

# Interações inseto-planta em *Solanum hexandrum* Vell. (Solanaceae): polinização e herbivoria na Reserva Biológica de Duas Bocas, Cariacica, Espírito Santo

Insect-plant interactions in *Solanum hexandrum* Vell. (Solanaceae): pollination and herbivory in the Biological Reserve of Duas Bocas, Cariacica, Espírito Santo

Cesar A Krohling<sup>1,2</sup>, Frederico J Eutrópio<sup>1,3</sup> e Ary G Silva<sup>1,4</sup>

<sup>1</sup> Programa de Mestrado em Ecologia de Ecossistemas. Centro Universitário Vila Velha - UVV. Rua Comissário José Dantas de Melo, 21, Boa Vista, Vila Velha, Espírito Santo, Brasil. CEP 29101-770; <sup>2</sup> cesar.kro@hotmail.com; <sup>3</sup> eutropiofj@gmail.com; <sup>4</sup> Professor Titular IV, bolsista de Produtividade em Pesquisa FUNADESP, arygomes@uvv.br.

**Resumo** As interações de animais e plantas no ambiente são freqüentes. Em algumas há um elevado grau de reciprocidade, como é o caso da polinização, em outras pode chegar a haver danos para algum dos componentes, como é o caso da herbivoria. O objetivo deste trabalho foi utilizar *Solanum hexandrum* Vell. (Solanaceae), como modelo para investigar a polinização, como interação recíproca, e a herbivoria, como uma relação unidirecional, verificando se folhas jovens são mais consumidas que folhas adultas. Os trabalhos de campo e de laboratório foram realizados na Reserva Biológica de Duas Bocas, sendo aplicadas 18 horas de observação para a polinização, e, para a herbivoria, foram coletadas 40 folhas, igualmente divididas em folhas jovens e adultas. A espécie apresenta o pólen como único recurso disponível aos visitantes florais, e a polinização é do tipo vibrátil, feita exclusivamente pela abelha *Eufriesea violacea* (Blanchard) (Apidae: Apinae: Euglossini). As áreas foliares totais de folhas juvenis e adultas não diferiram significativamente ( $p=0,154$ ), assim como a área preservada ( $p=0,360$ ), apesar da área foliar, a área preservada e a área consumida apresentarem os maiores valores nas folhas adultas. A herbivoria foi significativamente maior nas folhas adultas ( $p=0,000$ ) entretanto, a área consumida e a área foliar total apresentaram uma baixa correlação onde a herbivoria não foi limitada pelo tamanho da folha ( $r_{\text{Spearman}} = 0,407$ ).

**Palavras-chaves:** polinização vibrátil, abelhas de língua longa, Mata Atlântica, Brasil.

**Abstract** Animal-plant interactions are frequent in several environment. In some cases there is a high degree of reciprocity, such as in pollination, but in others some damages to any plant components may occur, such as herbivory. The aim of this study was to use *Solanum hexandrum* Vell. (Solanaceae) as a model

to investigate its pollination, and reciprocal interaction, and leaf damages by herbivory, as a one-way relationship, checking if young leaves were consumed more than mature leaves. The fieldwork and laboratory were conducted in Biological Reserve of Duas Bocas, and 18 hours were used for pollination field registries. Concerning herbivory, 40 leaves were sampled, equally divided young and adult leaves. The species has pollen as the only resource available to flower visitors, and was exclusively buzz-pollinated by the bee *Eufriesea violacea* (Blanchard) (Apidae: Apinae: Euglossini). The total leaf area of young and adult leaves did not differ significantly ( $p = 0.154$ ), as well as the preserved area ( $p = 0.360$ ), although leaf area, the preserved area and the area consumed showed higher values in mature leaves. Herbivory was significantly higher in mature leaves ( $p = 0.000$ ) however, the area consumed and the total leaf area showed a low correlation where herbivory was not limited by leaf size ( $r_{\text{Spearman}} = 0.407$ ).

**Keywords:** buzz-pollination, long-tongue bees, Atlantic Forest. Brazil.

## Introdução

Quando a herbivoria e a polinização são analisadas em relação à essência da motivação, do consumidor, a busca de algum tipo de recurso se apresenta como um ponto comum entre elas (Silva e Lutz 2004). Tanto assim que sendo que Pellmyr e Thien (1986) sugeriram que fragrâncias florais teriam evoluído a partir de compostos voláteis também presentes no eixo vegetativo, que funcionavam como inibidores de herbivoria.

Insetos herbívoros têm sido usados para controle de ervas invasoras. É normal os herbívoros consumirem até 10% da vegetação de florestas, porém infestações ocasionais de lagartas-de-tenda,

mariposas-ciganas e outros insetos podem desfolhar completamente ou até erradicar florestas inteiras (Ricklefs 2003).

Tanto pela evolução ou pela seleção natural, as plantas desenvolveram mecanismos de defesa contra herbívoros, patógenos e fatores ambientais de estresse, como também maneiras que sinalizam para atrair dispersores e polinizadores (Wink 2003).

Grande é a diversidade de ameaças dos herbívoros contra as plantas, sendo que os insetos compõem a maior fração de biomassa e diversidade de vida na terra. Herbívoros podem parasitar o sistema vascular de plantas ou consumir partes do corpo do vegetal tanto vegetativas como reprodutivas (Strong *et al.* 1984).

As plantas utilizam três modos de defesa contra os herbívoros. Pelo desenvolvimento de dureza ou presença de espinhos ou tricomas; pela atração de inimigos naturais de seus herbívoros ou ainda pela impregnação nos seus tecidos de substâncias químicas que reduzem a digestibilidade ou que possam ser tóxicas, como os alcalóides, terpenos e flavanóides (Crawley 1983).

Importantes são os estudos para entendimento da interação das plantas e seus consumidores, sejam eles herbívoros ou polinizadores. Entre as Solanáceas, os alcalóides têm sido bem relatado quanto ao seu o metabolismo e modo de ação dessas substâncias em insetos, representando um dos inseticidas que ocorrem naturalmente (Miller e Feeny 1983).

Neste contexto, o objetivo deste trabalho foi utilizar *Solanum hexandrum* Vell. (Solanaceae), como modelo para investigar a polinização, como interação recíproca, e a herbivoria, como uma relação unidirecional, verificando se folhas jovens são mais consumidas que folhas adultas na Reserva Biológica - REBIO - de Duas Bocas.

## Métodos

### Área de estudo

A REBIO de Duas Bocas está localizada no Município de Cariacica – ES (Figura 1). Foi criada pelas Leis Nº. 2.095 de 16/01/95 e 4.503 de 03/01/91 têm uma área total de 2.190 hectares, a temperatura varia entre 9,7 a 32,5 °C, umidade relativa do ar superior a 70% e precipitação média anual de aproximadamente 1.500mm. O relevo é altiplano ondulado, a altitude varia entre 200 a 700 metros e abastece com água da CESAN 15% da população do Município de Cariacica, através da represa de 51,0 hectares. (PLANAVE 1996). A localização da área de estudo está no final da trilha próximo aproximadamente 50 metros da represa velha.

Os solos da REBIO são classificados como latossolo vermelho-amarelo distróficos do tipo Lvd1 e Lvd2, textura argilosa na forma de relevo ondulado a forte ondulado, acentuadamente drenados e de erosão moderada. (EMBRAPA 1978). A vegetação predominante é de Mata Atlântica Ombrófila Densa, com porções de mata primária e de áreas de mata secundária com 50 anos de regeneração, onde havia culturas de cafeeiro, *Coffea arabica* (Rubiaceae) e, principalmente, jaqueiras,

*Artocarpus heterophylla* Lam. (Moraceae) (Prado e Pombal 2005).

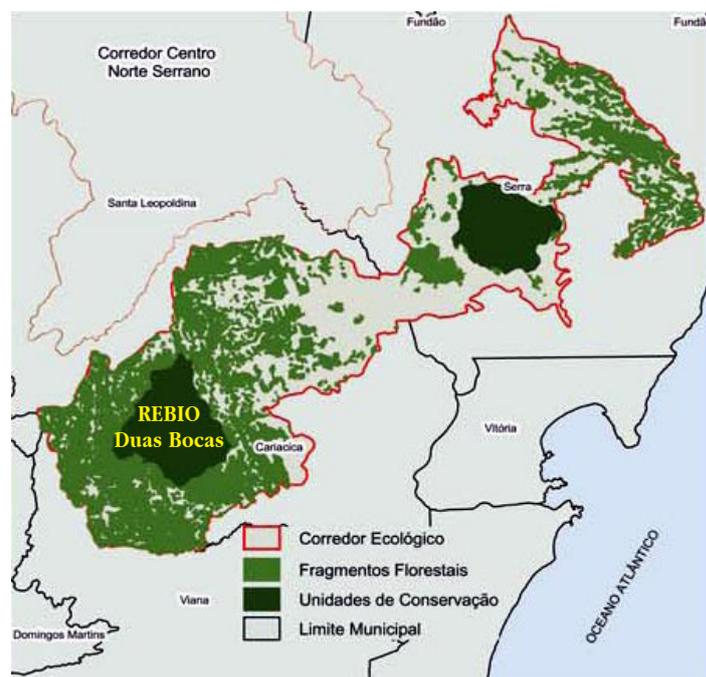


Figura 1 Reserva Biológica - REBIO - de Duas Bocas, Cariacica, ES. Fonte: IEMA, 2006.

### Biologia floral e ecologia da polinização

As observações relativas à biologia floral e à ecologia da polinização foram realizadas em quatro turnos de duração, dois deles no período de 7h00min às 11h00min, e outros dois das 13h00min às 17h00min.

As flores foram coletadas para estudo morfológico, em vista desarmada e em lupa estereoscópica, objetivando elucidar características da morfologia floral, no que diz respeito à estruturação da flor e seus impactos sobre a acessibilidade de recursos.

A eliminação de odor floral, a deiscência da antera e a atividade estigmática foram acompanhadas em correlação a uma curva de temperaturas e umidade relativa do ar, tomadas em intervalos horários no primeiro turno de observações. A avaliação experimental de concentração do odor consistiu em coletar 10 flores íntegras, as quais foram acondicionadas em frascos hermeticamente fechados e incubadas a 4 °C por 24h. Outras 10 flores tiveram os seus verticilos isolados em frascos também hermeticamente fechados e incubados da mesma forma. Feito isto, os frascos foram abertos e submetidos ao teste de olfação.

Para visualização de osmóforos, uma flor em antese foi imersa em uma solução aquosa de vermelho neutro 1:1.000 (Vogel 1963). Durante os primeiros 30 minutos, foram feitas observações em intervalos de 10 minutos. Outras avaliações foram realizadas ao fim da primeira e da segunda hora de imersão. Depois disto, a flor foi examinada ao microscópio estereoscópico e seções transversais das estruturas coradas foram estudadas ao microscópio óptico.

Desde o estágio de pré-antese, a maturação da antera foi acompanhada, para determinar o período da deiscência, sob ponto de vista morfológico. Ao mesmo tempo, foi observado o estigma até que ele atingisse o estágio de receptividade. O estigma foi considerado receptivo, a partir do instante em que a secreção por ele eliminada

era capaz de adsorver-se numa superfície córnea ou em uma lamínula de vidro desengordurada, mediante um suave contato.

Seções transversais da antera e longitudinais do estigma foram submetidas à coloração pelo negro de sudan B, sendo contrastadas pela safranina aquosa 0,5% (Burdon 1946). Algumas seções foram coradas após imersão em éter etílico e outras em ácido acético glacial, para caracterização de lipídios e distinção destes em relação às resinas (Konarev 1972). As demais seções foram coradas sem qualquer tratamento prévio.

Na investigação da ocorrência de nectários, além de uma avaliação morfológica, foram utilizados o reativo de Fehling em reação a frio e a quente, para monossacarídeos redutores e para açúcares hidrolisáveis, respectivamente; e a 2,4-dinitrofenil-hidrazina clorídrica, para revelar a presença de aldoses (Sass 1951).

Os insetos, quando presentes tiveram registrado o tempo que consomem visitando cada flor. Iniciada a visita, foi registrada sua atividade na busca pelo recurso e suas reações frente aos sinalizadores florais. Nesta etapa, empregou-se, sempre que possível, o documentário fotográfico. Exemplares dos visitantes foram coletados para realizar a procura de pólen em sua superfície corporal e, posteriormente, foram encaminhados para identificação.

#### Herbivoria

Para avaliação do índice de herbivoria foram utilizadas dez plantas e de cada planta coletou-se duas folhas adultas e duas folhas juvenis. As folhas e seu indumento foram observados a olho desarmado e com o auxílio de microscópio estereoscópico. Foram consideradas folhas jovens as que ocorressem até o terceiro nó, a partir da extremidade de um ramo, e folhas adultas as que ocorressem após o terceiro nó.

As folhas foram fotografadas com escala e as fotos foram direcionadas para avaliação morfométrica, que foi feita com o programa ImageTool, após a calibração com a escala métrica em centímetros. A partir da análise das imagens, foram determinadas a área total e a área consumida em  $\text{cm}^2$ , tanto para as folhas jovens quanto para as adultas.

Para verificar diferenças significativas entre a herbivoria de folhas jovens e adultas, realizou-se o teste de Mann-Whitney

( $p < 0,05$ ). A correlação de Spearman foi realizada para verificar uma possível relação entre área consumida e área foliar total.

## Resultados

### Biologia floral e ecologia da polinização

*Solanum bexandrum* é um sub-arbusto ou arbusto monóico, com até 4m de altura. As flores podem chegar ao número de 10, ocorrendo numa cimeira escorpióide. O pedicelo é articulado e tem cerca de 2 cm de comprimento. O cálice é campanulado, com lacínios de cor atropúrpurea, ovado-agudos, hispídeos, apresentando acúleos aciculares. A corola rotácea possui de 6-8 cm de diâmetro, é violácea, rotácea-lobada, de lacínios oblongos e glabros em ambas as faces. O androceu é pentâmero e as anteras são inequiláteras, e suas tecas apresentam cerca de 1 cm de comprimento, com paredes rígidas e poros apicais pequenos, apresentados filetes bem mais curtos que as tecas. O estigma pode estar em nível discretamente inferior, igual ou levemente superior ao do ápice das anteras (Figura 2). O ovário é súpero mas não fica evidente, pois se encontra imerso no pequeno tubo da corola rotácea e na parte central do conjunto formado pelas anteras. Não há nenhum outro tipo de recurso floral além do pólen que está nas anteras e não foram percebidos aromas após o teste de concentração de odor.

Quando em pré-antese, os botões apresentam o cálice envolvendo totalmente a corola que se abre por desdobramento e distensão dos lacínios. A antese ocorre entre 6h00min e 7h00min, quando podem ser encontradas flores abertas que já apresentam as anteras deiscências, num androceu de coloração amarela intensa e fortemente contrastante com a corola violácea. Porém, a deiscência poricida não permite a saída de pólen, nem por gravidade, quando as flores estão em posição pendular em relação ao eixo da inflorescência. O estigma se torna receptivo entre 30 e 60 minutos após a antese. Por volta das 16h00min, as pétalas e sépalas começam a se fechar, quando o cálice volta a envolver apenas parcialmente a corola que, ao contrário da pré-antese, deixa a vista pelo menos um terço do tamanho dos lacínios. Depois de fechada, a corola não torna mais



**Figura 2** Morfologia floral de *Solanum bexandrum* Vell. a: botões florais em inflorescência cimosa escorpióide, na axila de uma folha, evidenciando os acúleos aciculares (seta) no dorso das sépalas; b: Flor aberta, em posição pendular ao eixo da inflorescência, evidenciando as relações morfométricas entre o androceu (seta) e a corola rotácea; c: Flor aberta em posição ortogonal ao eixo da inflorescência, evidenciando a desicência poricida no ápice das anteras.

a abrir. As flores foram visitadas no período da manhã, sendo polinizadas por fêmeas da abelha *Eufriesea violacea* (Blanchard) (Apidae:Apinae:Euglossini). Na escala da copa do arbusto, as abelhas apresentaram um vôo do tipo dardejante, mas ao se aproximarem das flores, adejaram por frações de segundos em frente ao androceu. Quando pousavam, envolviam as anteras com suas pernas, tocando os poros apicais e o estigma com seu esterno e abdômen. Vibravam os músculos de vôo, promovendo a liberação dos grãos de pólen

através de sua suspensão na forma de nuvem.

As abelhas podem mudar radialmente sua posição no androceu, sendo comum vibrem em pelo menos três posições diferentes (Figura 3). Após cada ciclo vibrátil, as fêmeas levantavam vôo, mantendo-se próximas à flor, quando transferiam os grãos de pólen que se depositaram na região ventral para as corbículas, com movimentos de raspagem com os pares de pernas anteriores e medianos.



**Figura 3** *Eufriesea violacea* (Blanchard) em visita e polinização das flores de *Solanum bexandrum* Vell. **a**: abelha fêmea (seta) em aproximação da flor adejando próxima ao androceu; **b**: após o pouso, a fêmea (seta) envolve as anteras entre as pernas, podendo ser observada uma massa de pólen nas corbícula da terceira perna (dupla seta). Fêmea (seta) em coleta de pólen, cobrindo o ápice das anteras e o estigma predominantemente **c**: com o abdômen; **d**: com o tórax, na região do esterno, evidenciando uma das corbículas (dupla seta) repleta de grãos de pólen. Fêmea (seta) em sequência de ciclos de polinização vibrátil, movimentando-se radialmente em relação aos eixos de simetria do androceu, envolvendo o ápice das anteras e o estigma principalmente com **e**: a face ventral do abdômen; **f**: a região de transição entre o abdômen e o esterno; **g**: a região do esterno. Enquanto se movimenta e se posiciona na flor, a abelha (seta) pode **h**: deixar em descoberto os ápice das anteras e o estigma (dupla seta).

### Herbivoria

Os ramos de *S. bexandrum* são aplanados na região terminal, hispídeos, com tricomas estrelados pedicelados, com acúleos espessos, esparsos em relação à área total da folha, cuja forma pode variar desde a aciculada até a uncinada de base aplanada (Figura 4).

A área total entre as folhas juvenis e adultas não diferiram significativamente ( $p=0,154$ ), assim como a área preservada ( $p=0,360$ ), apesar da área foliar, a área preservada e a área consumida apresentarem os maiores valores nas folhas adultas (Tabela 1).

**Tabela 1** Valores médios  $\pm$  desvio padrão das áreas foliar, preservada e consumida ( $\text{cm}^2$ ) das folhas jovens e adultas de *Solanum bexandrum* Vell.

Folhas	Área total	Área preservada	Área consumida
Juvenis	529,84 $\pm$ 229,54	524,93 $\pm$ 227,72	4,91 $\pm$ 5,19
Adultas	646,82 $\pm$ 276,90	597,27 $\pm$ 265,66	49,55 $\pm$ 31,96

A herbivoria foi significativamente maior nas folhas adultas ( $p=0,000$ ) entretanto, a área predada e a área foliar



**Figura 4** *Solanum bexandrum* Vell. **a**: indivíduos com porte arbustivo, estabelecidos sobre rocha, em área sombreada pela floresta; **b**: ramo evidenciando folhas jovens (seta) e adultas (dupla seta), com e sem áreas de consumo foliar; **c**: indumento foliar, evidenciando acúleos aciculares (seta).

apresentaram uma baixa correlação onde a herbivoria não é limitada pelo tamanho da folha ( $Spearman = 0,407$ ).

## Discussão

### Biologia floral e ecologia da polinização

Pelo fato das flores de *S. bexandrum* apresentarem o pólen como única recompensa aos polinizadores, sendo enquadrada no tipo flor-pólen, conforme Vogel (1978). Para este autor há, pelo menos, três padrões básicos de flor-pólen, os quais podem ser preliminarmente denominados Magnoliano, Papaver e Solanum.

A espécie estudada pertence tipicamente ao padrão Solanum, pelo fato de possuir um androceu isostêmonico cujos estames são eretos e vistosos, filetes curtos e com pelo menos um quinto do tamanho das anteras, sem haver apresentação de pólen. Considerando que o pólen não é exposto ao visitante, que o androceu concentra sobre si, a atividade dos polinizadores; que a deiscência das anteras é poricida e que o pólen é liberado em nuvem, por vibração ou agitação dos estames (Vogel 1978).

A flor de *S. bexandrum* apresenta simetria radial e analisando as tendências evolutivas da organização floral, Leppik (1977) apresentou um sistema de classificação, no qual o padrão actinomorfo é o que melhor caracteriza a espécie haplomorfo. Leppik (1977) considera que, a partir de flores pleomorfas, a cantarofilia cederia lugar progressivamente à melitofilia, o que, fundamentalmente, se harmoniza ao proposto por Vogel (1978) para quem as características comuns ao padrão Papaver, são adaptações ainda primitivas, correspondendo a transição entre a cantarofilia e a melitofilia, com o favorecimento desta última. Porém a demanda da atividade vibrátil para liberação de pólen direciona as flores de *S. bexandrum* para a melitofilia, uma vez que este comportamento tem sido descrito tipicamente para abelhas (Buchmann e Hurley 1978, Buchmann 1983).

A antese das flores ocorre nas primeiras horas da manhã quando o sol já ilumina bem o dia. O aumento da insolação traz em consequência um aumento da temperatura do ar. Considerando o assunto, Vogel (1983) afirma que a abertura das flores é dependente de oxigênio. Tanto assim, que a exposição de botões a uma atmosfera constituída exclusivamente por nitrogênio, ou ao tratamento com inibidores da cadeia respiratória, como o cianeto, segundo aquele autor, impedem a antese. Ele assevera ainda, que o ritmo da atividade das enzimas que participam do processo respiratório é diretamente influenciado pela temperatura. Desta forma, a velocidade da antese seria tão maior, quanto mais a elevação de temperatura favorecesse um aumento da cinética de reação das enzimas da cadeia respiratória (Vogel 1983).

O pólen das flores da espécie em estudo é liberado na forma de nuvem, após a atividade vibrátil de *Ef. violacea*. As ponderações de Proctor e Yeo (1975), Faegry e van der Pijl (1976), Leppik (1977), Vogel (1978) e Buchmann (1983) permitem distinguir na polinização vibrátil, a forma mais especializada da

melitofilia, derivada da polinização não vibrátil.

Buchmann e Hurley (1978) propuseram um modelo biofísico para a liberação do pólen do gênero *Solanum*, quando demonstraram que a saída dos grãos, sob a forma de nuvem, decorre da transferência da energia da vibração do polinizador para o pólen. Neste contexto, as anteras funcionam como aceptores primários de energia, uma vez que, em *Solanum*, a gravidade e o componente de força a ela relacionado ( $\epsilon = mgh$ ) precisam ser vencidos. Os primeiros grãos que se chocam com as paredes das anteras adquirem energia cinética e desencadeiam um processo de transferência energética, através da elasticidade dos choques entre os grãos e destes com as paredes das tecas. Em última análise, a elevação da energia cinética dos grãos provoca uma elevação da entropia de um sistema quase fechado, representado pelas tecas.

Não havendo como dissipar tal energia e, existindo um único poro que permita a saída do pólen das tecas, os grãos escapam pelo ápice, atingindo a face ventral do corpo do polinizador. À medida em que diminui o número de grãos no interior das tecas, fica, portanto, diminuído o número de aceptores secundários da vibração das anteras, tendendo a baixar a entropia do sistema, até que não seja mais suficientemente apropriada para a expulsão do pólen. Caso as paredes das tecas não fossem rígidas estariam mais sujeitas à deformação, e muito da energia da vibração seria consumida pelos choques do pólen com as paredes das tecas e, a partir daí, eles seriam das tecas na fora de nuvem (Buchmann e Hurley 1978, Buchmann 1983).

Pelo fato de não haver apresentação espontânea de pólen aos polinizadores, a espécie em questão demonstra a necessidade de vetores para o pólen chegar ao seu estigma, ainda que ele esteja imerso em meio aos estames, podendo inclusive receber uma elevada carga polínica da própria flor ao ser visitada.

Características morfofisiológicas da flor de *S. bexandrum*, tais como: flor-pólen com antese matinal; ausência de néctar; anteras com deiscência poricida sem exposição do pólen; padrão visível formado pelo contraste de cores vistosas e padrão de absorção no ultravioleta; eliminação de odor suave; grãos de pólen com exina pouco esculturada, sem material lipídico promovendo aderência entre eles; demonstram uma estreita relação com a síndrome de polinização vibrátil (Thorp e Estes 1975, Buchmann e Hurley 1978).

Thorp e Este (1975) argumentam que a atividade vibratória dos visitantes é necessária para que ocorra a liberação do pólen, uma vez que a deiscência poricida não permite a exposição dos grãos, exigindo maior gasto energético para sua liberação. Buchmann (1983) considera, ainda, que a coevolução entre a polinização vibrátil e a origem das anteras poricidas, seriam eventos bastante antigos, envolvendo milhões de anos da história natural.

Apesar das tendências coevolutivas previamente assumidas, Buchmann (1985) admite, entretanto, que abelhas que aprenderam a vibrar anteras poricidas, também utilizam a vibração para obter pólen em anteras rimosas, como acontece nas espécies de *Kielmeyera* (Clusiaceae) estudadas por Oliveira e Sazima (1990). O pólen exposto de *Kielmeyera* não necessitaria da vibração para ser coletado, indicando

ser esta forma de polinização, neste caso, muito mais uma característica etológica do visitante do que uma necessidade da flor.

A polinização vibrátil se apresenta com evidências de convergência ecológica em Theaceae e em Kilmeyeroideae (Clusiaceae). Num dos extremos, em Kilmeyeroideae as anteras rimosas dispensariam a polinização vibrátil, mas elas ocorrem como expressão comportamental dos visitantes (Oliveira e Sazima, 1990). Num extremo oposto, as flores com anteras rimosas de *Ternstroemia levigata* e *T. dentata* (Theaceae) dependem da vibração, pelo fato da corola disposta em torno do gineceu, fechar os estames numa câmara, impedindo o acesso ao pólen de outra forma, que não seja pela sua liberação em forma de nuvem, pela vibração do conjunto da corola, androceu e gineceu (Bittrich *et al.* 1993). Entre os dois extremos, há *Bonnetia stricta* (Nees) Nees ex Mart. (Theaceae), cujo androceu é arquiteturalmente similar ao das Kilmeyeroideae e diretamente acessível aos visitantes florais, mas não há apresentação de pólen, pois as anteras se abrem numa fenda apical e outra basal, funcionando como poros que criam uma demanda energética vibrátil para a liberação do pólen (Silva e Barroso 1995).

A localização do estigma de *S. hexandrum*, praticamente no mesmo nível das anteras, favorece um aporte de uma grande massa de grão de pólen das anteras de uma flor em seu próprio estigma, promovendo uma elevada taxa de autopolinização. Isto implica que os frutos apresentam um número igualmente elevado de sementes endogâmicas. Os processos de autogamia, geitonogamia e xenogamia são definidos essencialmente, com base na procedência do pólen que leva à fecundação (Baker *et al.* 1983, Richards 1997). Em condições naturais, o pólen que chega aos estigmas das flores de *S. hexandrum* pode provir tanto da própria flor como de flores diferentes. Entre estas últimas, podem estar flores dos diversos ramos de um mesmo indivíduo, ou de indivíduos diferentes, pertencentes ou não a uma mesma população, sendo determinante, neste ponto, a participação dos insetos vetores do pólen, com suas características comportamentais marcando o contexto da ecologia da polinização.

Além da reprodução sexuada, a espécie também realiza propagação vegetativa, através de ramificações sobre a rocha onde cresce (Stebbins Jr 1941). Entre os indivíduos foram encontradas interligações paralelas à superfície do substrato. Isto faz com que os aparentes espécimes, muitas vezes, não passem de um único indivíduo. A oferta de gametas a uma fecundação verdadeiramente cruzada, pode chegar a inexistir neste tipo de organização populacional (Proctor e Yeo 1975). Numa população assim organizada, o sistema de reprodução pode chegar a ser tão fechado ao intercâmbio genético, como nas espécies exclusiva ou predominantemente apomíticas, caracterizadas pela estruturação de um complexo populacional agâmico (Stebbins Jr 1941).

Embora a espécie em estudo não chegue a formar um sistema agâmico, a elevada frequência de endogamia favorece a homozigose. Desta forma, o resultado final do processo reprodutivo se equivale ao da apomixia, ou seja, a pouca variação genética da população (Stebbins Jr 1941 e 1950),

principalmente, quando se considera a distribuição destes efeitos pelas sucessivas gerações de *S. hexandrum*.

Durante suas visitas, *Ef. violacea* pode retornar várias vezes e de maneira imprevisível à mesma flor, até porque a quantidade de pólen nas anteras é elevada e o tamanho das anteras não permite esgotar o conteúdo polínico num único ciclo vibrátil. Desta forma, visitas insistentes a uma flor, quer seja pela demora das atividades, quer seja pela repetição, criam condições favoráveis a autogamia por limitar a circulação do pólen ao ambiente intrafloral (Heinrich e Raven 1972). Esta fidelidade poderia levar a considerável restrição de sua área de coleta, se não fosse o fato desta ser considerada uma abelha de grande porte, com capacidade de cobrir alguns quilômetros em vôo de forrageio (Bawa 1983).

É importante ter em conta que o comportamento de forrageio intrafloral de *Ef. violacea* resulta numa elevada taxa de produção de sementes por geitonogamia. Ao analisar a geitonogamia em meio a uma formação florestal, Baker *et al.* (1983) consideram que, a não ser em grandes árvores, nas quais mutações somáticas provoquem diversidade entre os ramos, a geitonogamia e a autogamia se equivalem. Se for considerada apenas a atividade intrafloral de *Ef. violacea*, a polinização realizada por ela em *S. hexandrum* tende a favorecer a homozigose, principalmente devido à frequente clonagem vegetativa natural (Levin 1978). É o comportamento característico de vôo em longa distância apresentado pelas abelhas da tribo Euglossini (Michener 2000) que acabam funcionando como pressão seletiva no sentido de dispersar este polinizador em meio a populações desta espécie vegetal (Heinrich e Raven 1972, Heinrich 1975, Handel 1983). Frankie *et al.* (1976) consideram ainda que esta correlação favorece a polinização cruzada, pois os polinizadores promovem a ligação entre indivíduos diversos e afastados uns dos outros.

#### Herbivoria

Plantas jovens e adultas apresentam inúmeras diferenças principalmente, metabólica e fisiologicamente (Greenwood *et al.* 1989), podendo resultar em ataques diferenciais de herbívoros (Price *et al.* 1987, Fernandes 1990). Folhas jovens apresentam uma quantidade maior de nutrientes acumulados e menos celulose sendo mais atrativas para os herbívoros (Ricklefs 2003). O maior acúmulo de nutrientes é devido a uma taxa fotossintetizante e metabólica muito maior do que nas folhas mais velhas, e conseqüentemente resulta numa maior produção de compostos secundários de defesa (Kogan 1986), o que explicaria uma maior área consumida nas folhas adultas.

Os vegetais se defendem dos herbívoros por vários caminhos, seja por estruturas convencionais como espinhos ou pêlos urticantes ou ainda por sofisticadas defesas químicas, por ex., os taninos. Todos estes métodos consomem energia e os produtos fotossintéticos são desviados do crescimento ou reprodução em prol da defesa. O custo com a defesa é um problema para as plantas. Se elas investem pouco, o agressor leva vantagem; se investem muito, os recursos vitais são desperdiçados. Compostos fenólicos em vegetais, principalmente taninos, têm reconhecidamente a função de inibir herbívoros, pois em altas concentrações, frutos,

folhas, sementes ou demais tecidos jovens se tornam impalatáveis aos fitófagos e, ainda, combinado a algumas proteínas, estes tecidos resistem fortemente à putrefação (Monteiro *et al.* 2005).

Esperava-se encontrar uma forte correlação entre a área foliar e a área consumida entretanto a herbivoria não é influenciada pela área foliar, mas sim pela ocorrência de compostos secundários, presença de pelos ou tricomas, folhas esclerificadas e queratinizadas, matéria orgânica entre uma série de outros fatores (Onuf e Teal 1977, Mattson 1980, Brenes-Arguedas *et al.* 2006).

---

## Agradecimentos

Esta pesquisa foi realizada durante a disciplina Metodologia de Campo em Ecologia do Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ecossistemas do Centro Universitário Vila Velha (UVV) e os autores gostariam de agradecer: ao Instituto Estadual do Meio Ambiente e dos Recursos Hídricos do Espírito Santo - IEMA-ES, pela autorização para realização da pesquisa; à Gestão da REBIO de Duas Bocas pela viabilização da infra-estrutura necessária ao trabalho; à FUNADESP pela Bolsa de Produtividade em Pesquisa de Ary G Silva.

---

## Referências

- Baker HG, Bawa KS, Frankie GW, Opler P A (1983) Reproductive biology of plants in tropical forests. In: Golley FB, Lieth H (ed). **Ecosystems of the world: tropical rain forest ecosystems; structure and function.** New York:, Elsevier Scientific Publishing, v. 14A, pp. 183-215.
- Bawa KS (1983) Patterns of flowering in tropical plants. In: Jones CE, Little RJ (ed). **Handbook of experimental pollination biology.** New York: Scientific Academic Editions. pp. 394-410.
- Bittrich V, Amaral MCE, Melo GAR (1993) Pollination biology of *Ternstroemia levigata* and *T. dentata* (Theaceae). **Plant Systematics and Evolution** 185: 99-122.
- Brenes-Arguedas TM (2006) Contrasting mechanisms of secondary metabolite accumulation during leaf development in two tropical tree species with different leaf expansion strategies. **Oecologia** 149: 91-100.
- Buchmann SL, Hurley JP (1978) A biophysical model for pollination in angiosperms. **Journal of Theoretical Biology** 72: 639-657.
- Buchmann SL (1983) Buzz pollination in angiosperms. In: Jones CE, Little RJ (ed). **Handbook of experimental pollination biology.** New York: Scientific Academic Editions. pp. 73-113.
- Buchmann SL (1985) Bees using vibration to aid pollen from non-poricidal flowers. **Journal of the Kansas Entomological Society** 58: 517-525.
- Burdon KL (1946) Fatty material in bacteria and fungi revealed by staining, dried, fixed slide preparation. **Journal of Bacteriology** 52: 665-678.
- Carwley MJ (1983) **Herbivory: the dynamics of animal-plant interactions.** Berkeley: University of California Press.
- EMBRAPA (1978) **Levantamento e reconhecimento dos solos do estado do Espírito Santo.** Rio de Janeiro: Serviço Nacional de Levantamento e Conservação de Solos, Boletim Técnico, 45: 461p
- Faegri K, van der Pijl L. . 1976. **The principles of pollination ecology.** 2 ed. Oxford: Pergamon Press.
- Fernandes GW (1990) Hypersensitivity: a neglected plant resistance mechanism against insect herbivores. **Environmental Entomology** 19: 1173-1182.
- Frankie GW, Opler PA, Bawa KS (1976) Foraging behavior of solitary bees: implications for outcrossing of a neotropical forest tree species. **Journal of Ecology** 64: 1049-1058.
- Frankie GW, Haber WA, Opler PA, Bawa KS (1983) Characteristics and organization of the large bee pollination system in the Costa Rican dry forest. In: Jones CE, Little RJ (ed). **Handbook of experimental pollination biology.** New York: Scientific Academic Editions. pp. 411-447.
- Greenwood MS, Hopper CA, Hutchinson KW (1989) Effect of age on shoot growth, foliar characteristics, and DNA methylation. **Plant Physiology** 90: 406-412.
- Handel SN (1983) Pollination ecology, plant population structure and gene flow. In: Real L (ed). **Pollination biology.** London: Academic Press. pp. 163-211.
- Heinrich B, Raven PH (1972) Energetics of pollination ecology. **Science** 176: 597-602.
- Heinrich B (1975) Energetics of pollination. **Annual Review of Ecology and Systematics** 6: 139-170.
- IBGE (2006). Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística – **Cidades** – Informações Estatísticas. Disponível em: <<http://www.ibge.gov.br/>>. Acesso em 09 de junho de 2008.
- IEMA (2006) **Projeto corredores ecológicos: síntese do processo de definição e planejamento dos corredores prioritários no Espírito Santo.** Cariacica: Secretaria Estadual do Meio Ambiente e Recursos Hídricos.
- Kimsey LS (1982) Systematics of bees of the genus *Eufriesea* (Hymenoptera, Apidae). In: **University of California publications on Entomology.** Berkeley: University of California, v. 95.
- Kogan M (1986) Natural chemicals in plant resistance to insects. **Iowa State Journal of Research** 60: 5001-527.
- Konarev VG (1972) **Cytochemistry and histochemistry of plants.** Jerusalem: Wiener Bindery.
- Leppik EE (1977) **Floral evolution in relation to pollination ecology.** Hissar: Today & Tomorrows.
- Levin DA (1978) Pollinator behavior and breeding structure of plant populations. In: Richards AJ (ed) **The pollination of flowers by insects.** London: Academic Press. pp. 133-150.
- Mattson JMJ (1980) Herbivory in relation to plant nitrogen content. **Annual Review of Ecology and Systematics** 11: 119-161.
- Michener CL (2000) **The bees of the world.** 2 ed. Baltimore: John Hopkins University Press.
- Miller JS, Feeny P (1983) Effects of benzyloquinoline alkaloids on the larvae of polyphagous Lepidoptera. **Oecologia** 58: 332-339.
- Monteiro JM, Albuquerque UP, Araujo EL, Amorim ELC (2005) Taninos: uma abordagem da química à ecologia. **Química Nova** 28: 892-896.
- Oliveira PEAM, Sazima M (1990) Pollination biology o two species of *Kielmeyera* (Guttiferae) from brazilian cerrado vegetation. **Plant Systematics and Evolution** 172: 35-49
- Onuf CP, Teal JM (1977) Interactions of nutrients, plant growth and herbivory in a mangrove ecosystem. **Ecology** 58:513-526.
- Pellmyr O, Thien L.B (1986) Insect reproduction and floral fragrances: keys to the evolution of the angiosperms? **Taxon** 35: 76-85.
- PLANAVE SA 1996. **Plano de manejo da Reserva Biológica de Duas Bocas.** Relatório

- parcial, 2 v. Vitória: Secretaria Estadual do Meio Ambiente e Recursos Hídricos.
- Price PW, Roininen H, Tahvanainen J (1987) Plant age and attack by the bud galler, *Euura mucronata*. *Oecologia*, 73: 334-337.
- Proctor M, Yeo P (1975) **The pollination of flowers**. London: William Collins.
- Richards, A.J. (1997). **Plant breeding systems**. London: George Allen & Unwin.
- Ricklefs RE (2003) **A economia da natureza**. 5 ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan.
- Sass JE (1951) **Botanical microtechnique**. 2 ed. Iowa: Iowa State College Press.
- Silva AG, Barroso GM (1995) A biologia da reprodução de *Bonnetia stricta* (Theaceae). *Arquivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro* 33: 109 - 131.
- Silva AG, Lutz IV (2004) Sinalização ou atração floral ? Uma abordagem química para a polinização. *Natureza on line* 2: 10-14.
- Simpson BB, Neff JL (1983) Evolution and diversity of floral rewards. In Richards AJ (ed). **The pollination of flowers by insects**. London: Academic Press. pp. 142-159.
- Stebbins Jr GL (1941) Apomixis in the angiosperms. **The Botanical Review** 7: 507-42.
- Stebbins Jr GL (1950) **Variation and evolution in plants**. New York: Columbia University Press.
- Strong DR, Lawton JH, Southwood R (1984) **Insects on plants: community patterns and mechanisms**. Cambridge:Harvard University Press.
- Thorp RW, Estes JR (1975) Intrafloral behavior of bees on flowers of *Cassia fasciculata*. *Journal of the Kansas Entomological Society* 48: 175-184.
- Vogel S (1963). Duftdrüsen im Dienste der Bestäubung: uber Bau und Funktion der Osmophoren. **Abhandlungen der Akademie der Wissenschaften und der Literature – Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse** 10: 601-763.
- Vogel S (1978) Evolutionary shifts from reward to deception in pollen flowers. In: Richards AJ (ed). **The pollination of flowers by insects**. London: Academic Press. pp. 89-96.
- Vogel S (1983) Ecophysiology of zoophilic pollination. In: Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, Ziegler H (ed). **Physiological plant ecology III**. Berlin: Springer-Verlag. pp. 559-624 .
- Wink M (2003) Evolution of secondary metabolites from na ecological and molecular phylogenetic perspective. **Phytochemistry** 64: 3-19.