendimento da estrutura e funcionamento de comunidades de plantas e abelhas, sobretudo no que se refere a competição e obtenção de recursos por plantas e seus polinizadores.

## 2. SÍNTESE DAS ATIVIDADES REALIZADAS

### 2.1 LOCAIS DE ESTUDO

Uma vez que o estudo estava limitado à ocorrência das flores, e o mesmo demandou uma grande quantidade de observações em uma mesma planta, para melhor utilização do tempo disponível e assim otimizar os resultados o esforço amostral foi concentrado nas espécies encontradas na Floresta Estado Palmito, onde foram observadas duas espécies de flores – com – quilha invertida.

*Clitoria fairchildiana*, *Centrosema virginianum* foram estudadas na Reserva Estadual do Palmito, Paranaguá, Paraná (25°35'34"S, 48°33'43" W, 10m). Os indivíduos de *C. virginianum* foram observados ao longo da Trilha do mangue enquanto que para *C. fairchildiana* foram estudados indivíduos plantados na entrada da reserva. Como não foram observadas visitas às flores de *Centrosema virginianum*, uma outra espécie de *Centrosema* foi estudada, *Centrosema pascuorum* Mart. ex Benth.

Um dos comportamentos associados às visitas às flores que foi observado nos polinizadores foi o habito destes se limparem após a visita. Para comparar comportamento de limpeza das abelhas foi observada ainda mais uma espécie de planta: *Dillenia indica* (Dilleniaceae), também ocorrente na área de estudo.

*Centrosema pascuorum* foi estudada na Estação Experimental de Morretes do Instituto Agrônômico do Paraná, Morretes, Paraná (25°30'24"S, 48°48'21", 21m).

### 2.2. ESTUDO DAS FLORES

#### 2.2.1. Observações de Campo

Observações foram feitas em cada espécie de planta durante o período mínimo de sete dias até ser observada uma constância nos comportamentos e espécies dos visitantes. As plantas foram observadas desde a antese até a hora que cessavam as visitas por pelo ao menos três dias consecutivos. Os botões que abriam no dia posterior eram marcados e contados. As flores mais antigas das inflorescências

que continham os botões marcados eram retirados e as inflorescências também eram marcadas para facilitar sua identificação. Durante o dia, a cada hora eram registrados dados de umidade, temperatura e condição climática (chuva, sol ou nublado). A cada hora de observação vinte minutos foram reservados para acompanhar o número de flores marcadas que eram visitadas. Dessa maneira estimou-se o horário com maior número de visitas às flores e a proporção de flores existentes que foram visitadas. Durante os quarenta minutos restantes foram observadas quantas flores eram visitadas por uma única abelha, como as flores interagiam com o visitante, detalhes de seu funcionamento e se o visitante observado acionava o mecanismo da flor (expondo anteras e/ou estigma). Durante os momentos de maior visitação, logo após uma flor receber uma visita, esta era marcada no estandarte com caneta marca texto e o horário anotado. Esta flor era então acompanhada até receber uma nova visita. A cada hora algumas flores não marcadas eram coletadas e dissecadas para observar se estas continham néctar. Também foram feitos testes com peróxido de hidrogênio ( $H_2O_2$ ) para testar a receptividade do estigma segundo a técnica de Zeisler (1938).

A partir das observações da interação entre as flores e as abelhas, o mecanismo da flor foi testado acionando esta artificialmente, de modo a simular partes do visitante e os locais tocados por estes. Quando uma parte específica era considerada importante para o funcionamento da flor (cálice, estandarte), esta era removida e a flor era novamente submetida à ativação pelo meio artificial para ver como a flor se comportaria.

### 2.2.2. Observações de Laboratório

A partir das observações das interações da flor com o visitante, foram identificadas aquelas estruturas que participavam da funcionalidade da flor. Estas estruturas foram então medidas com auxílio de um paquímetro e são mostradas na tabela 1 e figuras 3 (H e I), 4 (G e H) e 5 (G - I).

Os aspectos morfológicos das flores bem como os locais e marcas do dano causado pelos visitantes foram estudados e documentados na íntegra e peça por peça por meio de fotografia e desenhos utilizando-se estereomicroscópio com câmara clara acoplada. Para detalhar os encaixes entre as pétalas, foram feitos cortes transversais seriados a cada 2 mm da flor e estes também foram documentados na forma de desenho. Os desenhos foram então coloridos para uma melhor visualização dos componentes florais.

## 2.2. ESTUDOS DOS VISITANTES

### 2.2.1. Observações de Campo

O comportamento dos visitantes foi observado durante as observações das flores. Foram coletadas informações sobre horário, duração da visita, tipo de comportamento durante a visita e após esta, padrão de vôo entre as visitas, tempo entre visitas consecutivas na mesma flor, número de flores visitadas e local de deposição dos grãos de pólen nos visitantes. Devido a variação climática e a conseqüente variação do horário preferencial das visitas, o número de flores visitadas foi analisado em intervalos de três horas e os dados de umidade e temperatura foram relacionados com o número de flores visitadas por meio de uma análise de variância usando o programa PAST.

Baseando-se no comportamento de visita, os visitantes foram caracterizados em quatro classes: (1) Pilhador rouba-néctar (Inouye, 1980), quando o visitante se comporta de maneira adversa à morfologia da flor (corta a corola para coletar néctar); (2) Pilhador furta-néctar (Inouye, 1980), quando o visitante faz uma visita seguindo o grupo funcional e morfologia da flor, no entanto não toca as anteras ou estigma; (3) Polinizador secundário ou ocasional, quando, em pelo menos parte das suas visitas à mesma espécie de flor, o visitante toca as anteras e estigma e carrega pólen ou quando a frequência na flor é muito baixa e; (4) Polinizador primário, quando o visitante sempre toca as anteras e estigma das flores visitadas e carrega pólen e possui uma frequência de visitas relativamente alta à mesma flor.

O comportamento dos visitantes foi interpretado a partir de observação visual direta, análise de fotografias e análise de filmagens feitas durante as visitas. Sempre que um novo visitante era avistado, este era capturado e fixado a seco para posterior identificação. Quando a identificação do indivíduo em vôo era possível, este não era capturado. As abelhas capturadas foram utilizadas nos estudos de laboratório, fixadas, identificadas e posteriormente depositadas na Coleção Entomológica Pe. Jesus Santiago Moure (DZUP).

### 2.2.2. Observações de laboratório

Baseado nas observações de campo, àquelas partes dos visitantes que interagem com a flor foram medidas utilizando um paquímetro. Estas partes e suas medidas estão descritas na tabela 2 e figura 7G. Logo depois de mortos com acetato de etila, algumas das abelhas foram montadas de modo que suas partes bucais

ficassem esticadas para frente. As abelhas montadas desta forma foram fotografadas e o ângulo das partes bucais e da cabeça em relação ao corpo foi medido. Para isso as imagens foram analisadas no Corel Draw X5 onde uma linha longitudinal foi traçada na altura da tégula da abelha, representando a posição do corpo. Uma segunda linha foi traçada, paralela à borda do olho da abelha e uma terceira seguindo o sentido da porção proximal das partes bucais (Figs. 7C e 7F). O ângulo entre a primeira linha e as demais representam o ângulo de movimentação da cabeça em relação ao corpo e das partes bucais em relação ao corpo da abelha, respectivamente. A altura e tamanho de partes dos visitantes foram relacionados com o tamanho das partes florais que entraram em contato durante a visitação.

### 2.3. COMPORTAMENTO DE LIMPEZA

Para compreender melhor o comportamento de limpeza das abelhas este foi analisado enquanto estas visitavam as flores de *Clitoria falchirdiana* (pólen na pleura), *Centrosema pascuorum* (pólen no dorso) e *Dillenia indica* (Pólen espalhado ventralmente, pernas e metassoma, Fig. 7H). Estas espécies foram escolhidas por apresentarem diferentes locais de deposição do pólen para comparar o comportamento das abelhas em relação a cada um deles. *D. indica* foi utilizada por possuir apenas o pólen como chamariz e este é coletado pelos visitantes. Além do comportamento durante as visitas, quatro fêmeas de *B. morio*, duas de *Xylocopa frontalis* e duas de *X. grisescens* foram capturadas em um recipiente plástico transparente e pulverizadas com amido de milho (Fig. 7I) e seu comportamento de limpeza também foi filmado e analisado em câmera lenta com os programas VLC media player e Real player.

O comportamento de limpeza foi analisado quanto a frequência, quantidade de movimentos e forma dos movimentos utilizados. Estes dados foram inferidos por meio de observações diretas e filmagens enquanto as abelhas visitavam as flores. Detalhes dos movimentos foram capturados do vídeo e desenhados para maior detalhamento usando o programa Corel Draw X5.

### 3. RESULTADOS

A terminologia usada para descrever a posição no espaço floral (esquerda, direita, acima e abaixo) refere-se á perspectiva do visitante floral. Assim, quando se fala em pétala esquerda (da ala ou da quilha) esta corresponde a pétala que se posiciona a esquerda da abelha durante a visita. Para o estandarte serão utilizadas as nomenclaturas: adaxial, para a superfície de pouso e abaxial, para superfície inferior. Para a descrição das posições e estruturas das demais pétalas (alas e quilha), utilizar-se-á a nomenclatura segundo Stirton (1981) a qual está ilustrada na figura 1A. Vale ressaltar que este autor apresentou uma nomenclatura apenas para descrição das alas e apenas de flores com quilha. Em flores com quilha invertida, que são os alvos do presente trabalho, essas pétalas invertem em aproximadamente 180° sua posição, porém, para seguir um padrão na nomenclatura, serão utilizados os mesmos termos e mesmo referencial de posicionamento, tanto para alas quanto para a quilha (Fig. 1B). Como a posição das alas e quilha é perpendicular em relação ao estandarte, a superfície adaxial nestas pétalas refere-se à face interna das pétalas e a abaxial corresponde à face externa. Na figura 1A, as regiões indicadas referem-se apenas ao limbo foliar, a parte basal das pétalas é referida como “garra”.

A. :\\Ver\Flores e bichos\Stirton, 1981\p B. :ÃO NA PÉTALA.jpg



Figura 1. Esquema de uma ala mostrando a posição das estruturas na pétala (baseada em Stirton, 1981) da forma como será descrita: (A) Quilha normal e (B) Quilha invertida.

Também serão utilizados os termos para flores labiadas de acordo com Westerkamp e Claßen-Bockoff (2007): “lábio inferior”, para a parte ventral da flor, utilizada como área de pouso e “lábio superior”, para a parte dorsal da flor, onde os órgãos reprodutivos (anteras e estigma) se posicionam; “Canal de

alinhamento”, para o elemento estreito e proximal da flor, normalmente acessível apenas pelas partes bucais do visitante em cujo fundo geralmente encontra-se o nectário e; “Câmara de Polinização”, para o elemento distal e largo da flor que normalmente permite a entrada da cabeça e outras partes do visitante. A área de transição entre a área larga da câmara de polinização e a parte estreita do canal de alinhamento será chamada de “entrada do canal de alinhamento”.



**Fig 2.** Esquema de corte longitudinal em uma flor bilabiada mostrando a posição do lábio superior (linha pontilhada), lábio inferior (Linha contínua), estruturas de reprodução (cinza), canal de alinhamento (A) e câmara de polinização (B). (Westerkamp e Claßen-Bockhoff, 2007).

### 3.1 CARACTERÍSTICAS GERAIS - FLORES COM QUILHA INVERTIDA:

Todas as espécies estudadas apresentam inflorescências do tipo racemo e o número de flores abertas por inflorescência variou de uma (*Centrosema* spp.) a oito (*Clitoria fairchildiana*), mas normalmente havia entre 2-3 flores por dia. Em *Clitoria fairchildiana* a inflorescência é pendente enquanto nas espécies de *Centrosema* o eixo da inflorescência cresce lateralmente ao eixo principal, formando um ângulo agudo com este e inclinando-se posteriormente. Tal posição da inflorescência tem implicações para o funcionamento da flor resupinada e pode ter influenciado o surgimento desta morfologia floral (como será discutido nos capítulos posteriores).

Todas as espécies estudadas apresentam cálice sinsépalo (sépalas fundidas) composto por cinco sépalas. Essa fusão forma um tubo na parte basal da corola, que permite uma maior proteção do néctar e uma maior fixação da interação entre as pétalas. Essa fixação proporcionada pelo cálice é fundamental para o funcionamento das espécies estudadas durante a interação com o visitante. Em todas as espécies o cálice possui lobos formados pelos ápices das sépalas, os quais não estão fundidos e com funções diferentes entre as espécies.

As espécies possuem flores grandes cujo estandarte (vexilo) funciona como área de pouso para o visitante. A posição (ângulo) e altura deste em relação ao lábio superior (alas + quilha) e ao cálice variam entre as espécies. Todas as flores possuem um guia de néctar entre a entrada do canal de alinhamento e o centro da superfície adaxial do estandarte. Esse guia varia de cor entre as espécies estudadas. Além desse guia visual, *Centrosema virginianum* possuem um guia mecânico na entrada do canal de alinhamento.

A forma como as alas e pétalas da quilha interage entre si varia entre as espécies. Essa interação pode ser por fusão em algumas partes das pétalas além de dobras na região basal e central do limbo dessas pétalas, formando bolsos os quais se encaixam da forma semelhante a botões de pressão. Todas as espécies apresentaram na margem superior da região central das alas um dobramento no qual o tecido apresenta-se muito mais espessado em corte transversal que as demais partes do limbo. Apesar da semelhança estrutural dessa margem intumescida, esta possui diferentes funções entre as espécies. Para simplificar a descrição, esta estrutura será chamada daqui em diante apenas de “**margem espessada da ala**”.

O androceu apresenta-se com dez estames, sendo um deles parcial ou completamente livre, situado ventralmente e nove estames fundidos basalmente pelo filete com sua parte distal livre. Essa fusão forma uma bainha cilíndrica que é mais dilatada na base, formando um espaço onde o néctar é acumulado. O único espaço livre para a entrada na câmara nectarífera é a abertura relativa ao estame livre. O gineceu é envolvido pela bainha estaminal e vai afinando em direção ao estigma. Ambos, androceu e gineceu a parte

proximal protegida pelo cálice e corola. Logo após o cálice o androceu é exposto dorsalmente até entrar na quilha, sendo novamente envolvido e protegido, agora por alas e quilha. Devido à espessura do tecido que forma a bainha estaminal e à fusão dos nove filetes, toda esta estrutura formada pelos órgãos reprodutivos é imóvel.

### 3.2 CARACTERÍSTICAS GERAIS - VISITANTES:

Ao todo foram observadas dezessete espécies de abelhas visitando as flores estudadas. As espécies divergiram bastante quanto às medidas das partes que interagem com a flor e quanto à capacidade de inclinar frontalmente as partes bucais. De acordo com essas medidas as abelhas foram classificadas e categorizadas seguindo as características explicadas a seguir. Os grupos funcionais à seguir são representados na figura 7A-F.

A primeira característica refere-se ao tamanho das abelhas cujas categorias são grandes (Fig. 7D), pequenas (Fig. 7A) e médias, seguindo o padrão de Gottsberger e Silberbauer-Gottsberger (2006). Esses autores comparam o tamanho das demais abelhas com o comprimento médio da operária de *Apis mellifera* (cerca de 12 mm). Dessa forma, abelhas com tamanho menor que 12 mm são consideradas abelhas pequenas e as maiores ou iguais a 12 mm são consideradas abelhas grandes ou médias. Além do comprimento, no presente estudo foi considerada também, para definir tais grupos, a comparação entre as demais medidas tridimensionais das abelhas (altura e largura) com as partes florais com as quais interagem e a classificação de Gottsberger e Silberbauer-Gottsberger (2006) mostrou-se funcional. Apenas o grupo de abelhas médias, que não foi bem definido por aqueles autores, é aqui redefinido como aquelas abelhas cujo tamanho seja maior em apenas algumas dimensões que *A. mellifera*. Assim apenas três espécies foram incluídas na categoria “abelha pequena”: *Euglossa anodorhynchi*, *Euglossa stellfeldi*, *Euglossa* sp.. As espécies *Thygater armandoi*, *Centris fuscata*, *C. bicolor* e as operárias de *Bombus morio* e *B. brasiliensis* foram incluídas na

categoria de abelhas médias e as demais espécies constituem o grupo das abelhas grandes. Tal classificação mostrou-se funcionalmente apropriada, pois aqueles indivíduos considerados polinizadores (primários ou secundários) das flores com quilha invertida foram aqueles que se encaixaram na categoria de abelhas grandes. Dependendo da espécie de flor, as abelhas médias que funcionaram como polinizadores secundários precisavam mudar o comportamento em relação ao polinizador primário para adaptar-se ao tamanho da flor e as abelhas incluídas na categoria “abelha pequena” foram sempre pilhadores furta-néctar.

A segunda característica se refere comprimento das partes bucais as quais foram caracterizadas como longa ou curta (Fig. 7B e 7E). A classificação comum para abelhas de língua curta e língua longa refere-se a uma série de caracteres das partes bucais utilizados para dividir os dois grupos. Dessa forma, as abelhas de língua longa são aquelas que possuem os dois primeiros segmentos dos palpos labiais achatados e alongados e a glossa quase sempre alongada, enquanto as abelhas de língua curta possuem pelo menos os três últimos palpômeros cilíndricos e semelhantes ao palpo maxilar e glossa geralmente mais curta, podendo em alguns grupos até ser bífida (Michener, 2007, Silveira et al., 2002). Michener (2007) discute que tal classificação nem sempre é adequada, pois algumas abelhas de língua longa possuem as partes bucais características de abelhas de língua curta (glossa e palpo labial curtos) e abelhas de língua curta com as partes bucais alongadas. O autor discute ainda que tais modificações devem-se ao hábito destas abelhas como o encurtamento das partes bucais de abelhas de língua longa com hábito parasita, que nunca se alimentam diretamente de recursos florais ou que se alimentam exclusivamente de flores onde o néctar é pouco profundo e alongamento das partes bucais de abelhas de língua curta relacionado ao hábito de obter néctar de flores com corola profunda.

Para o presente trabalho, onde a funcionalidade da morfologia dos visitantes é levada em consideração e relacionada com o comportamento destes durante as visitas às flores, a distinção comumente usada para diferenciar abelhas de língua curta e longa não reflete a função e encaixe entre a flor e o visitante. Portanto, a classificação adotada no presente para abelhas

de língua curta e longa leva em consideração a profundidade média onde o néctar está localizado, comparada com o comprimento das partes bucais que entram na flor. Além disso, para não criar uma distinção da nomenclatura adotada de abelhas de língua curta e longa, os termos utilizado no trabalho foram abelhas com **partes bucais longas** e abelhas com **partes bucais curtas**. Dessa forma foi adotada que abelhas de partes bucais longas são aquelas cujas partes bucais são maiores que 1,10 cm e medidas menores ou iguais a esta classificam as abelhas de partes bucais curtas. Vale ressaltar que ainda sim essa medida apresenta um problema, pois quando levada em consideração a medida da profundidade do néctar em cada flor, 1,10 cm é muito maior que a medida necessária para sobrepujar os 0,6 cm de profundidade das espécies de *Centrosema* e ainda é muito curto para os 1,60 cm de *C. fairchildiana*. Essa medida, no entanto foi utilizada pelas observações mostrarem que esta diferencia bem os grupos funcionais de visitantes.

Em geral, os polinizadores primários mostraram-se exatamente aqueles com as partes bucais ligeiramente mais curtas ou com tamanho semelhante a profundidade do néctar. Com as partes bucais de tamanho semelhante à profundidade do canal de alinhamento os visitantes precisavam se posicionar de maneira exata na flor se esforçar para alcançar o néctar, criando as condições ideais para ativar o mecanismo de polinização. Os pilhadores furta-néctar foram aqueles cujas partes bucais foram bem mais longas que o necessário para alcançar o néctar. Esses visitantes podiam alcançar o néctar mesmo sem acionar o mecanismo da flor ou fazendo-o de maneira pouco efetiva. Por fim, os polinizadores secundários normalmente apresentaram um comportamento diferenciado dos polinizadores primários devido ao tamanho mais alongado ou reduzido das partes bucais. Para que a flor fosse acionada, esses visitantes precisaram adaptar a posição em relação aos polinizadores primários ou, em certas visitas, conseguiam alcançar o néctar sem acionar o mecanismo da flor (ver comportamento de *Bombus morio* em *Centrosema pascuorum* e *Euglossa* spp. em *Clitoria fairchildiana*).

A última característica observada foi a capacidade das abelhas de voltarem as partes bucais para frente. Essa característica foi a principal diferença entre a funcionalidade e comportamento dos visitantes em *C.*

*fairchildiana* e as demais espécies de quilha invertida. Algumas das abelhas estudadas mostraram durante as visitas as flores e durante medições em laboratório a capacidade de, voltando a cabeça para traz, deixarem as partes bucais voltadas para frente. Essa característica permite o acesso ao néctar às flores de *C. fairchildiana*, onde as abelhas precisavam entrar abaixadas sob a ala direita e com as partes bucais já direcionadas ao canal de alinhamento. Essa característica também foi determinante da função de pilhador furta-néctar de *Bombus morio* em *Lathyrus* sp. e na função de pilhador rouba-néctar de *Xylocopa* spp. em *C. fairchildiana*.

Apesar da posição de repouso das partes bucais de todos os visitantes ser hipognata, durante as visitas nas flores, as abelhas que conseguem erguer as partes bucais para frente assumem uma posição prognata. Dessa forma foram estabelecidas duas categorias dentro desta característica: Abelhas **funcionalmente prognatas** e abelhas **funcionalmente hipognatas** (figs. 7C e 7F).

Baseado no ângulo entre a área de pouso (estandarte) em *C. fairchildiana* e a posição do nectarostégio (cerca de 150°) foi definido o valor em que abelhas capazes de voltar as partes bucais além de 130° foram incluídas na categoria das abelhas funcionalmente prognatas, abelhas com capacidade menor foram incluídas na categoria das abelhas funcionalmente hipognatas. Apesar de o ângulo adotado ser menor que o necessário para alcançar o néctar em *C. fairchildiana*, as observações mostraram que este seria o ângulo mínimo (apresentado por *C. decipiens*, 127,57°) para que as abelhas consigam visitar a flor de maneira correta. Assim, dentre as espécies estudadas apenas *Xylocopa* spp. foram mantidas na categoria funcionalmente hipognatas e essa característica impede que estas abelhas visitem *C. fairchildiana* de maneira correta.

A partir das observações de campo, foi possível classificar os visitantes de acordo com sua função em relação ao funcionamento da flor em quatro grupos distintos: (1) **Pilhador rouba-néctar** [néctar robber (Inouye, 1980b)], quando o visitante se comporta de maneira adversa à morfologia da flor, causando destruição das partes florais com objetivo de alcançar o néctar; (2)

**Pilhador furta-néctar** [nectar thief ou néctar thieving (Inouye, 1980b)], quando o visitante alcança o néctar da flor sem causar danos a sua estrutura, no entanto não toca as anteras ou estigma; (3) **Polinizador secundário** quando, em pelo menos parte das suas visitas, o visitante toca as anteras e estigma e carrega pólen ou ocorre apenas raramente nas flores e; (4) **Polinizador primário**, quando o visitante sempre toca as anteras e estigma das flores e carrega pólen além de visitar freqüentemente as flores.

O comportamento de pilhador rouba-néctar foi observado apenas em *Xylocopa frontalis* e *X. brasilianorum* durante as visitas em *C. fairchildiana* quando estas abelhas usam as partes bucais para cortarem os perfis, cálice e androceu dessas flores em busca do néctar. Esse comportamento foi distinguido do pilhador furta-néctar, pois exige características específicas dos visitantes, nesse caso, mandíbulas e maxilas fortes o suficiente para cortarem as partes florais. Além disso, esse comportamento pode proporcionar a ocorrência de pilhadores secundários que não podem cortar as partes florais, mas que usam cortes já feitos por outros visitantes para alcançarem o néctar (Inouye, 1980b, Dedej & Delaplane, 2004, Sampson et al., 2004).

O grupo dos pilhadores furta-néctar foi normalmente formado por abelhas menores que o tamanho da flor (*Centris fuscata* em *Canavalia brasiliensis* (fig. 3F) e *Euglossa* spp. em *C. fairchildiana*) e que possuíam as partes bucais longas. A característica de ser funcionalmente prognata de *Bombus morio* também contribuiu para que esta abelha fosse pilhador furta-néctar em *Lathyrus* sp (Fig. 6A). No entanto a incompatibilidade morfológica com a flor e as partes bucais alongadas parecem ser os maiores propiciadores deste tipo de comportamento.

Os polinizadores primários e secundários variaram entre as flores por diferentes motivos. De modo geral, os polinizadores secundários possuíam alguma característica que não combinava com aquelas apresentadas pela flor, precisando adaptar seu comportamento de maneira a acionar o mecanismo da flor de maneira efetiva e obter o néctar, como no caso de *Euglossa* em *Centrosema*. Outra causa da classificação como polinizador secundário é que a morfologia do visitante se encaixa com a morfologia da flor, mas devido

algumas das características do visitante, este nem sempre ativa de maneira correta o mecanismo da flor, apesar de obter o néctar. Exemplos deste comportamento foram observados entre *X. augustii* e *Lathyrus* sp. e *Bombus morio* e *Centrosema pascuorum*. No primeiro caso, em algumas visitas a abelha impedia a deposição de pólen pela flor devido a maneira como pousou na flor e devido ao tamanho enquanto no segundo caso, a posição prognata de *B. morio* permitia obter néctar em certas visitas sem ativar o mecanismo de polinização. O último caso em que os visitantes foram considerados polinizadores secundários relaciona-se com a baixa frequência em que estes visitavam as flores. É o caso de *Centris descipiens* e *C. aff lateritia* em *Clitoria fairchildiana*, apesar de estas abelhas apresentarem encaixe morfológico com a flor e carregarem pólen, foram vistas tão raramente visitando que sua importância como polinizador é bem reduzida.

Com a noção geral das características dos visitantes e das flores, agora passaremos a entender o funcionamento destes durante as visitas em cada caso específico.

### 3.3 AS FLORES

#### 3.3.1 *Clitoria fairchildiana*:

##### 3.3.2.1 Características gerais

*C. fairchildiana* é uma árvore pertencente à subtribo Clitoriinae. É popularmente conhecida como Sombreiro e largamente utilizada na arborização urbana em várias cidades do Brasil, principalmente nas regiões norte, nordeste e sudeste (Portela et al., 2001, Junior et al., 2005). Sua distribuição concentra-se principalmente em formações secundárias da floresta pluvial amazônica e apresenta preferência por solos férteis e úmidos (Lorenzi, 2002). A inflorescência é pendida em forma de racemos e o número de flores médio que abrem por dia é duas ou três, a abertura das flores ocorre da base da inflorescência para o ápice. As flores e botões ficam perpendiculares ao eixo principal da inflorescência apenas pendendo um pouco quando a flor abre,

devido ao próprio peso. As flores duram apenas um dia e começam a abrir por volta das 05h30min e as primeiras visitas ocorrem entre 06h15min e 6h30min sendo o pico de visitação entre 08h00min e 11h00min horas. As flores com dois dias permanecem na inflorescência, apesar de murchas, parcialmente fechadas e com a cor desbotada em relação às flores do dia. Estas não possuem néctar e estão quase fechadas, caindo da inflorescência no final do segundo dia. As flores produzem néctar apenas pela manhã, mas permanecem abertas durante todo o dia, apenas a borda do vexilo começa a murchar por volta das 14h00min. Desde o momento da abertura a flor possui um cheiro forte que aumenta entre a medida que a temperatura e quantidade de luz aumentam, coincidindo o período com mais cheiro com o pico de visitação. Até cerca de 13h00min o cheiro ainda é forte e, embora comece a enfraquecer a partir daí, também permanece por todo o dia.

#### 3.3.2.2 Cálice

O tubo formado pelo cálice é achatado lateralmente e prende a porção basal e garra do estandarte, o qual, por sua vez, prende a base e garra das demais pétalas (fig. 4O). Essa constrição das pétalas pelo cálice forma o canal de alinhamento e mantém a coesão entre as bases destas. Essa constrição ajuda apenas na fraca junção entre as garras das alas e sua principal função é a diminuição do diâmetro do canal de alinhamento, restringindo o acesso dos visitantes ao néctar. O cálice de *C. fairchildiana* é delgado e encoberto lateralmente por dois perfis espessos, que provêm a proteção tanto do botão floral quanto da base da flor aberta (fig. 4E, 4P e 4O).

#### 3.3.2.3 Estandarte

O estandarte encontra-se em uma posição quase paralela às alas e quilha, e é assimétrico com a parte esquerda do limbo mais elevada e encostando-se à região intumescida na parte central da margem superior da ala esquerda. Dessa maneira a ala e estandarte criam uma barreira ao acesso

do visitante floral, pelo lado esquerdo da flor. Pelo lado direito, o estandarte é mais baixo e apenas encosta na região intumescida da ala direita na parte central esquerda (figs. 4F, 4M e 4N). Dessa forma esta região é que forma a principal área de pouso e a câmara de polinização. A área central e distal do limbo é bem expandida, constringindo-se abruptamente na parte basal que forma o início do canal de alinhamento, criando uma fenda curta por onde passam as garras das alas (figs. 4O e 4P). Esse encurtamento no espaço floral mantém as garras das alas uma sobre a outra, pois estas são impossibilitadas de passarem paralelamente. A garra do estandarte é curta e, assim como nas demais flores, estende-se sobre a abertura para a câmara de néctar.

A parte basal do estandarte, que está no interior do cálice e forma o canal de alinhamento, é expandida e envolve a longa garra das alas.

#### 3.3.2.4 Alas

As alas possuem a base das garras em posição lateral em relação ao tubo do androceu, mas logo estas torcem por baixo deste. A garra da ala esquerda torce por baixo do tubo do androceu cerca de  $180^\circ$ , distorcendo em seguir de modo que a base da garra e parte distal da ala permanecem no mesmo ângulo e parcialmente perpendiculares ao estandarte. A ala direita também sofre uma torção na parte mediana da garra, um pouco menos de  $90^\circ$  e depois volta à posição perpendicular ao estandarte (fig. 4L). Essa torção passa por baixo daquela da ala esquerda, e a interação entre estas partes é fixada pelo estreitamento do estandarte, no canal de alinhamento (fig. 4O). Na parte basal inferior do limbo o tecido é plicado, o que pode atuar como uma mola enquanto as alas torcem durante a visita de uma abelha.

A margem espessada das alas tem duas funções diferentes. Na ala esquerda esta se encosta ao estandarte e impede a entrada lateral de um visitante pela flor. Na ala direita essa estrutura é dobrada de forma a se posicionar paralelamente ao estandarte. Assim essa ala define o lábio superior da flor e se posiciona no dorso do visitante enquanto este tenta obter o néctar. A parte distal das alas é expandida para cima e serve como chamariz.

A interação entre alas e quilha ocorre por fusão entre a superfície adaxial da ala e a superfície abaxial da quilha, na parte central destas pétalas. Como a base destas pétalas é livre, essa fusão provavelmente ocorre mais tarde durante o desenvolvimento do botão floral. Estas pétalas também mostram dobras que se encaixam, mas não chegam a formar os botões de pressão formados em *C. virginianum* e *C. pascuorum*.

#### 3.3.2.5 Quilha

As garras da quilha são livres e em forma de fitas muito longas (figs. 4J e 4L) e o limbo apenas expande-se em forma de concha por sobre as anteras e porção distal do estilete. A quilha e alas são assimétricas e encontram-se deslocadas aproximadamente  $115^\circ$ , de modo que, durante uma visita, a quilha posiciona-se não sobre a abelha, mas sim lateralmente.

#### 3.3.2.6 Androceu e gineceu

O androceu possui filetes com ligeiro polimorfismo de tamanho e as anteras apresentam-se em diferentes alturas ao redor do estilete, e voltadas para este. O estilete é mais comprido que os filetes e possui na porção distal uma escova de tricomas, ao redor da qual ficam as anteras (fig, 4N). Quando as anteras abrem o pólen se deposita nesta escova. Quando um visitante entra na flor de forma legítima, ativando o mecanismo da flor, apenas a escova do estilete sai da ponta da quilha, depositando o pólen na lateral do visitante e caracterizando uma apresentação secundária de pólen. Desde a abertura da flor, o pólen está disponível e o estigma receptivo. A câmara de néctar na base do androceu, diferente das outras espécies, fica mais ou menos numa posição paralela à área de pouso das abelhas.

#### 3.3.2.7 Os visitantes

### **a) Horários de visitas**

Foram observadas várias espécies de abelha de diferentes tribos visitando as flores de *C. fairchildiana*: *Bombus morio* (fig. 4A e 7A) e *Bombus brasiliensis* (Apini-Bombina); *Eufrisea mussitans* (fig. 4B), *Euglossa stellfeldi* (fig. 4F), *Euglossa sp.* (grupo cordata) (Apini-Euglossina); *Xylocopa frontalis* (fig. 4E) *Xylocopa brasilianorum* (Xylocopini); *Epicharis flava* (fig. 4C), *Epicharis dejeanii* (fig. 7D), *Epicharis fasciata*, *Centris aff. lateritia* e *Centris descipiens* (Centridini). As espécies mais frequentes foram *X. frontalis*, *B. morio*, *Epicharis flava* e *E. dejeanii* com as demais espécies ocorrendo esporadicamente e apenas com 1 ou 2 indivíduos. As visitas iniciam algum tempo depois da abertura da flor, por volta 06h15min e 06h30min. Nesse período as anteras já estão abertas e o pólen na escova de tricomas do estigma. As primeiras abelhas observadas foram *B. morio* seguidas de *X. frontalis* e depois as espécies de *Epicharis*. As visitas permanecem até cerca de 15h00min, principalmente pelos indivíduos de *B. morio*. Nesse horário a maioria das flores já foi visitada e não possui mais néctar, apenas *B. morio*, *Epicharis flava* e *E. dejeanii* foram observadas visitando flores após o meio dia. Apesar de a visita começar cedo, o pico de visita (número e proporção de flores visitadas) se dá entre 08h00min e 11h00min horas, onde são visitadas mais flores tanto em termos brutos quanto à proporção de flores marcadas. A ocorrência de chuvas apresentou grande influência nos horários de visita. Normalmente, enquanto chovia as visitas cessavam, iniciando após a chuva. Do mesmo modo, quando chovia durante a noite, as visitas iniciavam mais tarde. A temperatura variou entre 22 e 39°C e a umidade relativa entre 41 e 97% durante o período de observação, Essas condições não se relacionaram significativamente com o número de flores visitadas por faixa de horário pela análise de variância. A análise de regressão linear mostrou apenas uma tendência ao aumento do número de visitas com a diminuição da umidade, principalmente entre 5h00min e 8h00min. Já a temperatura mostrou o valor mais significativo quando a relação entre esta e o número de visitas foi direta.

### **b) Padrão de forrageamento**

De acordo com o padrão de forrageamento e o comportamento dos visitantes na flor, as abelhas foram divididas em: pilhadores, composto por *E. stellfeldi* e *Xylocopa spp.*; os polinizadores primários, *Epicharis flava*, *E. dejeanii*; os polinizadores secundários, *Bombus morio* e *Eufrisea mussitans* e; os polinizadores ocasionais, *Bombus brasiliensis*, *E. fasciata*, *Centris aff. lateritia* e *Centris descipiens*. A seguir será descrito e comentado essa classificação quanto ao padrão de forrageamento, mais detalhes desta classificação seguem na secção “Comportamento dos visitantes na flor”.

*Euglossa stellfeldi* foi observada poucas vezes nas flores e voando entre flores próximas. Após algumas poucas visitas (1-3 flores) ela abandonava a mancha de flores. *Euglossa sp.* foi observada mais freqüentemente e em um número maior de indivíduos. Estas também visitaram apenas flores de um mesmo lado da árvore, embora visitassem várias inflorescências. Foi observado que estas visitavam preferencialmente as flores mais expostas ao sol.

As espécies de *Xylocopa* visitavam várias flores (entre seis e mais de 12, com a *X. frontalis* visitando em média mais flores que *X. brasilianorum*), preferencialmente as mais altas (mais de 3 metros) e as mais externas à copa da árvore. As espécies de *Xylocopa* sempre voaram entre as flores visitadas e normalmente iniciava as visitas pelas flores mais altas, circundando a árvore a medida que iniciava as visitas às flores mais baixas, raramente descendo à flores abaixo de 3m de altura do chão. Normalmente, durante um período de forrageio à uma árvore, as abelhas não circundavam a árvore, visitando flores do mesmo lado e inflorescências próximas. O padrão de forrageio de *Xylocopa* sugere que, apesar de serem inicialmente atraídas à planta pelo cheiro forte das flores, esta usa a visão como principal sentido na decisão de qual flor será visitada a seguir. Outro fator que contribui com essa hipótese é que estas não visitam flores de mais de um dia, apenas flores do dia e, portanto, aquelas mais prováveis de possuírem néctar. *Xylocopa frontalis* e *Euglossa sp.* foram observadas freqüentemente nas flores de *C. fairchildiana* porém as duas outras espécies de pilhadores foram visitas raras, sendo observadas apenas em uma (*X. brasilianorum*) ou duas (*E. stellfeldi*) ocasiões.

*Epicharis flava* e *E. dejeanii* foram observadas freqüentemente visitando as flores de *C. fairchildiana*, principalmente no período de maior floração. No período com menos flores apenas um indivíduo do gênero foi observado. O número de flores visitadas variou muito, entre uma e cinco quando as abelhas eram observadas visitando flores depois das 12h00min horas e entre mais de oito até mais de 25 flores em uma única jornada em uma planta. Essa diferença coincide com a disponibilidade de néctar, ou seja, durante o período entre oito e 11h30min, em que há mais néctar disponível, as abelhas visitam mais flores. Quando a disponibilidade de néctar é baixa ou não há néctar disponível (período após o meio-dia) as abelhas visitam poucas flores e abandonam a mancha. Tal comportamento indica certo grau de aprendizagem no padrão de forrageamento de *Epicharis* spp. pois, apesar de normalmente visitarem muitas flores da mesma planta, a variação da quantidade de néctar disponível modifica esse padrão, tornando o forrageamento mais eficiente. É possível que as abelhas aprendam inclusive a discernir entre horários preferenciais, uma vez que durante o período com mais néctar são observados mais indivíduos.

Outra forma de interpretar essa diferença no padrão de forrageamento e, principalmente, no número de indivíduos observados é a diferença na intensidade de cheiro exalado pela planta. A partir do meio dia, a intensidade de cheiro exalado pelas flores da planta começa a diminuir, uma vez que este é principal atrativo (chamariz primário), o número de indivíduos na planta diminui pois esta passa a não ser mais atrativa. As abelhas visitavam principalmente as flores de inflorescências mais altas, mas desciam eventualmente àquelas mais baixas enquanto forrageavam ao redor de uma árvore. Apesar do grande número de flores visitadas, o tempo gasto na mesma planta foi pequeno e as visitas nas flores duraram entre 2 e 4 segundos. As abelhas sempre voavam entre as flores visitadas, mesmo entre aquelas da mesma inflorescência.

O comportamento de forrageamento dos polinizadores ocasionais não pode ser observado com acurácia devido à raridade com que eles ocorriam visitando flores de *C. fairchildiana* e, portanto, um reduzido número de observações. Apenas as espécies de *Centris* foram observadas visitando flores mais altas enquanto as demais foram capturadas em flores mais baixas. Dentre

os polinizadores ocasionais apenas para *Centris aff. lateritia* foi observado mais de um indivíduo e em dias diferentes de coleta.

O comportamento de forrageamento dos polinizadores secundários difere bastante. *Eufrisea mussitans* apresenta um comportamento de forrageamento semelhante ao das espécies de *Epicharis*, porém foi sempre visitava um número pequeno de flores, entre 2 e 5 e se demorava mais nas visitas, em média oito segundos em cada flor. O número pequeno de flores visitadas pode indicar que estas abelhas conseguem obter recurso suficiente mesmo com poucas visitas e, portanto sua eficiência como polinizador é reduzida. Em todos os outros aspectos, *E. mussitans* apresenta o comportamento semelhante ao de um polinizador primário.

*Bombus morio* foi o visitante mais freqüente em flores de *C. fairchildiana*, e apesar de ser considerado aqui como polinizador secundário, em certas circunstâncias este passa a ser o principal polinizador destas plantas. *B. morio* foi a única espécie observada em todos os horários em que havia abelhas nas flores. Estas abelhas sempre voavam ao redor da planta visitando flores em inflorescências mais baixas. Freqüentemente as abelhas andavam sobre o estandarte e quilha entre flores vizinhas e algumas vezes foram observadas pousando nos galhos da planta entre dois períodos de visitação para limpar-se. Estas foram sempre observadas como primeiros visitantes, nos horários entre 06h15min e 09h00min, quando visitavam um variado número de flores, entre duas e onze, porém com uma média de cerca de quatro flores.

Mesmo nos dias chuvosos e durante a chuva estas abelhas foram observadas visitando flores, nesses períodos paravam mais constantemente nos galhos para se limparem. Quando observadas após as 11 horas, a média de flores visitadas aumenta para 15 flores por abelha. Esse comportamento é o oposto do observado para os outros visitantes que diminuem o número de visitas quando a quantidade de néctar disponível é mais baixa. A única exceção a este aumento no número de visitas em um horário tardio foi em um dia com chuva que o número de visita às flores foi baixo, desta forma o néctar continuou disponível até mais tarde. O tempo médio em cada visita foi de 12

segundos, o maior tempo gasto entre as espécies observadas. Como esta foi a espécie com mais indivíduos simultâneos na planta, foi observado o tempo que uma flor anteriormente visitada recebia nova visita e em média o tempo entre visitas na mesma flor foi de 17 minutos. *B. morio* foi a única espécie observada visitando flores com mais de um dia, e este comportamento só foi observado durante o forrageio mais tardio e apenas raramente. Foi observado que as abelhas não visitaram flores logo após estas terem recebido uma visita de outra abelha, da mesma espécie ou não.

### **c) Comportamento dos visitantes na flor**

#### *Xylocopa spp.*

As espécies de *Xylocopa* pousam sobre a margem esquerda do estandarte e, apoiada neste e na quilha, caminham até o cálice e perfis da flor (fig. 4D). A abelha então se prende com as garras tarsais no perfil e margem do estandarte e dobra o abdômen para baixo enquanto insere a gálea na parte superior do perfil esquerdo. As garras tarsais servem de apoio e para que a abelha consiga se impulsionar na direção do corte. A dobra do abdômen provavelmente serve de mesmo propósito, estabilizando a abelha e proporcionando um maior impulso para ajudar esta a cortar o espesso perfil que protege o cálice bem mais fino. Desta forma posicionada, a abelha corta o perfil, cálice e a parte basal do androceu, próximo a câmara de néctar, de onde pode finalmente remover o líquido (figs. 4I - 4K). Além do corte feito pelas partes bucais, a força com que a abelha se segura ao estandarte faz com que esta o danifique (fig 4E). Esse dano, no entanto, não prejudica o funcionamento da flor, uma vez que a margem esquerda do estandarte não tem muita função no mecanismo de polinização da flor. Apesar de a abelha possuir um tamanho compatível com a flor, exceto pela largura ser um pouco maior que a do lábio superior, o fato da câmara de néctar estar voltada para frente (paralela ao estandarte) e a abelha incluir-se no grupo funcionalmente hipognata impede que estas visitem de forma legítima a flor e consigam obter néctar desta

maneira. Este comportamento caracteriza as espécies de *Xylocopa* como pilhadores rouba-néctar na flor de *C. fairchildiana*.

#### *Euglossa* spp.

Apenas o comportamento de *Euglossa* sp. foi observado mais detalhadamente visto a raridade com que *E. stelfeldi* ocorreu visitando flores de *C. fairchildiana*. Quando as abelhas pousam na flor, esticam as partes bucais para frente e caminham seguindo o guia de néctar. Enquanto as partes bucais entram no pequeno espaço entre as garras das alas e quilha até a câmara de néctar, as abelhas ficam na mesma posição lateral que os polinizadores, sob a margem espessada da ala direita, no entanto estas não a levantam. Por conseguirem direcionar as partes bucais e a cabeça muito para frente, nesta posição as abelhas conseguem obter o néctar, mas não ativam o mecanismo da flor de modo a expor o estilete e a escova com pólen. Apesar do comportamento diferente e de entrarem na flor de maneira semelhante aos polinizadores, as espécies de *Euglossa* também foram incluídos na categoria de pilhadores de néctar de *C. fairchildiana*. Como, diferente das espécies de *Xylocopa* estas abelhas conseguem obter o néctar sem destruírem ou causarem dano a nenhuma parte da flor, estas foram incluídas no grupo dos pilhadores furta-néctar.

#### *Epicharis* spp., *Centris* spp. e *Eufrisea mussitans*

Logo que pousam na flor estas colocam a cabeça e partes bucais para frente, abaixam o mesossoma e arrastam-se, com a parte ventral do corpo próximo ao lábio inferior, seguindo o guia de néctar em direção ao fundo da flor. Devido ao estreitamento do estandarte, as pernas anteriores ficam dobradas e as anteriores ficam esticadas e são usadas como alavancas para impulsionar o corpo da abelha para cima, de modo que o dorso da abelha ergue a ala direita (4C e 7D). Esse movimento de alavanca ocorre depois de inserirem as partes bucais no canal de alinhamento e serve para impulsionar a

abelha tanto para frente como para cima. A força com que a abelha se impulsiona para frente e se arrasta para dentro da flor, com as garras tarsais cria marcas no estandarte que coincidem com a posição das pernas. Do lado esquerdo do visitante, a perna dianteira posiciona-se após a parte distal da quilha enquanto as outras ficam antes desta. Desta maneira a quilha fica posicionada lateralmente ao visitante, entre o primeiro e segundo par de pernas. Para sair da flor as abelhas novamente se abaixam e saem caminhando para trás.

### *Bombus morio*

Quando visitam a flor de maneira legítima, *B. morio* apresenta um comportamento semelhante ao de *Epicharis* spp., *Centris* spp. e *Eufrisea mussitans*. A diferença é que, após sair da flor, freqüentemente *B. morio* se limpa com as pernas medianas o dorso do tórax, um movimento com cada perna, e as antenas e olhos com as pernas dianteiras. Antes de voarem para a outra flor, as abelhas caminham sobre as alas e algumas vezes caminham deste modo até a flor vizinha da inflorescência. As abelhas operárias, de tamanho reduzido, entram na flor de maneira um pouco inclinada de forma que todas as pernas ultrapassam a quilha e esta se posiciona ventralmente no corpo da abelha (fig. 7A). Nesse caso a abelha usa apenas a perna direita como alavanca e não possui força o suficiente para ativar de forma efetiva o mecanismo da flor e apenas o topo da escova é exposto. As abelhas menores voavam para outra flor sem subirem pelas alas. Principalmente as abelhas maiores foram observadas algumas vezes tentando rotas alternativas para obter o néctar. As abelhas pousaram sobre as alas ou lateralmente sobre a margem direita do estandarte e tentavam inserir as partes bucais entre a ala e a quilha. Algumas vezes tentavam afastar a ala direita e inserir as partes bucais por baixo desta, sem sucesso. Pelo grande número de visitas às flores e por esta abelha forragear mesmo em períodos onde não são observados outros visitantes (dias e períodos chuvosos e período com menos flores) esta abelha possui importante papel como polinizador de *C. fairchildiana*, no entanto como nem todas as visitas são legítimas (abelhas menores não funcionariam como

polinizadores) e devido à grande demora nas flores e em uma mesma planta, a eficiência como polinizador é reduzida.

### 3.3.2.8 Mecanismo de polinização

Quando os visitantes pousam no estandarte se deparam com um guia de néctar simétrico. No entanto a flor é assimétrica e apenas a ala direita permite passagem para a câmara de néctar enquanto margem espessada da ala esquerda impede qualquer passagem por aquele lado. Como o espaço no interior da câmara de polinização é curto as abelhas já entram com a cabeça e partes bucais para frente e entram até o início do canal de alinhamento, na região onde há o estreitamento do estandarte. Nessa posição a margem espessada da ala direita fica sobre o dorso do visitante, a quilha à esquerda, entre a primeira perna e a perna mediana e, dentro do canal de alinhamento, as partes bucais da abelha posicionam-se sob a torção da garra da ala direita. Quando a abelha se impulsiona com as pernas traseiras o corpo para cima, a fim de entrar na flor e vencer a barreira à câmara de néctar constituída pelas garras das alas, ela empurra simultaneamente a margem espessada da ala direita com o dorso do mesossoma e a região torcida da garra da ala direita para cima. Como a torção de garra da ala direita passa sob a torção da garra da ala esquerda, essa também é empurrada pra cima, liberando a passagem das partes bucais do visitante para a câmara de néctar. Como a ala e a quilha são fundidas, o soerguimento da ala direita faz com que a pétala direita da quilha também seja erguida. Como esta está presa a outra quilha esta torce lateralmente. A ala esquerda movimenta-se pouco em relação à ala direita, mas também é impulsionada na região da torção da garra da ala. O movimento da ala direita somado à pequena torção da ala esquerda move a quilha para trás, o que resulta na exposição da escova de estilete e eventualmente algumas das anteras maiores. O pólen é então depositado na pleura, entre a perna dianteira esquerda e a perna mediana. O movimento da quilha é acompanhado pelo dobramento das garras das pétalas da quilha. Quando o visitante abandona a flor, todas as estruturas retornam a posição inicial.

### 3.3.1 *Centrosema pascuorum*:

#### 3.3.3.1 Características gerais

*C. pascuorum* pertence à subtribo Clitoriinae e é uma erva anual, prostrada que pode crescer sobre outras plantas. É uma espécie tropical de terras baixas, encontrada naturalmente em altitudes entre 20 m e 1000 m e sua distribuição se estende de 17°N, no México até aproximadamente 20°S no Brasil (Schultze-Kraft *et al.*, 1990). Existem seis principais pontos de distribuição: o nordeste do Brasil, Pantanal, costa do Equador, parte norte da Venezuela e Guiana e mesoamérica, do México ao Panamá (Schultze-Kraft *et al.*, 1990, Peters & Schultze-Kraft, 2010). As inflorescências são na forma de racemo e as flores podem abrir aos pares ou sozinhas no ápice do curto pedúnculo. Uma vez que o caule cresce envolvendo-se sobre outras plantas ou mesmo prostrado, o eixo da inflorescência cresce lateralmente, inclinando-se no mesmo sentido de crescimento do caule. Como o eixo da inflorescência cresce para frente, os botões no racemo podem ficar voltados para cima ou para baixo. Quando os botões estão voltados para cima, o pedúnculo cresce e a flor abre normalmente. Quando o botão está voltado para baixo, o pedúnculo cresce e dá uma volta de modo que os botões ficam virados para cima, só então a flor abre, mantendo a posição da quilha-invertida. A antese ocorre volta das 7h00min, mas pode variar dependendo da disponibilidade de sol e temperatura e o estigma já é receptivo. No botão o estandarte envolve as demais pétalas tocando-se pela margem acima da quilha. Nas flores do dia o estandarte vai abrindo entre 7h00min e 8h00min. As flores duram até dois dias e a produção de néctar é contínua (embora muito pouca) apenas na flor do dia. A partir das 15h30min as bordas do estandarte da flor do dia começam a murchar, porém a flor permanece aberta e inclusive recebe visitas durante o segundo dia. As flores com mais de um dia possuem uma coloração mais fraca e esbranquiçada que as flores do dia. As flores são autocompatíveis assim como muitas outras espécies de *Centrosema*, no entanto, algumas espécies a necessidade por polinizadores é variável dentro do gênero (Miles *et al.*, 1990, Peters & Schultze-Kraft, 2010). Embora sejam descritas algumas evidências pra autopolinização espontânea em *C. pascuorum* (Miles *et al.*, 1990) e em outras espécies próximas como *C. pubescens* (Borges, 2006), outras espécies

autocompatíveis necessitam da visita dos polinizadores ou alguma ativação mecânica da flor para que ocorra a deposição de pólen no estigma (Miles et al., 1990, Spears, 1987), portanto a necessidade ou não de polinizadores nas flores de *Centrosema* ainda é questionável, ainda mais pela posição das anteras em relação ao estigma (Ver: Androceu e gineceu, abaixo). Apesar da autocompatibilidade, o gênero não apresenta agamospermia (Miles et al., 1990, Spears, 1987, Borges, 2006).

### 3.3.3.2 Cálice

O cálice de *C. pascuorum* é muito curto em relação às outras flores e não apresenta nenhuma constrição para prender as pétalas (fig. 5L). O tubo formado pela base fundida das sépalas envolve a base das pétalas, unindo-as, e a câmara de néctar. Além da, *C. pascuorum* apresenta lateralmente dois curtos perfis (fig. 5L), aproximadamente do mesmo comprimento do cálice, que fornecem mais proteção à câmara de néctar. Em *C. pascuorum* o cálice têm pouca função de manter a coesão das pétalas e sua função se restringe à proteção da câmara de néctar. A parte distal das sépalas, que são livres, também não possui função alguma no mecanismo da flor.

### 3.3.3.3 Estandarte

O estandarte posiciona-se com o limbo paralelo em relação ao limbo das alas e quilha e a base fica em posição perpendicular. Na face abaxial do estandarte na região proximal do limbo, onde a pétala passa a posição perpendicular, as flores possuem uma espora a qual se apóia sobre a garra da pétala (fig. 5L). A garra é resistente e envolve as demais garras. A superfície adaxial da garra é côncava e posiciona-se sobre as aurículas inflectidas das alas. Devido à forma e posição, a garra do estandarte forma parte da câmara de néctar, juntamente com o androceu. A entrada pro canal de alinhamento é formado pela região de transição entre a garra côncava e a dobra que forma o esporão do estandarte, na base do limbo. Juntas, estas estruturas provêm

uma sustentação rígida e imóvel à base da flor e à entrada do canal de alinhamento. Adaxialmente, na parte mediana do limbo o estandarte possui guias de néctar. Na parte basal do limbo, na face oposta à espora a parte mediana do estandarte é côncava (fig. 5P), deixando um maior espaço entre a quilha e o estandarte quando comparado à região mediana distal, onde o estandarte é convexo (figs. 5N e 5O), encostando-se com as alas.

As margens do estandarte posicionam-se lateralmente às alas e quilha, formando o lábio inferior e restringindo o acesso lateral pelos visitantes (fig. 5G). Entre as margens elevadas e a parte mediana convexa, o estandarte possui uma região côncava como uma trincheira (fig. 5N), onde as abelhas menores permanecem com as pernas e as maiores ficam normalmente com as pernas posteriores e medianas (as medianas podem posicionar de maneira diferente, ver: Comportamento dos visitantes abaixo). Com essa estruturação na área de pouso, as abelhas ficam o movimento das pernas anteriores restrito enquanto a parte convexa mediana mantém o dorso do visitante mais elevado.

#### 3.3.3.4 Alas

As alas possuem a base das garras em posição lateral em relação à quilha (fig. 5L). Estas são côncavas adaxialmente e envolvem a dobra acima da margem superior da quilha ao longo de toda a extensão desta. A curtíssima garra acaba na região da aurícula na base do limbo, que é semelhante àquela encontrada em *C. brasiliensis*. As aurículas encontram-se sobre a abertura da câmara de néctar (figs. 5J e 5K), barrando o caminho até o líquido e são cercadas pela garra do estandarte. As margens espessadas das alas posicionam-se lateralmente à primeira dobra da margem superior da quilha e, junto com esta, formam a parte distal do lábio superior da câmara de polinização.

A interação entre alas e quilha também é feita pelo mecanismo de “botão de pressão” onde toda a ala está curvada sobre o bolso da quilha.

#### 3.3.3.5 Quilha

Assim como a ala, as pétalas da quilha também possuem uma garra muito curta, em posição perpendicular ao limbo. A margem superior da pétala é dobrada para dentro de modo que, em corte transversal, a margem superior fica perpendicular ao resto do limbo (figs. 5G, 5J e 5P). A margem superior dobrada forma assim o teto da câmara de polinização, juntam, ente com a margem espessada das alas. O ápice da margem superior da quilha é livre, formando a abertura por onde são expostas as estruturas reprodutivas. O restante da quilha é fundido secundariamente no desenvolvimento da flor, uma vez que as garras são livres.

Após essa abertura no ápice da margem superior da quilha, esta se dobra formando a primeira parte do teto da câmara de polinização, sobre a qual estão localizadas as anteras e o estigma. Após essa primeira dobra, o teto formado pela quilha se estreita e em seguida alonga-se novamente, formando a segunda parte do teto da câmara de polinização de forma que em visão dorsal, toda a margem superior toma o formato de uma ampulheta (fig. 5J). Enquanto essa primeira parte da margem superior fica sob as margens espessadas das alas, compreendendo a região distal e central direita da quilha, a segunda parte fica abaixo das alas, entre a região central direita e a entrada do canal de alinhamento, e é a principal região de interação entre a flor e o visitante.

Sobre a margem superior, o limbo dobra-se formando um bolso da margem central direita até acima da garra, na porção basal da margem abaxial do limbo. Esse bolso é totalmente envolvido pela ala, resultando na união entre as duas pétalas da mesma forma de “botão de pressão”.

#### 3.3.3.6 Androceu e gineceu

O androceu possui filetes com tamanhos semelhantes, com exceção do filete livre, que é bem mais curto (fig. 5M). O estilete possui uma modificação em relação às demais flores, pois a parte distal é achatada dorso-ventralmente e possui uma escova de tricomas apenas na margem, onde fica a parte receptiva. Essa parte achatada do estilete é voltada para baixo e para trás. A parte livre do androceu, ligeiramente mais curta que o gineceu, volta-se

sobre a parte distal do estilete, de modo que as anteras ficam posicionadas dorsalmente em relação ao estilete. Esse posicionamento das anteras em relação ao estigma impediria a autopolinização espontânea da flor, sem que esta sofresse nenhum tipo de ativação mecânica como foi exposto por Miles e colaboradores (1990).

A bainha estaminal cilíndrica possui uma forma de foice (fig. 5M) e o ápice com as estruturas reprodutivas se posiciona bem antes da abertura da quilha (fig. 5I). Toda essa estrutura é rígida, mas possui uma pequena elasticidade, essencial para o funcionamento da flor. Quando as anteras abrem, parte do pólen cai na frente da escova da parte distal do estilete, sobre o chão formado pela margem superior dobrada da quilha. Quando a flor é ativada, esse pólen caído é varrido e finalmente arremessado sobre o dorso do visitante. Embora durante a visita à flor as anteras também sejam expostas para fora da quilha, podendo tocar os visitantes, a principal deposição acontece pelo pólen varrido e arremessado pelo estigma. Dessa forma, a deposição de pólen de *Centrosema pascuorum* ocorre pelo mecanismo de explosão (*explosion*) ou bombeamento (*pump*) onde a coluna estaminal e o estigma emergem da quilha de maneira eruptiva quando esta é pressionada, espalhando o pólen em grande parte do dorso do visitante. Este tipo de mecanismo de deposição do pólen é tido como o mais avançado dentro das flores de Faboidae (Arroyo, 1981). Apesar deste mecanismo, dependendo das abelhas visitantes este perde em partes sua propriedade. Durante as visitas das abelhas, com exceção de *Xylocopa* spp., a quilha pode ser empurrada muito lentamente (visitas de *E. anodorhynchi*) ou o corpo da abelha pode estar encostado na parte da quilha onde saem estigma e anteras e estes deslizam sobre o corpo do visitante, e não arremessam o pólen (visitas de *B. morio* e *E. fasciata*). Nesses casos o estigma deposita o pólen diretamente no dorso do visitante e a deposição, apesar da existência do mecanismo de explosão, é pela escova do estilete.

### 3.3.3.7 Os visitantes

### **a) Horários de visitas**

Foram observadas as seguintes espécies de abelha visitando as flores de *C. pascuorum*: *Bombus morio* (figs. 5A – 5C)(Apini-Bombina); *Euglossa anodorhynchi* (fig. 5F) (Apini-Euglossina); *Xylocopa frontalis* (fig. 5D) e *Xylocopa suspecta* (Xylocopini); *Epicharis fasciata* (fig 5E) (Centridini) e *Thygater armandoi* (Eucerini). As espécies mais frequentes foram *X. frontalis* e *B.Morio*, com as demais espécies ocorrendo esporadicamente. As primeiras visitas iniciavam depois que o estandarte estava bem aberto, entre 8h00min e 8h30min e as primeiras abelhas observadas foram *B. morio* seguidas de *X. frontalis*. As visitas permanecem até cerca de 16h30min quando são observados apenas indivíduos de *B. morio* e as flores do dia aparecem com as bordas do estandarte um pouco murchas.

Foram observados dois picos de visitação com características distintas, o primeiro foi entre 9h30min e 11h00min onde foram observadas as espécies de *Xylocopa*, *B. morio* e *E. fasciata* e o segundo foi entre 14h30 e 16h30min, quando apenas indivíduos de *B. morio* e *E. fasciata* visitaram as flores. *Euglossa anodorhynchi* foi vista apenas duas vezes em dois dias diferentes nas flores, no período compreendido entre estes horários.

Assim como em *C. fairchildiana*, a ocorrência de chuva interferiu nos horários de visitação, mas os valores de temperatura e umidade não mostraram relação significativa com o número de visitas pela análise de regressão. As temperaturas variaram entre 16° e 30,1°C e a umidade relativa variou entre 36 e 88%. De forma semelhante ao observado em *C. fairchildiana* as visitas cessavam durante a chuva e iniciavam mais tarde se chovia durante a noite.

### **b) Padrão de forrageamento**

Todas as abelhas observadas visitaram prioritariamente as flores do dia, com exceção de *B. morio*. Visualmente as flores de dois dias se diferenciam das flores do dia pelas bordas murchas e a cor levemente mais

clara. Apesar das diferenças sutis, as abelhas parecem distinguir entre estas. Mesmo *B. morio* que visitou grande parte das flores com mais de um dia, durante os primeiros horários de visitas mostraram constância nas flores que abriram no dia.

O padrão de forrageamento e a constância com que os visitantes foram observados foi mais determinante na categorização dos visitantes quanto a função para a flor que o comportamento destes durante as visitas. Por ser a flor menor, quando comparada às outras, mesmo abelhas menores podem atuar como polinizadores em *C. pascuorum*, diferente do que é observado em *C. brasiliensis* e *C. fairchildiana*. No entanto, de acordo com a baixa frequência e o longo período na flor durante uma visita, as abelhas foram classificadas da seguinte maneira: *Xylocopa frontalis*, polinizador primário; *Epicharis fasciata*, *Xylocopa suspecta*, *Bombus morio*, *Thygater armandoi* e *Euglossa anodorhynchi* como polinizadores secundários.

*Epicharis fasciata* e *Thygater armandoi* foram observadas poucas vezes nas flores. Ambas foram observadas principalmente pela manhã e apenas *E. fasciata* foi observada à tarde e apenas em um dia que chovera pela manhã. As duas espécies visitaram poucas flores durante os períodos de forrageio. Enquanto *E. fasciata* foi observada em flores mais altas, *T. armandoi* apresentou preferência por flores mais próximas ao chão. *E. fasciata* visitava um número pequeno de flores mais próximas, duas ou três, com visitas prolongadas entre 13 e 15 segundos e logo abandonava a mancha. *T. armandoi* foi observado várias vezes voando entre as flores mais próximas do chão, mas poucas vezes foi observada pousando nas flores.

*Euglossa anodorhynchi* foi observada apenas duas vezes nas flores e apenas em períodos bem ensolarados. Estas foram observadas visitando apenas uma flor e as visitas demoraram mais de 1 minuto.

*Xylocopa suspecta* foi observada apenas uma vez e seu comportamento de forrageio não pode ser observado de maneira efetiva. *Xylocopa frontalis* foi a segunda espécie mais frequente em *C. pascuorum*, apenas atrás de *B. morio*, e seguiu o padrão semelhante que nas outras

espécies de planta. Os indivíduos sempre voaram entre as flores e faziam visitas rápidas entre quatro e seis segundos. O vôo na mancha seguia normalmente um único sentido e depois de visitar algumas flores a flor abandonava a mancha. Sempre apresentou preferências por flores mais altas e foi a única espécie possível de se observar em flores de *Centrosema pascuorum* quando a planta crescia sobre árvores maiores. As espécies de *Xylocopa* foram observadas apenas em dias mais quentes, com mais incidência de luz solar.

Apesar da produção de néctar aparentemente ser contínua, a maioria das visitas ocorreram durante a manhã. A quantidade de néctar nas flores é bem pequena e as flores de dois dias não apresentam néctar. É possível que essa condição de disponibilidade de néctar e as sutis diferenças na forma das flores sejam o suficiente para que as abelhas aprendam quais flores deveriam visitar para obter mais recurso.

*Bombus morio*, foi o visitante mais freqüente em flores de *C. pascuorum*, permanecendo nas flores ao longo de todo o período de visitaçãõ. Esta foi a espécie que passava mais tempo na mancha e que sempre foi observada como primeiro visitante, voando em diferentes sentidos e visitando uma grande quantidade de flores. Também foi a única espécie que caminhou entre duas visitas consecutivas e visitou flores em diferentes alturas, porém nunca aquelas que cresciam por cima das árvores, as quais eram visitadas exclusivamente por *Xylocopa* spp. *B. morio* observada forrageando inclusive em dias mais frios e nublados, assumindo importante papel como polinizador na ausência de visitas de *Xylocopa*. Devido ao grande número de visitas, esta foi a única espécie cuja classificação em polinizador secundário deve-se principalmente ao comportamento na flor, em detrimento do comportamento de forrageio. *B. morio* também foi o principal visitante nas flores com mais de um dia, apesar da preferência inicial nas primeiras horas da manhã por flores do dia. O tempo de uma visita variou bastante entre quatro e 26 segundos, as abelhas menores geralmente demoraram menos durante a visita.

### c) Comportamento dos visitantes na flor

#### *Xylocopa spp.*

O comportamento de visita na flor está representado na fig. 5D. As espécies de *Xylocopa* pousam sobre o estandarte e caminham posicionando-se com a cabeça em frente à quilha. Durante esse posicionamento as pernas posteriores ficam esticadas lateralmente e voltadas para frente enquanto os dois pares de pernas posteriores ficam dobrados, próximo ao corpo. Utilizando-se das pernas posteriores e das partes bucais a abelha ergue a entrada da quilha para entrar na flor. As pernas dianteiras seguem dobradas junto ao corpo e são movidas ao longo das trincheiras formadas pela dobra do estandarte na parte mediana do limbo. As partes bucais são inclinadas ligeiramente pra frente de modo a se colocarem sob a quilha, na entrada da flor. O metassoma fica inclinado para baixo e dobra a parte distal do limbo do estandarte para baixo. Depois desse alinhamento inicial a abelha começa o processo de entrada na flor.

Enquanto as pernas dianteiras galgam o caminho ao longo da trincheira do estandarte, a abelha usa as garras para se fixar e inserir as partes bucais cada vez mais fundo, até alcançar a entrada do canal de alinhamento. À medida que entram na flor, as pernas posteriores, que estão abertas, fixam-se e movem-se como remos, auxiliando o movimento para frente. Ao mesmo tempo, a abelha faz movimentos estendendo e encolhendo os segmentos do abdômen enquanto este se desloca para cima do estandarte e para frente, sempre na posição arqueada. Quando a abelha consegue fixação e estabilidade suficiente com as pernas anteriores e o abdômen, as pernas posteriores são movidas mais para frente, mais uma vez como remos e os movimentos de entrada na flor continuam.

Quando finalmente as partes bucais adentram o canal de alinhamento, a abelha volta as partes bucais para baixo e se empurra para frente usando as pernas posteriores e, principalmente, o abdômen arqueado, que é totalmente distendido durante a retirada do néctar. As pernas posteriores ficam distendidas e localizadas lateralmente, apenas dando estabilidade para a

posição. Durante a saída na flor os primeiros movimentos consistem em encolhimento do abdômen, com os segmentos destes sendo telescopados, e dobra das pernas posteriores. A posição arqueada do abdômen é mantida e as pernas posteriores seguem o encolhimento do abdômen empurrando a abelha pra trás, de modo que o metassoma se dobra ainda mais sobre si. Dessa forma a abelha é empurrada para trás e finalmente pode abandonar a flor. Todo o processo dura cerca de 4 segundos sendo o alinhamento e entrada na flor a operação mais demorada.

Em todas as visitas o mecanismo da flor foi ativado, principalmente pelo posicionamento das partes bucais, funcionalmente hipognatas, o que força uma necessidade maior de que a abelha entre mais fundo na flor, para obter o néctar. O pólen é depositado espalhado no dorso do visitante, no vértice da cabeça, pronoto, mesoscuto e escutelo e a principal forma de deposição de pólen pela flor é o mecanismo de explosão (explicado na secção “mecanismo de polinização”), uma vez que apenas o estigma toca o dorso do visitante. Devido ao encaixe com a flor e todas as visitas resultarem na ativação do mecanismo, da grande quantidade de pólen observado sobre as abelhas e da grande quantidade de flores visitadas as espécies de *Xylocopa* foram consideradas polinizadores. No entanto devido à baixa frequência com que *X. suspecta* foi encontrada durante as observações, optou-se por segregar as espécies de *Xylocopa* nos dois grupos de polinizadores: *X. frontalis* como polinizador primário e *X. suspecta* como polinizador secundário. É possível que o tamanho reduzido de *X. suspecta* em relação ao de *X. frontalis* exija da primeira um esforço muito maior para obter o recurso da flor de maneira efetiva, tornando a flor menos chamativa para esta espécie, o que se reflete nas poucas visitas à *C. pascuorum* realizadas por *X. suspecta*.

#### *Euglossa anodorhynchi*

O comportamento desta abelha difere bastante daquele observado nas espécies de *Xylocopa* e essas diferenças têm grande relação com as categorias funcionais em que foram incluídas (Ver fig. 5F). Depois de pousar na

flor a abelha coloca as partes bucais em posição prognata e entra sob a quilha. As pernas movem-se dentro da trincheira do estandarte enquanto a abelha se move abaixada sob a quilha. Como as partes bucais são bem mais longas que o necessário para alcançar o néctar, a abelha precisa se adaptar ao espaço existente para alongar esta em posição perpendicular. Para tanto a abelha alonga as pernas de modo que a cabeça fica erguida e bem mais elevada que o restante do corpo. Dessa forma a abelha empurra com a cabeça a segunda dobra da margem superior da quilha e a cabeça fica ladeada pelas margens espessadas das alas. Nesta posição as margens espessadas das alas posicionam-se sob as genas, por traz da cabeça, prendendo a abelha.

Devido à grande força necessária para chegar ao néctar por uma abelha tão pequena, esta faz repetidos movimentos abaixando-se e voltando a erguer, provavelmente devido ao peso da quilha e alas. Durante a saída da flor, estas se abaixam novamente, enquanto caminham simultaneamente para trás. Durante esse movimento elas usam as pernas medianas para empurrar a quilha e soltarem mais facilmente a cabeça das alas. Logo que saem da flor as abelhas se limpam, enquanto pousadas no estandarte, usando as duas pernas medianas simultaneamente em um movimento em direção a cabeça e em seguida usam as pernas dianteiras para limparem olhos e antenas.

As visitas de *E. anodorhynchi* duravam mais de um minuto e resultavam na ativação parcial do mecanismo da flor e deposição de pólen no dorso, escutelo, mesoscuto e mesmo sobre as asas fechadas. O pólen era depositado durante os curtos movimentos de saída e retorno da posição erguida, quando a abelha voltava um pouco para trás e as antenas permaneciam um pouco expostas fora da quilha. Durante a posição erguida as antenas e estigma se posicionavam sobre as asas. Como estas ativam o mecanismo e, como pólen é depositado sobre a abelha, estas podem atuar como polinizadores, principalmente se as flores são autocompatíveis. Vale, no entanto, ressaltar que as abelhas demoram-se muito em uma única visita e que não visitam muitas flores, sempre observadas abandonando a mancha depois de uma única visita. Além disso, o pólen depositado na asa provavelmente se perde durante o vôo e outra grande parte é perdida durante a autolimpeza.

Por ativar o mecanismo da flor durante a visita às flores e como espécies de *Euglossa* já foram descritas como polinizadores importantes em outras espécies de *Centrosema* (Borges, 2006, Franco, 1995), aqui se optou também por incluir a espécie como polinizador. No entanto as poucas visitas e demais características do comportamento restringem muito sua efetividade, e por isso foi considerado um polinizador secundário. A inclusão desta espécie como pilhador furta-néctar superestimaria a importância destas visitas pois como as abelhas visitam apenas uma flor e a produção de néctar é contínua, esse comportamento não interferiria no funcionamento da flor.

### *Epicharis fasciata*

*E. fasciata* apresenta o comportamento semelhante ao de *E. anodorhynchi* com algumas modificações devido ao tamanho maior (fig. 5E). Essa abelha também entra na flor com as partes bucais voltadas para frente e com as pernas anteriores na trincheira do estandarte. Diferente de *E. anodorhynchi*, as pernas posteriores ficam abertas lateralmente e servem inicialmente para empurrarem a abelha para frente, sob a quilha. Depois de entrarem com as partes bucais e os dois pares de pernas anteriores sob a quilha, as pernas posteriores sobem mais no estandarte, impulsionando a abelha para frente enquanto as pernas posteriores são levadas mais próximas ao canal de alinhamento. *E. fasciata* também mantém uma posição erguida com a cabeça mais alta como *E. anodorhynchi*, porém consegue muito mais estabilidade e a cabeça não é prendida pelas margens espessadas das alas. Durante a visita, as anteras e estigma ficam sobre o primeiro segmento do metassoma, bem próximos às asas. Quando a abelha sai da flor, primeiro ela se abaixa e ergue o metassoma, em uma posição invertida àquela enquanto toma o néctar, e então caminha para trás. A principal deposição de pólen ocorre enquanto a abelha sai da flor e o mecanismo ainda está ativado parcialmente, como em *E. anodorhynchi*. Apesar do encaixe com o mecanismo da flor e sempre ativar o mecanismo durante as visitas, sua baixa frequência de visitas à *C. pascuorum* levou esta a ser classificada como polinizador secundário.

### *Thygater armandoi*

Apesar de terem sido vistos alguns indivíduos de *T. armandoi* voando entre as flores, estes foram observados poucas vezes pousados e visitando-as. Apenas uma vez foi observada sob a quilha, com as partes bucais voltadas para frente, mas sem erguer o corpo, como fazem *E. anodorhynchi* e *E. fasciata* e dessa forma não ativaram o mecanismo da flor. Foi a única abelha observada tentando inserir as partes bucais lateralmente entre o estandarte e a quilha. Apesar de não ter sido vista ativando o mecanismo da flor, as abelhas capturadas possuíam pólen no propódeo e escutelo, semelhante ao de *C. pascuorum*. Além disso, o tamanho destas abelhas é muito semelhante ao de *E. anodorhynchi*, por tanto optou-se por classificá-la também como polinizador secundário.

### *Bombus morio*

Quando visitam a flor de maneira legítima, *B. morio* apresenta um comportamento semelhante ao de *E. fasciata* (figs. 5A e 5B). A diferença é que a abelha ergue o corpo sem que haja uma inclinação muito grande entre a cabeça e o metassoma, algumas vezes nem chegam a se erguer durante a visita. Esta característica de não se erguer e a morfologia da abelha, cuja cabeça é bem mais baixa que o mesoscuto, criam um desencaixe com a morfologia da flor em algumas visitas. Por causa das partes bucais prognatas e a própria cabeça ser voltada para frente, esta abelha consegue alcançar o néctar sem erguer-se para a posição perpendicular, como fazem *E. fasciata* e *E. anodorhynchi*. Dessa forma o mesossoma fica sob a abertura da quilha e a cabeça sob a segunda dobra da margem superior da quilha enquanto a língua entra pelo canal de alinhamento e alcança o néctar, principalmente em flores logo após a antese ou aquelas que não foram visitadas, ou seja, com mais néctar acumulado. Por vezes as abelhas foram observadas na mesma posição para entrar sob a quilha e depois girando o corpo lateralmente, de modo a todas as pernas ficarem apenas de um lado do estandarte (fig. 5C). Das duas

maneiras, a cabeça interage pouco com a segunda dobra da margem superior da quilha e o mecanismo da flor não é ativado. O mecanismo só é ativado quando essas abelhas entram de frente sob a quilha e empurram a quilha até deixarem a cabeça e partes bucais mais perpendiculares em relação ao estandarte. Durante essas visitas legítimas o estigma com pólen e algumas anteras tocam o escutelo e mesoscuto do visitante, podendo o estigma depositar pólen até no pronoto, durante a saída da abelha.

O tempo de visita variou bastante, quanto mais tempo mais movimentos e posições diferentes as abelhas faziam na flor. Tal comportamento então pode ser associado a presença de diferentes quantidades de néctar mas também a um período de aprendizado por parte das abelhas da maneira mais eficiente de obter o recurso. Normalmente as abelhas menores de *B. morio* levaram menos tempo durante as visitas quando comparadas aos machos e fêmeas maiores.

*B. morio* foi a única abelha observada que caminhava entre flores vizinhas, mesmo de inflorescências diferentes e foi observada limpando-se após a visita. Mesmo antes de voar até outra flor a abelha, após sair de baixo da quilha caminhava em uma das margens do estandarte antes de levantar vôo.

#### 3.3.3.8 Mecanismo de polinização

Enquanto os visitantes pousam no estandarte e começam a entrar na flor, o corpo das abelhas é inicialmente alinhado pelas margens espessadas das alas que ficam posicionadas sobre o mesossoma. A medida que os visitantes entram na flor, o dorso do visitante move-se encostado com as dobras da margem superior da quilha e as pernas dianteiras ficam presas às trincheiras do estandarte. Mesmo com as pernas nas trincheiras, o corpo das abelhas menores fica em uma posição mais elevada devido a dobra no centro do estandarte, entre as trincheiras, deixando o dorso mais próximo da quilha. Enquanto entram na flor, a altura da câmara de polinização diminui devido a segunda dobra da margem superior da quilha, a qual baixa até a entrada do

canal de alinhamento, fechando a passagem para o néctar. Os visitantes então podem entrar na flor apenas empurrando esta estrutura, e de fato o fazem com a cabeça. Após se posicionarem e estarem com as partes bucais na entrada do canal de alinhamento eles precisam inserir as partes bucais perpendicularmente, mesmo aqueles com partes bucais funcionalmente prognatas. Para tanto as abelhas devem empurrar ainda mais a segunda dobra da quilha para frente. Nesse momento a quilha é levada para trás, porém, diferente das outras flores em que o movimento inteiro da quilha e alas acontecia de uma maneira conjunta, em *C. pascuorum* a quilha dobra sobre si mesma para cima, entre a primeira e segunda dobra da margem superior. Dessa forma o comprimento da quilha é reduzido e as anteras e estigmas alcançam a abertura na parte distal destas pétalas.

Dentro da quilha, quando os visitantes iniciam a entrada da flor e começam a erguer a quilha, o estigma achatado toca a margem superior desta, onde alguns grãos de pólen estão espalhados. Enquanto a quilha dobra, a escova do estigma vai escovando o pólen em direção a abertura da quilha. Algumas anteras também tocam a margem dobrada da quilha, derrubando mais pólen antes da passagem do estigma, que se posiciona abaixo das anteras e fica dobrado para baixo. Todo o tubo estaminal é levemente erguido pra cima, criando uma força potencial elástica, diferente das demais flores onde esta estrutura permanecia imóvel. Quando o visitante chega ao néctar, e dobra a quilha sem encostar-se à abertura, o estigma sai liberando a força elástica acumulada e espirrando o pólen escovado para fora, esse é o caso das visitas de *Xylocopa*.

Durante as visitas das outras abelhas, o processo de dobra da quilha ocorre de forma paulatina, a força elástica é liberada aos poucos e as anteras e estigma não são expostas de uma vez. Nas visitas de *B. morio*, por exemplo, as estruturas reprodutivas da flor escorregam sobre o dorso do visitante e o estigma segue o movimento de escovação que iniciara no interior da quilha, mas agora sobre o dorso do visitante. Seguindo o mesmo movimento, as anteras à frente do estigma também poderão chegar a tocar o dorso do visitante. Enquanto os visitantes se abaixam e deixam de empurrar a quilha, simultaneamente caminhando para trás, as alas posicionadas auxiliam o

retorno da quilha a posição inicial. Enquanto isso, o estilete que até agora permanecia com o dorso da parte achatada sobre o visitante, muda a posição e volta raspando no corpo da abelha, agora com a superfície ventral. Quando finalmente o visitante abandona a flor, todas as estruturas voltam a posição inicial.

### 3.3.1 Limpeza nas flores

#### **a) *Bombus morio* em *Dillenia indica***

Em *D. indica* foi observada apenas *B. morio* (fig. 7H). Durante a coleta de pólen a abelha vibra as anteras, recebendo pólen na parte ventral, pernas e eventualmente no dorso do metassoma, mesossoma e cabeça. Em seguida apóia-se com as pernas posteriores e mandíbula nas anteras ou pétalas da flor e inclina o metassoma para cima. As pernas anteriores não participam dos movimentos de angariação de pólen, no entanto, quando este é depositado sobre a cabeça, a abelha raspa a parte interior da perna posterior sobre os olhos e antenas, em um movimento para baixo uma ou duas vezes consecutivas. Esse movimento relaciona-se com limpeza da abelha, uma vez que após estes movimentos as abelhas são vistas caminhando ou voando, sem executar transferência do pólen da perna anterior para as demais.

A tíbia e primeiro tarsômero das pernas medianas dobradas raspam para trás e lateralmente para baixo, contra na parte ventral do tórax e lateral da pleura para a remoção de pólen dessa área. As pernas posteriores raspam a parte ventral do abdômen com as duas pernas movendo-se na mesma direção, para trás e ao mesmo tempo. Depois de uma ou duas raspagens, as pernas posteriores se juntam e friccionam-se uma contra a outra.

Em seguida as tíbias das pernas medianas são raspadas basalmente entre as pernas posteriores. Esse movimento provavelmente consiste numa transferência do pólen retirado do metassoma, para as pernas medianas. Isso por que após estes movimentos as pernas medianas são usadas e para moldar o pólen na corbícula. Durante esse movimento, as pernas medianas abrem e fecam sobre a massa de pólen depositado na corbícula. Apesar de pólen ser depositado também sobre o metassoma

e dorso do visitante, a abelha não foi observada limpando estas partes do corpo durante as visitas à flor de *D. indica*.

## **b) *Bombus morio* em *Clitoria falchirdiana* e *Centrosema pascuorum***

Após algumas visitas em *C. fairchildiana*, *B. morio* se limpa pousada no estandarte da flor com as pernas medianas raspando para frente o dorso do tórax. Cada perna executa um movimento um movimento. Em seguida a abelha executa um movimento de raspagem com as pernas dianteiras na cabeça e antenas, de cima para baixo, o qual também se repete no máximo duas vezes com cada perna. Em períodos com chuva, quando as flores estavam úmidas as abelhas foram observadas algumas vezes pousando nos galhos da árvore para executar movimentos de autolimpeza onde, além da cabeça e tórax as asas também eram limpas. Interessante notar que em *C. fairchildiana* a deposição de pólen é pleurotróbica, no entanto os movimentos de limpeza das abelhas ocorrem no dorso e cabeça. Tal comportamento portanto deve ser um reflexo ao toque e atrito das partes das abelhas com as partes florais, não um comportamento de angariação de pólen.

Em *C. pascuorum* *B. morio* limpou-se entre algumas visitas de maneira semelhante à autolimpeza em *C. fairchildiana*. A diferença é que alguns indivíduos limpam o dorso do mesossoma raspando as duas pernas medianas concomitantemente. Esse movimento é menos eficiente na retirada do pólen pois as pernas nesta posição não retiram o pólen da parte mediana do dorso. Foi observado que os movimentos de limpeza das pernas medianas removem parte do pólen depositado no dorso das abelhas e também foi observado a limpeza da perna posterior sendo raspada entre a tíbia e fêmur da perna mediana dobrada. A limpeza da perna anterior ocorreu após a limpeza das antenas e cabeça por aquela perna. Apesar destes movimentos gerarem um acúmulo de partículas na perna mediana (o pólen principalmente depositado na tíbia) não foi observado transferência de pólen para a corbícula entre as visitas às flores, porém também não foram observados movimentos com a finalidade de livrar a perna mediana destas partículas.

## **c) Demais abelhas nas flores**

Em geral as demais espécies de abelhas não foram observadas executando movimentos de limpeza ou angariação de pólen entre as visitas nas flores estudadas. Apenas *X. suspecta* foi observada limpando o rosto enquanto pousada no estandarte de *C. pascuorum*, após uma visita mas esta abelha foi observada poucas vezes e não foi possível estabelecer um padrão em seu comportamento. Talvez o fato de *Xylocopa* não se limpar entre as visitas esteja relacionado com sua necessidade de apoio para os movimentos do abdômen, que serão descritos à seguir.

*Euglossa anodorhynchi* também se limpou após visitas em *C. pascuorum* de maneira semelhante à *B. morio*, com as duas pernas medianas raspando simultaneamente o dorso do mesossoma para frente.

#### **d) Abelhas na câmara de limpeza**

Durante a autolimpeza de *B. morio* no recipiente plástico, a limpeza dos olhos e antenas se repete várias vezes, mas em cada ciclo de limpeza destas áreas são feitos poucos movimentos. Logo em seguida ou mesmo simultaneamente, a limpeza da parte mediana e distal da asa, laterais e distal do metasoma procede com a abelha posicionando a asa entre o abdômen e a perna posterior ipsilateral e movendo ambos apicalmente, de cima para baixo repetidas vezes (fig. 7J-7L).

Para a limpeza do abdômen as duas pernas posteriores raspam para trás, enquanto este é movimentado de um lado para outro, em um movimento semelhante ao de angariação de pólen em *D. indica*. Algumas vezes as asas são fechadas e o abdômen move-se de um lado para outro, friccionando-se contra elas enquanto simultaneamente uma das pernas raspa para trás de um lado do metassoma. Durante esses movimentos a sujeira é transferida do abdômen para as asas e para as pernas posteriores.

Esses movimentos juntos limpam a parte proximal dorsal do mesossoma (fricção contra as asas fechadas), as laterais (fricção durante a limpeza da asas e raspagem contra as pernas posteriores) e a parte distal (raspagem contra as pernas posteriores). A região dor sal do terceiro e quarto tergos permanecem sujos. A parte mais distal do dorso do metassoma, apesar de não ser tocada provavelmente é limpa enquanto os segmentos abdominais são telescopados repetidas vezes. Durante todo o processo, sempre três ou quatro pernas são usadas de apoio. As duas pernas medianas servem de apoio para todos os outros movimentos.

Para limpeza da parte dorsal do mesossoma são usadas cinco pernas como apoio enquanto uma das pernas medianas dobra-se para cima, sobre o mesonoto e faz apenas um movimento para frente. Esse movimento inicia-se junto a tégula e contribui na limpeza da parte mais basal da asa (fig. 7M-7N). Durante esse movimento a parte interna do fêmur raspa contra a pleura e os tarsos e parte da tíbia contra o mesonoto. Algumas vezes as pernas medianas dobram-se e limpam a parte mais ventral da pleura. A limpeza da pleura é, portanto, o resultado desse movimento de limpeza ventro-lateral e o movimento de limpeza dorsal. A limpeza do mesossoma se repete poucas vezes em relação aos outros movimentos e em grandes espaços de tempo.

Para a limpeza das pernas posteriores, as pernas ipsilaterais medianas eram dobradas e então a perna dianteira era esfregada repetida vezes na superfície interna do fêmur, tíbia e basitarso, bem como entre elas. Durante esse movimento a sujeira acumulada nas pernas posteriores era transferida para as pernas medianas. Após essa transferência, a perna mediana raspava basalmente a superfície externa da tíbia e basitarsos das pernas posteriores. O fêmur, portanto não é limpo pela raspagem com outra perna, talvez em parte este seja limpo enquanto esta estrutura raspa com a pleura durante a limpeza da parte dorsal da abelha. Em seguida a posição das pernas era invertida e a perna mediana raspava-se contra a superfície interna da perna posterior, dessa forma limpando os dois lados da tíbia e basitarso da perna média. O último movimento é o que realmente livra a abelha da sujeira. Depois de raspar as asas, metassoma e serem raspadas pelas pernas medianas, as pernas posteriores friccionam entre si em movimentos rápidos, fazendo finalmente a sujeira se jogada fora das partes do corpo da abelha.

*X. frontalis* apresenta comportamento e limpeza semelhante ao de *B. morio*, mas para a limpeza da parte dorsal do mesossoma apenas alguns tarsos mais distais tocam o corpo da abelha, dessa forma o centro do mesonoto nunca é tocado. Curiosamente esta é a única parte glabra do dorso da abelha, exatamente a região que não é alcançada durante a autolimpeza, tanto em *X. frontalis* quanto em *X. griseus*. Outra diferença é que não foi observada a limpeza do olho com a perna posterior. Essa limpeza foi realizada durante o mesmo movimento de limpeza do dorso com a perna mediana (fig. 7O). Enquanto os tarsos da perna mediana raspavam contra o dorso para frente, ao chegar próximo à cabeça a abelha virava a cabeça e erguia as pernas contralaterais, inclinando o corpo em direção a perna, e assim limpando em partes o olho ipsilateral.

A limpeza das asas procede da mesma forma, mas a asa é colocada sob o metassoma, e não de lado como em *B. morio*.

Para limpeza ventral *X. frontalis* dobra o metassoma para baixo, formando um arco, como durante as visitas às flores. Desta forma, porém, a abelha não tem apoio e acabava caindo de costas. Quando tentava se limpar ventralmente, *X. frontalis* se apoiar em um fragmento de planta que por acaso caíra no recipiente e dobra o metassoma para baixo mas como este estava solto, a abelha se desequilibrava e caía com a pernas para cima, o que indica que *X. frontalis* precisa de um apoio para seus movimentos de limpeza. No experimento com *X. grisescens* foi adicionado um suporte de madeira no qual a abelha poderia se apoiar. De fato a abelha dobra o abdômem para baixo enquanto se apóia com as pernas medianas e posteriores e procede com a limpeza das asas e parte ventral do metassoma. Além disso, *X. grisescens* apresentou o movimento de limpeza das antenas e cabeça com a perna posterior, raspando estas estruturas de cima para baixo. Os demais movimentos de limpeza e transferência de partículas são semelhantes ao já descrito em *B. morio*.

Em ambas as espécies o propódeo, base do primeiro tergo metassomal, tíbias e pleuras acima das coxas nunca são limpas. Em *Xylocopa* O vértice e região dos ocelos também são raramente tocados pelas pernas.

#### e) **Angariação de pólen Vs Autolimpeza**

A comparação entre os dois comportamentos permite concluir que ambos apresentam praticamente os mesmos movimentos. No entanto a limpeza do dorso apenas ocorre durante a autolimpeza, não durante a angariação de pólen. Durante as visitas às flores, os movimentos de limpeza do dorso e da cabeça se repetem algumas vezes, principalmente em *B. morio*, mas esse comportamento é um reflexo ao toque com as partes florais, e portanto característico da autolimpeza uma vez que as abelhas realizam estes movimentos mesmo quando pólen não é depositado durante a visita ou quando o pólen é depositado na pleura, e não no dorso. O movimento de moldar o pólen na corbícula usa a mesma posição das pernas que durante a autolimpeza entre a perna mediana e a posterior, no entanto ao invés das pernas rasparem uma contra a outra a perna mediana toca a superfície da corbícula. Também foi observado a transferência de pólen das pernas posteriores para as anteriores por *B. morio* em *D. indica*, enquanto todos os movimentos de transferência de partículas entre as pernas durante a autolimpeza ocorria das pernas anteriores para as

posteriores. Portanto a limpeza do dorso e asas são movimentos exclusivos e característicos da autolimpeza enquanto a transferência de pólen para a corbícula e a transferência de partículas inversa, ou seja, das pernas posteriores para as anteriores são característicos da angariação de pólen.



#### 4. DISPOSIÇÕES FINAIS

1. O presente relatório trás os resultados parciais das pesquisas referentes à dissertação de mestrado do autor, as quais foram realizadas em parte na Floresta Estadual do Palmito.
2. O trabalho detalhou a morfologia, mecanismos de polinização de duas espécies de plantas (*Clitoria fairchildiana* e *Centrosema* spp.) e comportamentos de seus visitantes.
3. Foi observado que, apesar das diferenças morfológicas e funcionais das duas flores, os visitantes se comportam de maneira semelhante.
4. O comportamento dos visitantes em cada uma das flores depende das suas características morfológicas e de comportamento.
5. Como objetivo do trabalho, ainda serão analisadas outras espécies de flor – com – quilha invertida e algumas espécies de flores – com – quilha normal para uma comparação de seu funcionamento.
6. Depois da defesa da dissertação e confecção do artigo resultante do presente estudo, o autor se compromete em enviar uma cópia do artigo para o IAP e para a reserva Floresta estadual do Palmito, onde a pesquisa foi realizada.

## 5. ANEXOS

### 5.1 Tabelas

Tabela 1. Medidas das partes florais que interagem com os visitantes. Cada flor interage de maneira diferente com as abelhas, por isso foram feitas algumas medidas de estruturas diferentes em cada flor.

FLOR	Altura da câmara de polinização		Profundidade do canal de alinhamento	Largura do lábio superior, quilha + alas	Largura da dobra na margem da quilha	Comprimento da quilha	Comprimento do androceu + gineceu	Comprimento do Lábio Inferior, área de pouso
	Altura na entrada da flor	Altura na margem espessada da ala						
<i>Centrosema pascuorum</i>	0,7	0,3	0,6	0,9	0,4	2,2	1,8	3,3
<i>Clitoria fairchildiana</i>	Altura da câmara de polinização		Profundidade do canal de alinhamento	Largura do lábio superior, quilha + alas	Comprimento da câmara de polinização da quilha à entrada do canal de alinhamento	Ângulo da quilha em relação ao estandarte	Ângulo entre estandarte e a posição do nectarostégio	Comprimento do Lábio Inferior, área de pouso
	Altura da ala esquerda	Altura da ala direita						
	0,00	0,80	1,60	0,80	1,70	115°	150°	4,0

**Tabela 2. Medidas das partes dos visitantes que se relacionam com as partes florais.**

ABELHA	Altura, medido no mesossoma após o primeiro de pernas	Comprimento da "língua", medido a partir do labro	Largura, medida na altura das tégulas	Largura da cabeça, medida no meio da face	Ângulo entre a cabeça e o corpo	Ângulo entre as partes bucais e o corpo	Comprimento, da cabeça ao ápice do metassoma
<b>Apini</b>							
<i>Apis mellifera</i>	0,3	0,6	0,3	0,35			1,2
<i>Bombus brasiliensis</i>	0,50	0,83	0,52	0,40	*	*	1,42
<i>Bombus morio</i>	0,66	1,04	0,66	0,50	141,28	167,70	1,70
<i>Eufrisea mussitans</i>	0,68	1,55	0,75	0,66	126,55	144,24	1,83
<i>Euglossa</i> ( <i>Euglossa</i> ) <i>anodorhynchi</i>	0,40	1,50	0,50	0,50	*	*	1,10
<i>Euglossa</i> ( <i>Glossura</i> ) <i>stellfeldi</i>	0,35	2,00	0,40	0,40	131,07	180,00	1,10
<i>Euglossa</i> sp. ( <i>Grupo cordata</i> )	0,37	1,37	0,37	0,40	*	*	1,07
<b>Xylocopini</b>							
<i>Xylocopa</i> ( <i>Neoxylocopa</i> ) <i>augusti</i>	0,70	0,80	0,90	0,70	*	*	2,20
<i>Xylocopa</i> ( <i>Neoxylocopa</i> ) <i>brasilianorum</i>	0,80	1,00	1,00	0,60	83,50	87,93	2,20
<i>Xylocopa</i> ( <i>Neoxylocopa</i> ) <i>cearensis</i>	0,62	0,73	0,74	0,63	*	*	1,74
<i>Xylocopa</i> ( <i>Neoxylocopa</i> ) <i>frontalis</i>	0,98	1,27	1,18	0,98	103,97	117,59	2,93

Tabela 2. Continuação

<i>Xylocopa</i> ( <i>Neoxylocopa</i> ) <i>grisescens</i>	0,88	1,07	1,00	0,78	*	*	2,63
<i>Xylocopa</i> ( <i>Neoxylocopa</i> ) <i>suspecta</i>	0,70	0,95	0,90	0,70	99,12	112,96	2,35
<b>Centridini</b>							
<i>Centris</i> ( <i>Melacentris</i> ) <i>aff.</i> <i>lateritia</i>	0,90	1,30	1,10	0,80	128,65	160,75	2,50
<i>Centris</i> ( <i>Ptilotopus</i> ) <i>decipiens</i>	0,90	0,00	1,05	0,70	115,28	127,57	2,30
<i>Centris</i> ( <i>Trachina</i> ) <i>fuscata</i>	0,50	0,80	0,60	0,50			1,45
<i>Centris</i> ( <i>Xanthemisia</i> ) <i>bicolor</i>	0,60	1,00	0,60	0,60	135,10	169,74	1,10
<i>Epicharis</i> ( <i>Anepicharis</i> ) <i>dejeanii</i>	0,75	1,25	0,85	0,65	135,91	164,43	2,30
<i>Epicharis</i> ( <i>Epicharana</i> ) <i>flava</i>	0,70	1,55	0,80	0,65	126,85	155,58	2,15
<i>Epicharis</i> ( <i>Hoplepicharis</i> ) <i>fasciata</i>	0,60	1,50	0,70	0,50	135,10	169,74	1,70
<b>Eucerini</b>							
<i>Thygater</i> <i>armandoi</i>	0,38	1,00	0,47	0,50	*	*	1,30

**Tabela 3:** Análise de regressão linear relacionando temperatura e umidade e número de flores visitadas durante a observação em *C. fairchildiana*.

Horário	Temperatura			Umidade		
	Coef.	t	p	Coef.	t	p
5-7:59	-4,3	-0,238	0,884	-13,741	-0,168	0,8338
8-10:59	2,754	1,248	0,225	-0,108	-0,195	0,8521
11-13:59	-0,078	-0,15	0,88	-0,003	-0,017	0,987
14-16:00	-1,525	-12,037	0,067	0,425	6,39	0,105

Coef. = Coeficiente de regressão linear; t = Teste t com 95% de confiança e; p = com 10,000 repetições.

**Tabela 4:** Análise de regressão linear relacionando temperatura e umidade e número de flores visitadas durante a observação em *C. pascuorum*.

Horário	Temperatura			Umidade		
	Coef.	t	p	Coef.	t	p
7:00-9:59	0,13	0,94	0,4	-0,061	-2,5782	0,028
10:00-12:59	-0,001	-0,12	0,9	-0,001	-0,5	0,63
13:00-15:59	0,03	0,3	0,77	0,015	-1,35	0,222

Coef. = Coeficiente de regressão linear; t = Teste t com 95% de confiança e; p = com 10,000 repetições.

## 5.2 Figuras

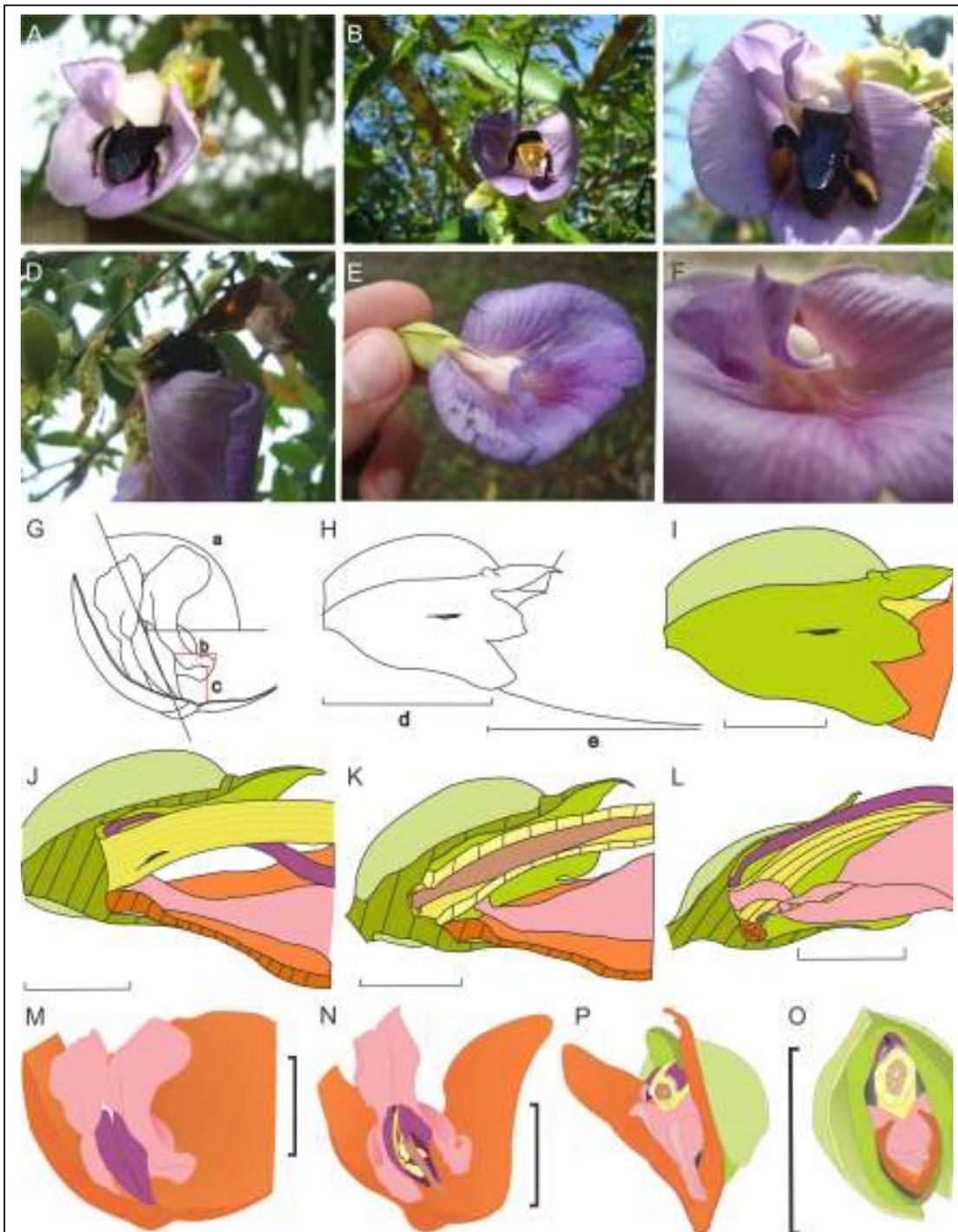


Fig. 4. *Clitoria fairchildiana*. (A-E) Visitantes florais. (A) *Bombus morio*. (B) *Efrisea mussitans*. (C) *Epicharis flava*. (D) *Xylocopa frontalis*. (E) Danos provocados por *X. grisescens* na flor. (F) Visão frontal da flor mostrando a câmara de polinização. (G-H) Medidas da flor: (G) Vista frontal: Inclinação da quilha, b) Largura do lábio superior, c) Altura da ala direita. (H) Vista lateral: Profundidade do canal de alinhamento, e) Comprimento da área de pouso. (I-R) Esquemas da flor. (I) Vista lateral mostrando local de dano causado pelas partes bucais de *X. grisescens*. (J) Vista lateral, sem cálice e metade do estandarte, mostrando dano de *X. grisescens* no estandarte. (K) Vista lateral mostrando o gineceu, nectário e a câmara de néctar. (L) Vista lateral, mostrando posição das garras das alas. (M) Vista frontal, sem corte. (N) Corte 2: posição das estruturas reprodutivas. (O) Corte 7: entrada do canal de alinhamento. (P) Corte 11: posição das pétalas.

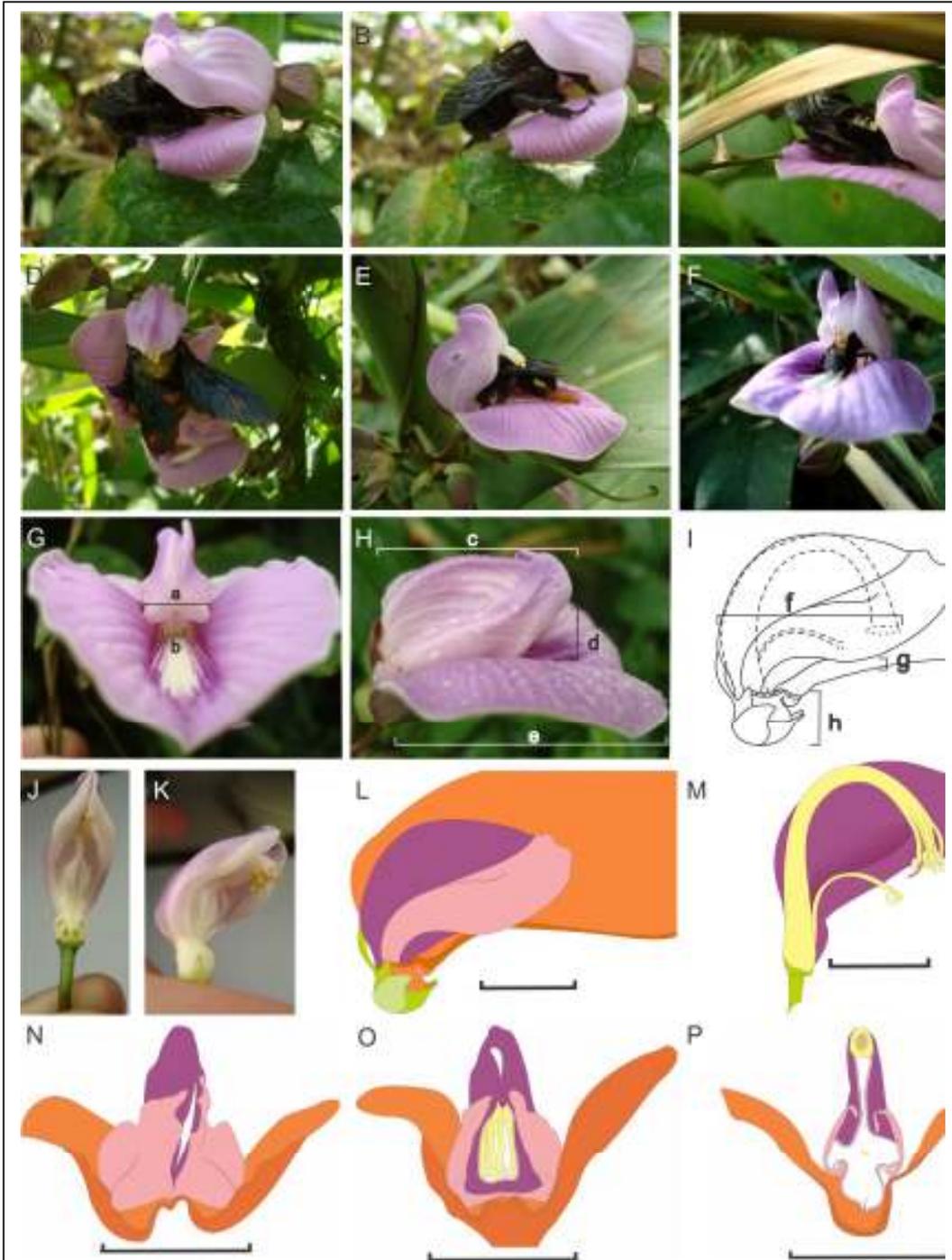


Fig. 5. *Centrosema pascuorum*. (A-F) Visitantes florais. (A-C) *Bombus morio*. (A-B) Seqü mostrando visita legítima, ativando o mecanismo da flor. (C) Entrando de lado na flor. ( frontal). (E) *Epicharis fasciata*. (F) *Euglossa anodorhynchi*. (G-I) Medidas das flores: (G) frontal: a) Largura do lábio superior, b) Largura da dobra na margem da quilha. (H) Vista lateral Comprimento da quilha, d) Altura na entrada da flor, e) comprimento da área de pouso. (I) Esqü mostrando: f) Comprimento do arco do androceu, g) Altura da dobra da quilha, h) Profundida canal de alinhamento. (J-K) Seqüência de exposição das partes reprodutivas: (J) Quilha dobrada e (K) Quilha dobrada e exposição das anteras e estigma. (L-P) Esquemas da flor. (L) lateral. (M) Vista lateral da posição dos órgãos reprodutivos dentro da quilha. (N) Vista fronte Corte 2: anteras na frente do estilete, o qual não é visto. (P) Corte 8: encaixe entre alas e q Verde escuro - Cálice, Verde claro - perfil, Laranja - estandarte, Rosa - Alas, Roxo - Q Amarelo - Androceu, Marrom - Gineceu. As escalas representam 1cm.

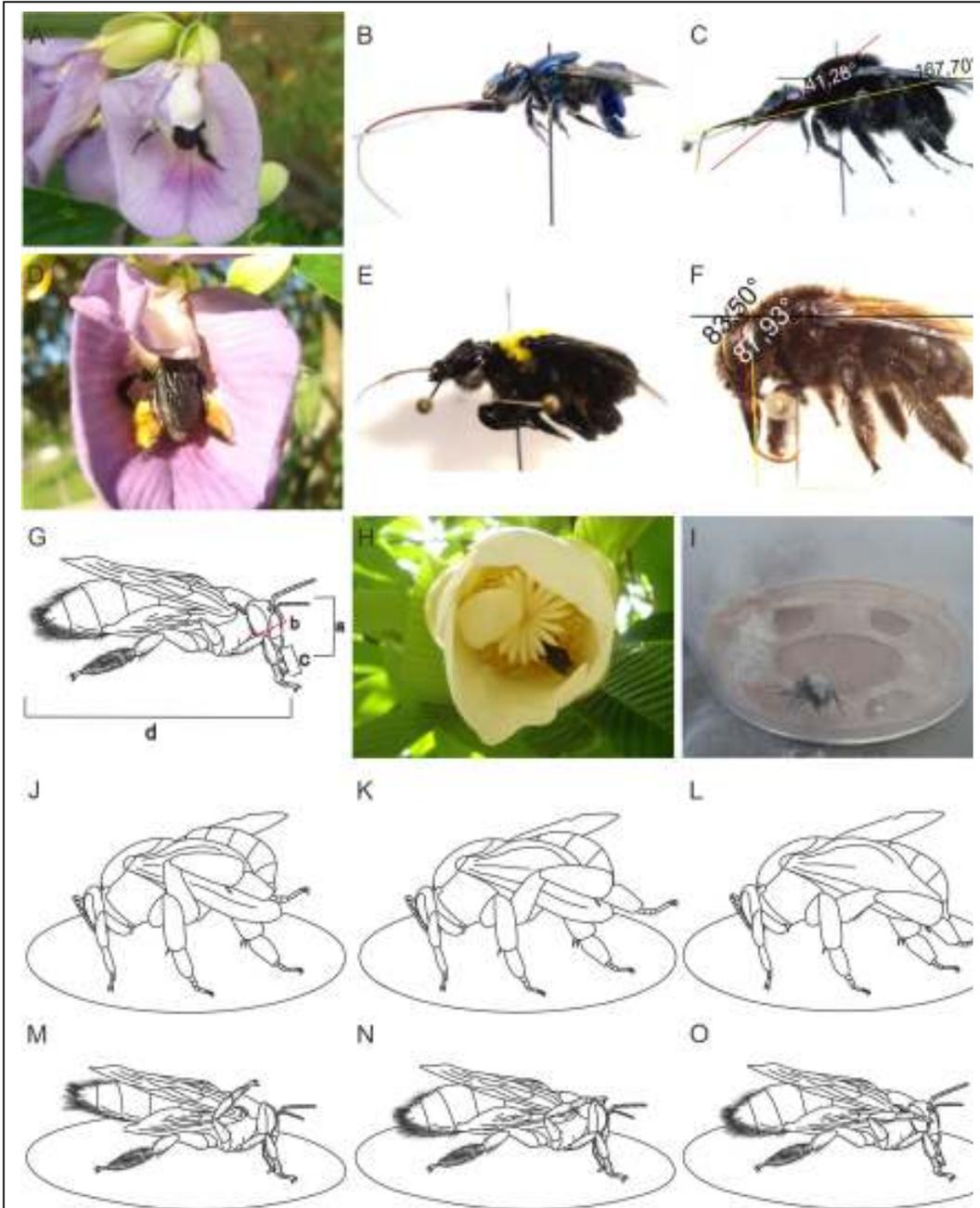


Fig. 7. Abelhas. (A-F) Grupos funcionais de abelhas. (A) *Bombus morio* em flor de *Clitella fairchildiana*, abelha pequena. (B) *Euglossa stellfeldti*, com aparelho bucal longo. (C) *B. morio* partes bucais funcionalmente prognatas. (D) *Epicharis dejeanii* em flor de *C. fairchildiana*, abelha grande. (E) *Centris bicolor*, aparelho bucal curto. (F) *Xylocopa brasilianorum*, aparelho bucal funcionalmente hipognato. (G) Medidas das abelhas: a) altura, b) largura da cabeça, comprimento do aparelho bucal e, d) comprimento. (H) *B. morio* em flor de *Dillenia indica*. Experimento de limpeza das abelhas: a figura mostra um indivíduo de *B. morio* pulverizado com amido de milho. (J-L) Esquema mostrando a seqüência de movimentos de limpeza da asa em *morio*. (M-O) Esquema mostrando a seqüência de movimentos de limpeza do dorso metassoma e olho em *X. frontalis*.