

Biologia reprodutiva e polinização em orquídeas: com ênfase em espécies brasileiras e da região amazônica – uma revisão de literatura

Reproductive biology and pollination in orchids: with emphasis on Brazilian species and the Amazon region
– a literature review

Mauro Herbert Krahl^{1*}, Dayse Raiane Passos Krahl², Jefferson José Valsko³, Ana Sofia Sousa de Holanda¹, Hilton Entringer-Júnior⁴ e Juliana Werner do Nascimento⁴

1. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, Programa de Pós-Graduação em Botânica, Departamento de Botânica – Av. André Araújo, 2936 – Aleixo, Manaus, AM – 69.060-001. 2. Escola Superior Batista do Amazonas – ESBAM, Curso de Ciências Biológicas, Rua Leonor Teles, 153, Conjunto Abílio Nery, Adrianópolis, Manaus, AM - 69057-510. 3. Universidade Federal do Amazonas – UFAM, Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica, Rua Gal. Rodrigo Otávio Jordão Ramos, 3000, Japiim I, 69077-000. 4. Universidade Vila Velha – UVV, Unidade Acadêmica II (Ciências Biológicas) – Rua Comissário José Dantas de Mello, 21 – Boa Vista, Vila Velha – ES – 29.102-770.

*Autor para correspondência: amaurikrahl@hotmail.com

Resumo É apresentada uma breve revisão relacionada ao que se conhece sobre aspectos da biologia reprodutiva e polinização de orquídeas com ênfase em espécies brasileiras. É mencionada a polinização por uma grande variedade de grupos de insetos e aves. Observa-se baixa frequência de visitação nas espécies o que resulta em um baixo sucesso reprodutivo, além disso oferecem uma grande variedade de recursos florais ou nada aos seus visitantes, sendo polinizadas por engano.

Palavras-chaves: Polinização, Orchidaceae, polinizadores, sistema reprodutivo.

Abstract It is presented a brief review related about the reproductive biology and pollination and orchid with emphasis on Brazilian species. It is mentioned the pollination by a variety of groups of insects and birds. Observed low frequency of visitation in species which results in a low reproductive success, moreover offer a wide variety of floral resources and also have species that do not offer anything to your visitors, which are pollinated by mistake.

Keywords: Pollination, Orchidaceae, pollinators, breeding system.

Introdução

Orchidaceae é considerada a maior e mais especializada família dentre as angiospermas existentes atualmente, contando com cerca de 800 gêneros e 24.000 espécies (Dressler 2005, Fay e Chase 2009). Desta forma representa aproximadamente 7% a 8% das plantas vasculares e 40% das monocotiledôneas (Dalhlgren *et al.* 1985, Dressler 1993). Está distribuída por quase todas as regiões do planeta, com destaque para as regiões tropicais, as quais apresentam a maior riqueza (Atwood 1986), sendo que a região neotropical, por sua vez, é responsável por abrigar ao redor de 300 gêneros e 8.000 espécies (Dressler 1981).

Para o Brasil foram estimadas cerca de 2.300 espécies distribuídas em aproximadamente 191 gêneros na última grande revisão realizada por Pabst e Dungs (1975, 1977). Porém, atualmente houve mudanças nestes números devido à inserção de novas espécies, criação de novos gêneros e transferências de espécies entre gêneros, sendo assim consideradas 2.459 espécies distribuídas em 236 gêneros (Barros *et al.* 2014).

Os representantes desta família podem apresentar hábito terrestre, epífítico ou rupícola, ocasionalmente são micoheterotróficos ou lianas, as quais apresentam crescimento monopodial ou simpodial. Suas raízes comumente possuem epiderme pluriestratificada denominada de velame e podem se modificar formando tubérculos ou apenas se tornarem

engrossadas. O caule, na maioria das espécies é espessado e denominado de pseudobulbo, principalmente nas espécies tropicais, e suas folhas são alternas espiraladas ou dísticas (Toscano-de-Brito e Cribb 2005, Souza e Lorenzi 2008).

A inflorescência pode ser do tipo racemo ou panícula, e freqüentemente reduzida a uma única flor e possui uma forma variada de apresentar as peças florais. As flores são vistosas, bissexuais, raramente unissexuadas, zigomorfas, diclamídeas e geralmente ressupinadas. O cálice é trímero, petalóide, gamossépalo ou dialissépalo e a corola também é trímera, sendo que uma das pétalas é modificada em uma estrutura denominada labelo (Toscano-de-Brito e Cribb 2005, Souza e Lorenzi 2008).

O estame é unido ao estilete formando o ginostêmio e o pólen geralmente é reunido em massas denominadas políneas, as quais podem variar em número de acordo com os gêneros e espécies. Apresentam dois estigmas férteis e um estéril e membranoso designado de rostelo. Os nectários podem ser septais ou ausentes, podendo o néctar ser produzido dentro de uma estrutura chamada de calcar. O fruto é do tipo cápsula (Toscano-de-Brito e Cribb 2005, Souza e Lorenzi 2008).

Especialização floral

Ao se analisar atentamente a morfologia floral é possível dizer que as orquídeas são objetos de estudo adequados para a realização de observações referentes à biologia floral e polinização em um âmbito geral (Singer 2001a). Por exemplo, pelo fato das orquídeas possuírem polinários, a retirada e deposição das políneas por um determinado agente polinizador pode ser visualizada com facilidade o que permite aferir a autêntica do visitante floral, tornando o processo de polinização facilmente acompanhado em condições naturais (Dressler 1993).

A sua diversificação e especialização referente à morfologia floral se dá devido à estreita relação entre as orquídeas e os seus polinizadores (Dressler 1981). Desta forma é observada a importância dos polinizadores na evolução da família, refletindo na complexidade das características dos diversos mecanismos de polinização (van der Pijl e Dodson 1966). A especialização aos polinizadores pode ser também uma elucidação para a alta riqueza de espécies em orquídeas, uma vez que um alto grau de isolamento pré-zigótico pode ser imposto a um determinado grupo de plantas que recebe a visita de apenas um polinizador. Desta forma isso pode desencadear facilmente um isolamento reprodutivo e como consequência potencializar a especiação, com ou sem barreiras físicas ao fluxo gênico, desta determinada população. Contudo, uma série de outras hipóteses devem ser consideradas, como por exemplo, a excepcional partição de nichos, natureza altamente fragmentada do substrato das epífitas, dispersão a longa distância e o desenvolvimento de florestas com o dossel fechado (Gravendeel *et al.* 2004).

Estudos

No Brasil os estudos relacionados à biologia floral e polinização em Orchidaceae vieram se intensificando nas últimas décadas. Todavia em sua grande maioria contemplam espécies em habitats da Mata Atlântica na região Sudeste e Sul do País (Singer e Cocucci 1999, Singer e Sazima 1999, Singer e Sazima 2000, Pansarin 2000, Singer 2001b, Singer e Sazima 2001, Singer 2002a e b, Borba e Braga 2003, Pansarin 2003a e b, Andrade 2004, Singer *et al.* 2006, Mickeliunas *et al.* 2006, Pansarin e Amaral 2006, Pansarin *et al.* 2006, Santos-Filho 2007, Pansarin 2008, Pansarin *et al.* 2008a e b, Pansarin e Amaral 2009, Pansarin e Pansarin 2010, Aguiar *et al.* 2011, Nunes 2011). Poucos foram realizados em outros biomas e regiões, como por exemplo, na Amazônia (Braga 1977, Jürgens *et al.* 2009, Storti 2007, Storti *et al.* 2011, Krahl 2013) e no Cerrado (Nunes 2009).

Na Amazônia brasileira os estudos envolvendo a biologia floral e polinização em orquídeas tiveram início com Braga (1977) que apresentou uma série de informações fragmentadas relacionadas aos polinizadores e mecanismos de polinização em 33 espécies de orquídeas ocorrentes em uma campina e campinarana na Amazônia Central. Contudo observa-se uma necessidade de mais observações para estas espécies, uma vez que os polinizadores e os mecanismos de polinização de algumas delas foram dados como desconhecidos. Posteriormente, Jürgens *et al.* (2009) estudaram a biologia da polinização de *Eulophia alta* R.Br. ex Lindl. em uma área de terra firme próxima a cidade de Manaus (AM), onde identificaram tratar-se de uma espécie exclusivamente melitófila, sendo polinizada por 19 espécies de insetos entre abelhas (maioria) e borboletas (duas espécies). Storti *et al.* (2011) estudaram a biologia reprodutiva de *Cattleya wallisii* L. Linden & Rchb. f. (= *Cattleya eldorado* Linden) de forma detalhada, complementando as observações realizadas por Braga (1977). Neste estudo observaram que *C. eldorado* é uma espécie efetivamente polinizada por apenas uma única espécie de abelha identificada como *Eulaema mocsaryi* (Friese 1899) (Apidae, Euglossini).

Recentemente, Krahl (2013) pesquisou quatro espécies estudadas por Braga (1977) a fim de complementar suas informações. Para *Encyclia mapuerae* (Huber) Brade ex Brade & Pabst o autor observou que a espécie possui um cunículo (cavidade nectarífera paralela ao ovário) que produz açúcar em pequena quantidade sendo polinizada por fêmeas de *Centris* (*Centris*) *varia* (Erichson) diferindo de Braga (1977) que observou *Agelaia* cf. *pallipes* (Olivier) (= *Stelopolybia* cf. *pallipes* (Olivier)) como polinizador. Para *Heterotaxis superflua* (Rchb. f.) F. Barros, o mesmo autor, observou *Trigona williana* Friese como polinizador, ao coletar a resina produzida na calosidade do labelo. Em *Camaridium ochroleucum* Lindl. foram observadas *Melipona illustris* e *Trigona fulviventris* como visitantes florais capazes de remover as políneas e, dependendo do local em que o

polinário fica depositado, estas espécies são capazes de removê-las durante a limpeza corporal. Finalmente para *Ornithidium rigidum* (Barb. Rodr.) M.A. Blanco & Ojeda foi constatada sua polinização por *Polybia bistrata* (Fabricius) que coleta uma substância produzida na calosidade do labelo a qual provavelmente é utilizada na sua alimentação. Estas observações também diferiram das de Braga (1977) que citou *A. cf. pallipes* como polinizador para a espécie.

Polinizadores

Com a finalidade de se investigar como as orquídeas se irradiaram de forma tão explosiva devido ao seu hábito predominantemente epifítico e/ou aos seus sistemas de polinizadores especializados, Gravendeel *et al.* (2004) utilizaram ferramentas estatísticas e análise filogenética para buscar esta resposta. Neste trabalho o número médio de polinizadores encontrado entre as orquídeas foi de aproximadamente quatro, sendo que 46% das espécies possuem um único polinizador. Vale ressaltar que os representantes que constituem as subfamílias mais recentes apresentaram maior média de polinizadores por espécie.

Estes polinizadores estão representados por alguns grupos de insetos e até mesmo por aves (van der Pijl e Dodson 1966). Desta forma pode-se mencionar como polinizadores uma grande variedade de insetos das ordens Hymenoptera (Singer e Koehler, 2003, Pansarin 2003a, Martini *et al.* 2003, Smidt *et al.* 2006, Pansarin *et al.* 2006, Jürgens *et al.* 2009, Pansarin e Amaral 2009, Pansarin e Pansarin 2010, Storti *et al.* 2011), Lepidoptera (Singer 2001b, Pansarin 2003b, Pansarin e Amaral 2008a, Aguiar *et al.* 2011), Diptera (Carvalho e Machado 2006, Ribeiro *et al.* 2006, Santos-Filho 2007, Pansarin 2008, Pansarin & Pansarin 2013), Coleoptera (Mickeliunas *et al.* 2006) e recentemente Orthoptera (Micheneau *et al.* 2010). Além dos insetos, as aves também podem atuar como legítimos polinizadores entre as orquídeas, tendo os beija-flores certo destaque dentro deste grupo (Singer e Sazima 2000, Andrade 2004, Carvalho e Machado 2006).

Mesmo apresentando uma ampla diversidade de polinizadores, as orquídeas se especializaram de forma a serem polinizadas preferencialmente por um determinado grupo de agentes polinizadores. Em cerca de 54% das orquídeas, a polinização ocorre apenas por meio de representantes da Ordem Hymenoptera, sendo o restante por Lepidoptera (18%), Diptera (12%), um conjunto misto de polinizadores (11%) e através das aves (3%) (Dodson 1967). Assim observa-se que Hymenoptera é sem dúvidas o grupo mais importante de polinizadores em orquídeas por realizarem a polinização em mais da metade das espécies e, além disto, característica tem sido apontada como basal em Orchidaceae (Dressler 1981).

De uma forma geral a especialização floral em Orchidaceae gerou redução no número de espécies que realizam visitas à flor, tendo como consequência a supressão de espécies polinizadoras não especializadas (Tremblay 1992). Assim, este fato se sucedeu com o objetivo de garantir melhor transferência polínica entre indivíduos, uma vez que a maior quantidade de polinizadores não especializados raramente torna o processo de polinização eficiente (Herrera 1989).

Sucesso reprodutivo

Nem sempre especialização garante uma boa taxa de frutificação em condições naturais, conforme estudos que demonstraram um sucesso reprodutivo abaixo de 10% para muitas espécies (Carvalho e Machado 2002, Martini *et al.* 2003, Pansarin 2003a, Pansarin *et al.* 2006, Mickeliunas *et al.* 2006, Carvalho e Machado 2006, Pansarin e Amaral 2008a, Pansarin *et al.* 2008a Pansarin e Pansarin 2010, Rech *et al.* 2010, Storti *et al.* 2011). Vale ressaltar também que muitos frutos podem ser formados e perdidos até a sua maturidade por diversos motivos como pólen inviável, mecanismo de incompatibilidade pós-zigótica, ataque de patógenos, herbivoria, entre outros (Ackerman 1989).

O baixo sucesso reprodutivo apresentado por muitas espécies é devido também à baixa frequência de visitação pelos polinizadores, principalmente quando se trata de espécies polinizadas por engodo (van der Pijl e Dodson 1966) como acontece com *Cyrtopodium polyphyllum* (Vell.) Pabst ex F. Barros. Esta é uma espécie que não oferece nenhum tipo de recurso floral, tendo como estratégia o mimetismo de flores que oferecem um determinado recurso floral. Assim trata-se de uma espécie visitada por várias abelhas, com baixa frequência de visitação, as quais não são eficientes na transferência de pólen, fato que influencia a produção de frutos (Pansarin *et al.* 2008a). Outro exemplo é *Pseudolaelia corcovadensis* Porto & Brade, polinizada por engano por *Bombus (Fervidobombus) atratus* Franklin, 1913 (Hymenoptera, Apidae). Suas flores não mimetizam as de outras espécies simpátricas, mas sim um modelo generalizado de flor melitófila que oferece alguma recompensa (Borba e Braga 2003). Em *Encyclia mapuerae* (Huber) Brade ex Brade & Pabst observa-se uma baixa frequência de visitação além de possuir visitantes florais ineficientes, sendo que a espécie oferece néctar em baixa quantidade. Em alguns visitantes florais desta espécie o polinário não fica aderido ao corpo, sendo então removido e desperdiçado (Krahl 2013).

Vale ressaltar que para suprir a baixa formação de frutos devido à baixa eficiência ou baixa frequência de visitação pelos polinizadores, algumas espécies se adaptaram de forma a apresentar algum tipo de polinização abiótica, como ocorre em *Cyrtopodium polyphyllum* (Vell.) Pabst ex F. Barros e

Oeceoclades maculata (Lindl.) Lindl. que possuem autopolinização realizada por meio das chuvas (Pansarin *et al.* 2008b, Aguiar *et al.* 2011).

Recompensas florais

Estima-se que cerca de um terço das Orchidaceae sejam polinizadas por engano, pelo simples fato de não oferecerem nenhum tipo de recursos floral, onde muitas espécies utilizam diversas formas para atrair o visitante, dentre elas, a simulação de estruturas que sirvam de alimento ou mimetizando flores que oferecem recurso, como mencionando anteriormente (Ackerman 1986, Borba e Braga 2003, Mickeliunas 2006, Pansarin 2008).

Por outro lado as espécies que oferecem recompensas apresentam uma extensa variedade de recursos florais, como por exemplo, pólen (Pansarin e Amaral, 2008b), pseudopólen (Pansarin e Amaral 2006), fragrâncias ou compostos aromáticos (Pansarin 2003b, Singer e Koehler 2003, Martini *et al.* 2003, Pansarin e Amaral 2009), óleos florais (Mickeliunas *et al.* 2006, Pansarin e Pansarin 2010) e principalmente néctar (Pansarin 2003a e b, Andrade 2004, Smidt *et al.* 2006, Pansarin e Amaral 2008a, Aguiar *et al.* 2011, Nunes 2011).

Sistema reprodutivo

Com relação ao sistema reprodutivo, as orquídeas tendem a ser autocompatíveis, porém é necessária a presença de um vetor de pólen para que ocorra a autopolinização em algumas espécies devido à presença de barreiras mecânicas, caracterizando uma hercogamia. Desta forma a polinização cruzada é favorecida na maioria das espécies (van der Pijl e Dodson 1966, Pansarin 2003a, Mickeliunas *et al.* 2006). Algumas espécies são autoincompatíveis, o que evidencia a ocorrência de barreiras genéticas (Borba *et al.* 2001, Barbosa *et al.* 2009, Pansarin e Pansarin 2010). No entanto, é necessária a realização de novos estudos para o melhor entendimento da incompatibilidade em orquídeas (Borba *et al.* 2001, Verola 2002).

Considerações finais

Observa-se então que as orquídeas fazem parte de grupo de plantas com grande especialização aos seus polinizadores o que reflete em uma variedade de mecanismos de polinização. Esta especialização pode ser notada também pelo amplo número de representantes de insetos e aves que são consideradas como polinizadores. De maneira geral as espécies possuem vários tipos de recursos florais que são oferecidos por suas flores, entretanto, vale ressaltar também, que há a existência de flores que não

oferecem recursos, sendo então polinizadas por engano. Mas mesmo com o grande número de trabalhos realizados, muito ainda há de ser descoberto visto que as orquídeas fazem parte da maior família de Angiospermas existentes e lacunas de conhecimento são observadas para algumas regiões do País, como por exemplo, a região norte.

Referências

- Ackerman JD (1986) Mechanisms and evolution of food-deceptive pollination system in orchids. *Lindleyana* 1: 108-113.
- Ackerman JD (1989) Limitations to sexual reproduction in *Encyclia krugii* (Orchidaceae). *Systematic Botany* 14: 101-109.
- Aguiar JMRBV, Pansarin LM, Ackerman JD, Pansarin ER (2011) Biotic versus abiotic pollination in *Oeceoclades maculata* (Lindl.) Lindl. (Orchidaceae). *Plant Species Biology* 27(1): 86-95.
- Andrade MRS (2004) **Biologia reprodutiva de *Corymborkis flava* (Sw.) Kuntze (Orchidaceae: Tropidieae)**. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Minas Gerais, MG.
- Atwood JT (1986) The size of the Orchidaceae and the systematic distribution of the epiphytic orchids. *Selbyana* 9(1): 171-186.
- Barbosa AR, Melo MC, Borba EL (2009) Self-Incompatibility and myophily in *Octomeria* (Orchidaceae, Pleurothaliinae) species. *Plant Systematic and Evolution* 283: 1-8.
- Barros F, Vinhos F, Rodrigues VT, Barberena FFVA, Fraga CN, Pessoa EM, Foster W, Manini Neto L, Furtado SG, Azevedo CO, Guimarães LRS (2014) Orchidaceae. In: Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil2010/FB179>>. Acesso em 26.07.2014.
- Borba EL, Semir J, Shepherd GJ (2001) Self-incompatibility, inbreeding depression and crossing potential in five Brazilian *Pleurothallis* (Orchidaceae) species. *Annals of Botany* 88: 89-99.
- Borba EL, Braga PIS (2003) Biologia reprodutiva de *Pseudolaelia corcovadensis* (Orchidaceae): melitofilia e autocompatibilidade em uma Laeliinae basal. *Revista Brasileira de Botânica* 26(4): 541-549.
- Braga PIS (1977) Aspectos biológicos das Orchidaceae de uma campina da Amazônia Central. *Acta Amazônica* 7: 1-89.
- Carvalho R, Machado IC (2002) Pollination of *Catasetum macrocarpum* (Orchidaceae) by *Eulaema bombiformis* (Euglossini). *Lindleyana* 17(2): 85-90.
- Carvalho R, Machado IC (2006) *Rodriguezia bahiensis* Rchb. f.: biologia floral, polinizadores e primeiro registro de polinização por moscas Acroceridae em Orchidaceae. *Revista Brasileira de Botânica* 29(3): 461-470.
- Dahlgren RMT, Clifford HT, Yeo PF (1985) **The families of the monocotyledons**. Springer Verlag, Berlin.
- Dodson CH (1967) Relationships between pollinators and orchid flowers. *Atas do Simpósio sobre a Biota Amazônica* 5: 1-72.

- Dressler RL (1981) **The orchids: natural history and classification**. Harvard: Harvard University Press.
- Dressler RL (1993) **Phylogeny and Classification of the Orchid Family**. Portland, Dioscorides.
- Dressler RL (2005) How many orchid species? *Selbyana* 26: 155-158.
- Fay MF, Chase MW (2009) Orchid biology: from Linnaeus via Darwin to the 21st century. *Annals of Botany* 104(3): 259-364.
- Gravendeel B, Smithson A, Slik FJW, Schuiteman A (2004) Epiphytism and pollinator specialization: drivers for orchid diversity? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London: Biological Science* 359: 1523-1535.
- Herrera C (1989) Pollinator abundance, morphology and flower visitation rate analysis of the “quantity” component in plant-pollinator system. *Oecologia* 80: 241-248.
- Jürgens A, Bosch SR, Webber AC, Witt T, Frame D, Gottsberger G (2009) Pollination biology of *Eulophia alta* (Orchidaceae) in Amazonia: effects of pollination composition on reproductive success in different populations. *Annals of Botany* 104: 897-912.
- Krahl AH (2013) **Biologia reprodutiva e polinização de quatro espécies de Orchidaceae em uma campina e campinarana da Amazônia Central**. Dissertação de mestrado, Programa de Pós-graduação em Botânica, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA.
- Martini P, Schlindwein C, Montenegro A (2003) Pollination, Flower Longevity and Reproductive Biology of *Gongora quinquenervis* Ruiz and Pavón (Orchidaceae) in an Atlantic Forest Fragment of Pernambuco, Brazil. *Plant Biology* 5: 495-503.
- Micheneau C, Fournel J, Warren BH, Hugel S, Gouvin-Bialecki A, Pailler T, Strasberg D, Chase MW (2010) Orthoptera, a new order of pollinator. *Annals of Botany* 105(3): 355-364.
- Mickeliunas L (2006) **Biologia floral e reprodutiva e anatomia do labelo de *Cyrtopodium polyphyllum* Vell. (Orchidaceae, Cyrtopodiinae)**. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biologia, Campinas, São Paulo, SP.
- Mickeliunas L, Pansarin ER, Sazima M (2006) Biologia floral, melitofilia e influência de besouros Curculionidae no sucesso reprodutivo de *Grobya ambertiae* Lindl. (Orchidaceae: Cyrtopodiinae). *Revista Brasileira de Botânica* 29(2): 251-258.
- Nunes CEP (2011) **Biologia da polinização e reprodução de *Elleanthus* C.Presl. (Orchidaceae na Mata Atlântica do Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo)**. Dissertação de mestrado, Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo, SP.
- Nunes CMC (2009) **Fenologia, biologia floral e germinação *In Vitro* de *Cyrtopodium eugenii* Rchb. f. & Warm. (Orchidaceae)**. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, Goiás, GO.
- Pabst GFJ, Dungs F (1975) **Orchidaceae Brasiliensis**. Germany, Hildesheim, Kurt Schmersow.
- Pabst GFJ, Dungs F (1977) **Orchidaceae Brasiliensis**. Germany, Hildesheim, Kurt Schmersow.
- Pansarin ER (2000) **Biologia reprodutiva e morfologia floral de espécies de Orchidaceae em diferentes ambientes no Estado de São Paulo**. Tese de doutorado, Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo, SP.
- Pansarin ER (2003a) Biologia floral de *Cleistes macrantha* (Barb. Rodr.) Schltr. (Orchidaceae: Vanilloideae: Pogoniinae). *Revista Brasileira de Botânica* 26(1): 73-80.
- Pansarin ER (2003b) Biologia floral e polinização em *Epidendrum paniculatum* Ruiz & Pavón (Orchidaceae). *Revista Brasileira de Botânica* 26(2): 203-211.
- Pansarin ER, Amaral MCE (2006) Biologia reprodutiva e polinização de duas espécies de *Polystachya* Hook. no Sudeste do Brasil: evidências de pseudocleistogamia em Polystachyae. *Revista Brasileira de Botânica* 29(3): 423-432.
- Pansarin ER, Bittrich V, Amaral MCE (2006) At Daybreak – Reproductive biology and isolating mechanisms of *Cirrbaea dependens* (Orchidaceae). *Plant Biology* 8: 494-502.
- Pansarin ER (2008) Reproductive biology and pollination of *Govenia utriculata*: A syrphid fly orchid pollinated through a pollen-deceptive mechanism. *Plant Species Biology* 23: 90-96.
- Pansarin ER, Amaral MCE (2008a) Reproductive biology and pollination mechanisms of *Epidendrum secundum* (Orchidaceae). Floral variation: a consequence of natural hybridization? *Plant Biology* 10: 211-219.
- Pansarin ER, Amaral MCE (2008b) Pollen and nectar as a reward in the basal epidendroid *Psilochilus modestus* (Orchidaceae: Triphoreae): A study of floral morphology, reproductive biology and pollination strategy. *Flora* 203: 474-483.
- Pansarin, LM, Pansarin ER, Sazima M (2008a) Reproductive biology of *Cyrtopodium polyphyllum* (Orchidaceae): a Cyrtopodiinae pollinated by deceit. *Plant Biology* 10: 650-659.
- Pansarin, LM, Pansarin ER, Sazima M (2008b) Facultative autogamy in *Cyrtopodium polyphyllum* (Orchidaceae) through a rain-assisted pollination mechanism. *Australian Journal of Botany* 56: 363-367.
- Pansarin ER, Amaral MCE (2009) Reproductive biology and pollination of southeaster Brazilian *Stanhopea* Frost ex Hook. (Orchidaceae). *Flora* 204: 238-249.
- Pansarin ER, Pansarin LM (2010) Reproductive biology of *Trichocentrum pumilum*: an orchid pollinated bay oil-collecting bees. *Plant Biology* 13: 576-581.
- Pansarin ER, Pansarin LM (2013) Reproductive biology of *Epidendrum tridactylum* (Orchidaceae: Epidendroideae): a reward-producing species and its deceptive flowers. *Plant Systematics and Evolution* 299: 1-8.
- Rech AR, Rosa YBCJ, Manente-Balestieri FCL (2010) Aspects of the reproductive biology of *Brassavola cebolleta* Rchb. f. (Orchidaceae). *Acta Scientiarum Biological Sciences* 32(4): 335-341.
- Ribeiro MF, Köhler A, Boelter CR (2006) Polinização de *Acianthera apbtosa* (Lindl.) Pridgeon & M. W. Chase (Orchidaceae) por Otitidae (Diptera). *Uruguiana* 13(2): 85-89.

- Santos-Filho JF (2007) **Polinização e biologia reprodutiva de três espécies do gênero *Actanthera* Scheidw. (Orchidaceae) em floresta ombrófila mista**. Dissertação de mestrado, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Paraná, PR.
- Singer RB, Cocucci AA (1999) Pollination mechanism in southern Brazilian orchids which are exclusively or mainly pollinated by halictid bees. **Plant Systematics and Evolution** 217: 101-117.
- Singer RB, Sazima M (1999) The pollination mechanism in the '*Pelexia alliance*' (Orchidaceae: Spiranthinae). **Botanical Journal of the Linnean Society** 131: 249-262.
- Singer RB, Sazima M (2000) The pollination of *Stenorrhynchos lanceolatus* (Aublet) L. C. Rich. (Orchidaceae: Spiranthinae) by hummingbirds in southeastern Brazil. **Plant Systematics and Evolution** 223: 221-227.
- Singer RB (2001a) **Biologia da polinização em orquídeas nativas da região sudeste do Brasil**. Tese de doutorado, Instituto de Biologia, Campinas, São Paulo.
- Singer RB (2001b) Pollination biology of *Habenaria parviflora* (Orchidaceae: Habenariinae) in southeastern Brazil. **Darwiniana** 39(3-4): 201-207.
- Singer RB, Sazima M (2001) The pollination mechanism of three sympatric *Prescottia* (Orchidaceae: Prescottinae) species in southeastern Brazil. **Annals of Botany** 88: 999-1005.
- Singer RB (2002a) The pollination biology of *Sauroglossum elatum* Lindl. (Orchidaceae: Spiranthinae): moth-pollination and protandry in neotropical Spiranthinae. **Botanical Journal of the Linnean Society** 138: 9-16.
- Singer RB (2002b) The pollination mechanism in *Trigonidium obtusum* Lindl. (Orchidaceae: Maxillariinae): Sexual mimicry and trap-flowers. **Annals of Botany** 89: 157-163.
- Singer RB, Koehler S (2003) Notes on the pollination biology of *Notylia nemorosa* (Orchidaceae): do pollinators necessarily promote cross pollination? **Journal of Plant Research (Japan)** 116: 19-25.
- Singer RB, Breier TB, Flach A, Farias-Singer R (2006) The pollination mechanism of *Habenaria pleiophylla* Hoehne & Schlechter (Orchidaceae: Orchidinae). **Functional Ecosystems and Communities** 1(1): 10-14.
- Smidt EC, Silva-Pereira V, Borba EL (2006) Reproductive biology of two *Cattleya* (Orchidaceae) species endemic to north-eastern Brazil. **Plant Species Biology** 21: 85-91.
- Souza VC, Lorenzi H (2008) **Botânica Sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APG II**. São Paulo, Instituto Plantarum.
- Storti EF (2007) **Dinâmica populacional e biologia reprodutiva de *Cattleya eldorado* Linden (Orchidaceae)**. Tese de doutorado, Programa de Pós-Graduação de Biologia Tropical e Recursos Naturais – INPA/UFAM, Manaus, Amazonas.
- Storti EF, Braga PIS, Storti-Filho A (2011) Biologia reprodutiva de *Cattleya eldorado* uma espécie de Orchidaceae das campinas amazônicas. **Acta Amazonica** 41(3): 361-368.
- Toscano-de-Brito ALV, Cribb P (2005) **Orquídeas da Chapada Diamantina**. Rio de Janeiro, Nova Fronteira.
- Tremblay RL (1992) Trends in pollination ecology of the Orchidaceae: evolution and systematic. **Canadian Journal of Botany** 70: 642-650.
- Van der Pijl L, Dodson CH (1966) **Orchid flowers: their pollination an evolution**. Coral Gables, University of Miami Press.
- Verola CF (2002) **Biologia floral e sistemas de reprodução em espécies de *Bulbophyllum* (Orchidaceae) ocorrentes em mata de galeria, campo rupestre e floresta estacional**. Tese de doutorado, Instituto de biologia da Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo, SP.