

BIOLOGIA FLORAL E POLINIZAÇÃO DE PLANTAS ARBÓREAS NA AMAZÔNIA BRASILEIRA

Márcia Motta MAUÉS¹

Resumo - O mistério que permeia o surgimento das Angiospermas suscitou inúmeras discussões desde os tempos de Darwin. Seu sucesso ecológico e explosão demográfica têm como um dos determinantes as interações planta-polinizador, que favoreceu mutuamente a diversificação desses grupos. Nas florestas tropicais a maioria das espécies arbóreas é polinizada por animais, através de uma grande variedade de sistemas de polinização, associados à diversidade das flores nas plantas nativas. Na Amazônia, os processos de polinização de plantas arbóreas exemplificam bem a diversidade de estratégias das plantas para atração de visitantes florais. A estratégia de atração e recompensa aos polinizadores da família Lecythidaceae, especialmente as que têm flores zigomorfas como *B. excelsa*, traduz o quanto pode ser complexo o sistema de polinização das plantas tropicais.

Palavras-chave: polinizadores, melitofilia, pólen, abelhas

Diversidade e origem das plantas com flores - Angiospermas

Há mais de um século atrás, Darwin chamou a origem das Angiospermas de um “mistério abominável”, em função do súbito aparecimento das plantas com flores nos registros fósseis do Cretáceo, sem que houvesse um ancestral correspondente por um período de aproximadamente 80 a 90 milhões de anos antes de seu surgimento (Davies et al., 2003). Praticamente não há registros de fósseis de folhas ou pólen

conhecidos antes desse período, e o enorme sucesso ecológico das Angiospermas resulta, entre outros fatores, da recombinação genética entre indivíduos distintos, favorecida pelas interações entre agentes polinizadores e flores (Crepel & Niklas, 2009). As flores são elementos que facilitam o processo reprodutivo sexuado, e, consequentemente, a formação de propágulos (Endress, 1994).

A polinização, especialmente quando mediada por animais, requer atrativos aos polinizadores. A co-evolução entre flores e polinizadores foi determinante para a diversificação de abelhas, borboletas, mariposas, moscas, beija-flores, morcegos, entre outros. Em contrapartida, esses animais facilitaram a radiação adaptativa e diversificação das plantas com flores (Endress, 1994).

O Brasil é um país com enorme diversidade de plantas. Temos a flora mais rica do mundo, com mais de 56.000 espécies, representando aproximadamente 19% da flora mundial (Giulietti et al., 2005). Grande parte dessa diversidade está na Amazônia. A Amazônia Legal ocupa uma área de aproximadamente 5 milhões de quilômetros quadrados, distribuídos em todo os Estados da Região Norte, além do Mato Grosso, parte do Maranhão e Goiás, ocupando 59% do território brasileiro (Lentini et al., 2005). O Bioma Amazônia reúne cerca de 40% do remanescente de florestas tropicais úmidas do mundo, e tem um papel fundamental na manutenção da biodiversidade (Laurance et al., 2001).

¹Pesquisadora da Embrapa Amazônia Oriental, Laboratório de Entomologia, Trav. Dr. Enéas Pinheiro s/n, 66.095-100, Belém, PA (marcia@cpatu.embrapa.br)

Estima-se que existam na região aproximadamente 40.000 espécies de plantas vasculares nesse bioma, das quais 30.000 são endêmicas (Mittermeier et al., 2003).

A polinização de plantas arbóreas tropicais

Estudos sobre polinização de plantas tropicais, de um modo geral, são muito recentes. Até o início da década de 70, acreditava-se que a maioria de espécies arbóreas das florestas tropicais eram autocompatíveis, da mesma forma que as árvores das regiões temperadas, devido principalmente à baixa densidade dos indivíduos, padrão assincrônico de florescimento e "restrita" mobilidade de seus agentes polinizadores (Corner, 1954; Federov 1966). Em um estudo minucioso sobre o sistema reprodutivo de 130 espécies arbóreas em floresta tropical na Estação Ecológica La Selva, Costa Rica em 1974, Bawa demonstrou que cerca de 76% das espécies apresentavam fecundação cruzada (allogamia) à luz dos estudos pioneiros de Ashton (1969), contestando cientificamente as idéias de Corner (1954) e Federov (1966). A partir daí, diversos estudos foram realizados corroborando esses resultados (Bawa et al., 1985; Bawa, 1990b, 1990b; Hopkins, 1984; Prance, 1985; Mori & Boeke, 1987).

A auto-incompatibilidade das plantas tropicais demanda a existência de agentes bioóticos ou abióticos para transportar o pólen entre indivíduos distintos, uma vez que as plantas são organismos sésseis e não podem realizar sozinhas essa tarefa. Interações entre polinizadores e flores resultam de um processo complexo, no qual

características florais, como a antese, cor, forma, tamanho, recursos ofertados, entre outras, devem funcionar em perfeita harmonia e sincronismo para garantir o sucesso reprodutivo (Endress, 1994). Nas florestas tropicais, a maioria das espécies arbóreas é polinizada por animais (Roubik & Degen, 2004), através de uma grande variedade de sistemas de polinização, associados à diversidade das flores nas plantas nativas (Endress, 1994). Abelhas nativas predominam entre os vetores de fluxo de pólen no dossel dessas florestas, seguidos por aves, morcegos e outros insetos. Pólen e néctar, como atrativos primários nas flores, são a base da alimentação das abelhas, que por sua vez são os principais polinizadores nas florestas tropicais (Bawa, 1990b).

Ecologia da polinização de plantas arbóreas na Amazônia

Na Amazônia, estudos sobre a biologia floral e polinização de espécies arbóreas ainda são escassos, em parte devido à dificuldade de se atingir o dossel, observando-se a altura das árvores nativas, que pode chegar a 30-40m, bem como a baixa densidade populacional das espécies e o difícil acesso aos locais de estudo (Prance, 1985), mas também em função do reduzido número de especialistas dedicados a esse tema.

Dentre os estudos disponíveis na literatura, existem estudos de caso sobre diferentes sistemas de polinização, como o memorável estudo de Hopkins (1984) com 11 espécies de Parkia (Leguminosae - Mimosoidae) na Amazônia Central, a maioria polinizada por morcegos; o trabalho de Kanashiro (1986) sobre a heterostilia de *Cordia goeldiana* (Boraginaceae) na Floresta Nacional do Tapajós (PA); estudos de Müller et al. (1980),

Mori (1988), Mori & Boeke (1987) e Prance & Mori (1998) com diversas espécies de Lecitidáceas melítófilas, com exceção de *Lecythis poiteauii*, que é polinizada por morcegos; o trabalho de Bittrich & Amaral (1996) com a polinização ornitófila de *Symponia globulifera* (Clusiaceae) na Reserva Ducke (AM); o estudo pioneiro de Maués & Venturieri (1997) com o primeiro registro de polinização por psitacídeos na região Neotropical com *Platonia insignis* (Clusiaceae) no Estado do Pará, corroborado pelo estudo de Vicentini *et al.* (1999) com *Moronobea coccinea* (Clusiaceae), no qual foram encontrados os mesmos agentes polinizadores para essa espécie, cujas flores muito se assemelham às de *P. insignis*.

Merece destaque ainda os estudos de Webber e colaboradores sobre os mecanismos de termogênese e a importância dos besouros (1981, 1993, 1996, 1998, 2000, 2009) e abelhas (2003) na polinização de Annonaceae; Venturieri (1997) sobre a melitofilia em *Schizolobium amazonicum* e *Sclerolobium paniculatum* (Leguminosae – Caesalpinioidae); Gribel *et al.* (1999 e 2002) sobre a quiropterofilia de *Ceiba pentandra* e *Pseudobombax munguba* (Bombacaceae); Dick (2001) sobre o papel de um polinizador exótico (*Apis mellifera*) na manutenção do fluxo gênico de *Dinizia excelsa* (Leguminosae – Papilionoidae) em ambientes antropizados; e os estudos de Maués (2002) sobre a polinização da castanheira-do-brasil, *Bertholletia excelsa* (Lecythidaceae) e parapará, *Jacaranda copala* Bignoniaceae (Maués *et al.*, 2008), por abelhas nativas. Tais estudos ainda são pouco representativos frente à enorme diversidade de espécies amazônicas, mas reúnem conhecimento ímpar sobre os sistemas de polinização de espécies arbóreas amazônicas.

Estudo de caso: polinização de *Bertholletia excelsa*

Dentre as árvores amazônicas que fornecem pólen às abelhas, podemos citar o exemplo de *Berthollettia excelsa*, a castanheira-do-brasil, também chamada castanheira-dopará, ou ainda, como convencionou-se chamá-la recentemente, castanheira-da-amazônia. As flores da castanheira possuem uma estrutura peculiar, na qual um conjunto de estaminódios soldados formam uma peça robusta, a lígula ou capuz, que restringe a entrada de visitantes florais. Para alcançar os recursos florais, é necessário que o visitante, invariavelmente abelhas, tenha vigor físico suficiente para levantar a lígula e esgueirar seu corpo para o interior da câmera corolínica. A castanheira é uma planta alógama com síndrome de polinização melítófila (Maués 2002).

Um levantamento de polinizadores realizado por Maués (2002) em uma área de plantio urbano identificou cerca de dez espécies de abelhas polinizando as flores da castanheira-do-brasil, sendo todas abelhas de médio e grande porte: *Xylocopa frontalis*, *X. aurulenta*, *Epicharis rustica*, *Ep. affinis*, *Centris similis*, *Eulaema nigrita*, *El. cingulata*, *Bombus brevivillus*, *B. transversalis*. Entretanto, Cavalcante (2008), estudando *B. excelsa* em cultivo comercial na Amazônia Central observou 19 espécies de abelhas de três famílias (Anthophoridae, Apidae e Megachilidae) visitando as flores: *Xylocopa frontalis*; *Epicharis flava*, *Epicharis conica*, *Epicharis umbraculata*, *Epicharis zonata*, *Centris denudans*, *Centris americana*, *Centris carrikeri*, *Centris ferruginea*, *Centris denudans*, *Eulaema meriana*, *Eulaema mocsaryi*, *Eulaema cingulata*, *Eufriesea purpurata*, *Eufriesea flaviventris*, *Bombus transversalis*, *Megachile sp.1*, *Apis mellifera*, *Friesomellita longipes*, *Melipona lateralis*. Estas abelhas preenchem os pré-requisitos de vigor físico e robustez, e

algumas são capazes de voar grandes distâncias (Janzen, 1971), fato extremamente importante na manutenção do fluxo gênico entre plantas alógamas de florestas tropicais (Maués, 2002).

As flores de *B. excelsa*, além da complexa estrutura descrita detalhadamente por Prance (1976), ao tratar sobre o papel dos andróforos de flores zigomorfas de lecitidáceas, ofertam dois tipos de pólen aos visitantes. O pólen que é produzido nos estames concrescidos da língula (estaminódios) não é fértil, já o que é produzido pelos estames da base da câmara corolínica, formando um anel estaminal circundando o pistilo, é fértil (Prance, 1976; Mori et al., 1980). Essa característica também é encontrada em outros gêneros de Lecythidaceae (*Chytroma*, *Eschweilera*, *Holopyxidium* e *Couratari*). Mori et al. (1980) encontrou diferenças morfológicas e fisiológicas entre o pólen fértil e o estéril em *Couroupita guianensis*. Quando as abelhas entram nas flores de *B. excelsa*, usam a parte externa da língula como plataforma de pouso e, com o primeiro par de pernas, “puxam” essa estrutura produzindo uma abertura apenas suficiente para entrar na flor na posição estenotribica (invertida), de forma que seu tórax fica em contato com as anteras do anel estaminal e o abdome em contato com os estaminódios do capuz, à medida que buscam o néctar na base dos estaminódios. Ao visitarem outra flor, o pólen alheio é transferido para o estigma, promovendo a polinização (Maués, 2002; Cavalcante, 2008).

A estratégia de atração e recompensa aos polinizadores de *B. excelsa* traduz o quanto pode ser complexo o sistema de polinização das plantas tropicais.

Referências bibliográficas

- Bawa, K.S. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. *Evolution*, 28:85-92.
- Bawa, K.S. 1990a. Reproductive biology and genetics of tropical trees in relation to conservation and management. In: Gomes-Rain Forest Regeneration and Management. Man and the Biosphere Series. 6:119-136.
- Bawa, K.S. 1990b. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21:399-422.
- Bittrich, V. & Amaral, M.C.E. 1996. Pollination biology of *Sympodia globulifera* (Clusiaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 200:101-110.
- Cavalcante, M.C. 2008. Visitantes florais e polinização da castanha-do-brasil (*Bertholletia excelsa* H. & B.) em cultivo na Amazônia central. Dissertação de Mestrado. Departamento de Zootecnia/ Universidade Federal do Ceará- UFC, Fortaleza, Ceará.
- Carvalho, R. & Webber, A.C. 2000. Biologia floral de *Unonopsis guatterioides* (A. DC.) R.E.Fr., uma Annonaceae polinizada por Euglossini. *Revista Brasileira de Botânica*, São Paulo. 23(4):421-425.
- Corner, E.J.H. 1954. The evolution of tropical forests. In: Huxley, J.; Hardy, A.C.; Ford, E.C. Allen and Unwin (eds.). *Evolution as a process*. Allen and Unwin, London.
- Crepet, W.L. & Niklas, K.J. 2009. Darwin's second “abominable mystery”: why are there so many angiosperm species? *American Journal of Botany*, 96(1):366-381.
- Davies, T.J.; Barracough, T.G.; Chase, M.W.; Soltis, P.S.; Soltis, D.E. & Savolainen, V. 2003. Darwin's abominable mystery: Insights from a supertree of the angiosperms. *PNAS*, 101:1904-1909.
- Dick, C. 2001. Genetic rescue of remnant tropical trees by an alien pollinator. *Proceedings of the Royal Society of London*, 268:2391-2396.
- Endress, P.K. 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge: Cambridge University Press. 511p.
- Fedorov, A.A. 1966. The structure of the tropical rain forest and speciation in the humid tropics. *Journal of Ecology*, 54:1-11.
- Giullette, A.M.; Harley, R.M.; Queiroz, L.P.; Wanderley, M.G.L. & Van den Berg, C. 2002. Biodiversidade e conservação das plantas no Brasil. *Megadiversidade*, 1(1):53-61.
- Gribel, R.; Gibbs, P. & Queiroz, A.L. 1992. Flowering Phenology and Pollination Biology of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) in Central Amazon. *Journal of Tropical Ecology*, 15(3):242-254.

- Gribel, R. & Gibbs, P.E. 2002. High outbreeding as a consequence of selfed ovule mortality and single vector bat pollination in the Amazonian tree *Pseudobombax munguba* (Bombacaceae). *International Journal of Plant Sciences*. 163(6):1035-1043.
- Hopkins, H.C. 1984. Floral biology and pollination ecology of the Neotropical species of *Parkia*. *Journal of Ecology*. 72:1-23.
- Janzen, D.H. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science*, N.Y. 171:203-205.
- Kanashiro, M. 1986. *Reproductive Biology of Cordia goeldiana, a Neotropical heterostylous species*. Master Thesis, Department of Forestry, North Carolina State University, Raleigh, NC.
- Küchmeister, H.; Webber, A.C.; Silberbauer-Gottsbeger, I. & Gottsberger, G. 1998. A polinização e sua relação com a termogênese em espécies de Arecaceae e Annonaceae da Amazônia Central. *Acta Amazonica*, Manaus. 28(3):217-245.
- Laurance, W.F.; Albernaz, A.K.M. & Costa, C. 2001. Is deforestation accelerating in the Brazilian Amazon? *Environmental Conservation*. 28:305-311.
- Lentini, M.; Pereira, D.; Celentano, D. & Pereira, R. 2005. *Fatos Florestais da Amazônia 2005*. Belém: Imazon. 141 p.
- Maués, M.M. 2002. Reproductive phenology and pollination of the brazil nut tree (*Bertholletia excelsa* Humb. & Bonpl. Lecythidaceae) in Eastern Amazonia. In: Kevan, P. & Imperatriz-Fonseca V.L. (eds.) *Pollinating Bees - The conservation Link Between Agriculture and Nature*. Brasília: Ministry of Environment. p.245-254.
- Maués, M.M., Oliveira, P.E.M. & Kanashiro, M. 2008. Pollination biology in *Jacaranda copaia* (Aubl.) D. Don. (Bignoniaceae) at the "Floresta Nacional do Tapajós", Central Amazon, Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*. 31:517-527.
- Maués, M.M. & Venturieri, G.C. 1997. Pollination ecology of *Platonia insignis* Mart. Clusiaceae, a fruit tree from eastern Amazon region. *Proceedings of the 7th International Symposium on Pollination*. Acta horticulturae. 437:255-259.
- Mittermeier, R.A.; Mittermeier, C.G.; Brooks, T.M.; Pilgrim, J.D.; Konstant, G.A. & Fonseca G.A.B. 2003. Wilderness and biodiversity conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 100:10309-10313.
- Mori, S.A. & Boeke, J.D. 1987. Pollination. In: Mori, S.A. (ed.) *The Lecythidaceae of a Lowland Neotropical Forest: La Fumée Mountain, French Guiana. Memoirs of The New York Botanical Garden*. 44:137-155.
- Mori, S.A.; Silva, L.A.M. & Santos, T.S. 1980. Observações sobre a fenologia e biologia floral de *Lecythis pisonis* Cambess. (Lecythidaceae). *Revista Theobroma*. 10(3):103-111.
- Müller, C.H.; Rodrigues, I.A.; Müller, A.A.; Müller, N.R.M. 1980. Castanha-do-brasil: resultados de pesquisa. Belém: Embrapa-CPATU, 25p. (*Embrapa-CPATU. Miscelânea*, 2).
- Prance, G. 1976. The pollination and androphore structure of some Amazonian Lecythidaceae. *Biotropica*. 8:235-241.
- Prance, G. & Mori, S.A. 1987. Future research. In: Mori, S.A. (ed.) *The Lecythidaceae of a Lowland Neotropical Forest: La Fumée Mountain, French Guiana. Memoirs of The New York Botanical Garden*. 44:156-163.
- Prance, G.T. & Mori, S.A. 1998. Pollination and dispersal of Neotropical Lecythidaceae. p.: 12-27. In: Hopkins; H.C.F.; Huxley, C.R.; Pannell, C.M.; Prance, G.T. & White, F. (eds.). *The importance of field studies and functional syndromes for taxonomy and evolution of tropical plants*. RBG Kew, London.
- Prance, G.T. 1985. The pollination of Amazonian plants. In: Prance, G.T. & Lovejoy, T.E (eds). *Key Environments: Amazonia*. p.166-191. New York, Pergamon Press.
- Roubik, D.W. & Degen, B. 2004. Effects of animal pollination on pollen dispersal, selfing, and effective population size of tropical trees: a simulation study. *Biotropica*. 36:165-179.
- Venturieri, G.C. 1997. Reproductive ecology of *Schizolobium amazonicum* Huber ex Duke and *Sclerolobium paniculatum* Vogel (Caesalpiniaceae) and its importance in forestry management projects. . In: The 7th International Pollination Symposium, Lethbridge, 1996. *Acta Horticulturae*. 437:65-69.
- Vicentini, A. & Fischer, E.A. 1999. Pollination of *Moronoea coccinea* Aubl. (Clusiaceae) by the Golden-winged Parakeet in Central Amazon.

- Biotropica, 31(4):154-158.
- Webber, A.C. 1981. Alguns aspectos da biologia floral de *Annona sericea* Dun. (Annonaceae). Acta Amazonica, 11(1):61-65.
- Webber, A.C. & Gottsberger, G. 1996. Floral biology and pollination of *Bocageopsis multiflora* and *Oxandra euneura* in Central Amazonia, with remarks on the evolution of stamens in Annonaceae. Feddes Reoertorium. 106(5-8):515-524.

Webber, A.C.; Gottsberger, G. 1993. Floral biology and pollination of *Cymbopetalum euneurum* in Manaus, Amazonia. Annonaceae Newsletter. 9(1):23-25.