

Ary G Silva¹ & Leonardo V Lutz²

Sinalização ou atração floral? Uma abordagem química para a polinização

Floral signaling or attraction? A chemical approach on pollination

Resumo A interação dos organismos e seu ambiente se dá através de três processos básicos: os físicos, os informativos e os tróficos e, nos sistemas de polinização ocorre no mínimo o processo informativo. Através dele, a flor pode ser localizada por seus visitantes, também pode ser associada a algum tipo de recurso explorável, muitas vezes identificado como atrativo. Como atração implica na existência de sinais que comuniquem o emissor e o receptor, ainda que estes sinais estejam presentes no recurso, ele por si participa desta relação ao nível trófico. O processo informativo fica evidenciado como sendo mediado pelos diversos sinais emitidos pela flor, independentemente da existência de algum tipo de recurso. Neste sentido, respostas mais conclusivas demandam um delineamento experimental em estudos de ecologia de polinização, com controle rigoroso sobre as variáveis em teste, onde a Análise de Correspondência Canônica (CCA) permite ir além das avaliações exploratórias. Estudos desta natureza devem incluir um número bem amplo de espécies, com a devida representatividade da diversificação nas comunidades estudadas. Esta idéia também pode ser aplicada às buscas de relações filéticas entre os grupos taxonômicos de plantas e de polinizadores, buscando padrões que não são aleatórios, em meio a tantos outros estocásticos.

Palavras-chave Ecologia química, síndromes de polinização, correspondência canônica, interações animal-planta, angiospermas.

Abstract Interactions of organisms and their environment are basically made by means of physical, informative, and trophic processes. In pollination systems, at least the informative process happens, and it may either allow the flower finding or its association with some kind of

exploitable resource. Since the attraction implies in the existence of signals that communicate an emissary with a receptor, even when some of those signals are present in the resource, it essentially takes part in pollination at the trophic level. The informative process is so understood as mediated by the different kind of signals emitted by the flowers, independent of the existence or even the association with some kind of floral resource. In this sense, more conclusive answers in pollination ecology studies demand and experimental design that allows a straight variable control, and Canonic Correspondence Analysis (CCA) plays an important role in getting advances over the exploratory approaches. These kinds of researches must include a wide species number that satisfactory represents the local community diversity, and may also be used in the search for phylletic relationships among the plant and pollinator taxonomic groups, as evidences of non-random patterns among lots of stochastic ones.

Keywords Chemical ecology, pollination syndromes, canonic correspondence, animal-plant interactions, angiosperms.

Introdução

A interação dos organismos e seu ambiente se dá através de três processos básicos: os físicos, envolvendo as diversas forças abióticas que operam na natureza; os informativos, nos quais algum tipo de sinal é transmitido, e os tróficos, que envolvem algum recurso ou energia capaz de produzir um dado efeito específico no metabolismo do receptor (Dusenbery, 1992).

Nos sistemas de polinização ocorre no mínimo o processo informativo. Através dele, a flor pode ser localizada por seus visitantes ou ainda, em muitos dos casos, ser associada a algum tipo de recurso explorável. Este representa o contexto no qual o termo *atração* tem sido aplicado (Dafni, 1992).

Sob um outro ponto de vista, os recursos florais têm sido considerados como atrativos primários para os visitantes das flores (Vogel, 1983). Alguns exemplos em que também é

¹Escola Superior São Francisco de Assis (ESFA), Rua Bernardino Monteiro 700, Santa Teresa, ES, 29650-000. E-mail:

arygomes@esfa.com.br

²Escola Superior São Francisco de Assis (ESFA), Rua Bernardino Monteiro 700, Santa Teresa, ES, 29650-000. E-mail:

leolutz@esfa.edu.br

atribuída a função de sinalização ao recurso, podem ser encontrados nas flores em que o pólen é bem visível e de coloração amarela, assim como os casos em que o néctar é capaz de refletir luz ultravioleta (Dafni, 1992).

Entretanto, casos como os de polinização por pseudocópula demonstram que há independência entre sinais e recursos florais, pois existe um sinal que leva o visitante à flor, mas não há um recurso floral explorável (Nilsson, 1992). Como atração implica na existência de sinais que comuniquem o emissor e o receptor, caracterizando um processo informativo numa interação de seres vivos (Dusenbery, 1992), ainda que estes sinais estejam presentes no recurso, o recurso floral em si participa da polinização ao nível trófico (Waser, 1983).

Diante disto e considerando o fato de que essas interações não são finalistas quanto à consumação da polinização, Waser (1983) preferiu tratar o processo informativo como sendo mediado pelos diversos sinais emitidos pela flor, independentemente da existência de algum tipo de recurso. Esta foi a aceção de atração adotada neste trabalho.

Demandas de plantas e animais ligadas às interações sediadas na flor

Para as plantas, a atividade dos visitantes florais afeta diretamente o fluxo de pólen (Harder & Barret, 1996). Entre os animais visitantes pode ocorrer um ajustamento de seus ciclos reprodutivos à disponibilidade do recurso floral explorado (Hunter *et al.*, 1992; Barthlott *et al.*, 1993). Em ambos os casos, são marcantes as conseqüências para a biologia dos organismos envolvidos, que podem apresentar variados graus de dependência e especialização recíprocas numa interação, ligados a sua sobrevivência e reprodução (Abrahamson, 1989).

Os sinais florais assumem um papel fundamental para a ecologia e a evolução de plantas e animais, pois participam da localização da flor na polinização (Harborne, 1993). A natureza dos sinais florais ligados à polinização é bastante diversificada. Entre eles, a forma da flor pode ser percebida visual ou ecograficamente (Dusenbery, 1992). Há também a emissão de sinais químicos detectáveis pelos sistemas de olfação e gustação (Harborne, 1993), provocando respostas semelhantes às descritas para a herbivoria (Spencer, 1988). Similares por serem interações tróficas, a polinização e a herbivoria diferem entre si pelas conseqüências ecológicas. Enquanto a herbivoria se caracteriza pelo antagonismo entre as partes, a polinização é principalmente mutualista (Weis & Campbell, 1992).

Um paralelo entre a polinização e a herbivoria

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, sendo que Pellmyr & Thien (1986) sugeriram que fragrâncias florais teriam evoluído a partir de inibidores de herbivoria. Apesar da repercussão ecológica e evolutiva da polinização não ser menos importante que a da herbivoria, os estudos sobre a química e bioquímica da polinização avançaram muito menos que os ligados à herbivoria (Spencer, 1988; Harborne, 1993).

Estudos sobre a mediação química dessas interações tornam-se ainda mais relevantes quando são considerados os progressos na investigação de voláteis florais (Williams & Whitten, 1983; Knudsen *et al.*, 1993). Muitos deles têm sido também isolados em secreções de abelhas (Vinson *et al.* 1978; Duffield *et al.*, 1984, Williams *et al.* 1987), apresentando desde sua estrutura química preservada, até modificações decorrentes do metabolismo dos insetos. Roubik (1989) propôs que o estímulo primário que guia as abelhas até a flor é a detecção de aromas semelhantes aos seus próprios. O aprendizado representa, portanto, um componente adicional na localização da flor e sua associação com algum tipo de recurso floral (Lewis, 1993).

Apesar das abelhas representarem um grupo importante de insetos antófilos, a diversidade de visitantes florais olfativamente orientados é ainda maior. Mesmo entre os insetos, a semelhança na composição de voláteis não parece ser o único fator a orientar as visitas a flores. Além disto, sinais químicos têm sido relatados como capazes de estimular respostas etológicas nos insetos, ligadas a suas necessidades vitais como alimentação e acasalamento (Bergström, 1991), e de influenciar suas possibilidades de sobrevivência (Edgar, 1982; Brown, 1984; Boppré, 1990).

Variações sazonais e diárias na oferta de recursos florais

Sabe-se ainda que recursos florais estão sujeitos a variação em sua oferta diária, além da sazonal (Fleming, 1992). Se a associação entre o sinal químico e a disponibilidade do recurso for verdadeira, seria oportuno investigar como estes sinais e o recurso poderiam afetar os padrões diários de visitação a flores.

Neste ponto, a produção de néctar também pode contribuir para dimensionar o grau de seletividade que existe neste tipo de interação, principalmente para as espécies vegetais que são exploradas por uma gama mais diversa de animais. Além disso, pode-se ainda reunir

subsídios para avaliar a importância de um dado recurso floral, ao nível da comunidade, para a fixação local dos animais que utilizam este recurso.

Partindo dos aspectos mais gerais, a ausência de relação entre a secreção de néctar e de fragrâncias com a temperatura ambiente nas espécies estudadas reforça a idéia de que os respectivos processos secretores ocorrem sob refinado controle celular (Lüttge & Schnepf, 1976) intrínseco à flor (Vogel, 1983). Em consequência, a secreção de néctar e fragrâncias florais também não tem sido correlacionada aos ritmos meramente circadianos dos visitantes florais, ligados a variações da temperatura do ar.

Formulação de hipóteses em ecologia de polinização

Em estudos de ecologia de polinização, respostas mais conclusivas demandariam um delineamento essencialmente experimental, com controle rigoroso sobre as variáveis em teste. A aplicação da Análise de Correspondência Canônica (CCA) utilizada por Silva (1997), permitiu ir além das avaliações meramente exploratórias (Palmer, 1993). Foi possível não só o dimensionamento dos gradientes existentes num conjunto de dados obtidos em condições naturais que, via de regra, são bastante ruidosos, mas também explicitar o teor de variância que não foi explicada pelas variáveis ambientais amostradas (ter Braak, 1990; Palmer, 1993).

Diante da expectativa de que um incremento na atração de polinizadores favorecesse um aumento de óvulos fecundados nas flores zoófilas (Harder & Barrett, 1996), a seleção sobre o investimento na atratividade da flor e sobre a produção de recurso floral também parece convergir para um aumento na reprodução sexuada em plantas (Cohen & Shmida, 1993). Porém, espécies vegetais que investem numa maior produção de flores e seus recursos, tendem a sofrer de limitações à produção de sementes conseqüentes à geitonogamia (Mulcahy *et al.*, 1992; Klinkhamer & de Jong, 1993; Harder & Barret, 1996; Snow *et al.*, 1996).

Klinkhamer & de Jong (1993) propuseram que a redução na atratividade floral poderia reduzir o impacto da geitonogamia sobre a produção de sementes em sistemas auto-incompátíveis. Características intrínsecas ao comportamento dos visitantes, tais como o grau de constância floral e erraticidade nos trajetos de rotas de forrageio (Snow *et al.*, 1996), também podem contribuir para contornar a geitonogamia.

Na verdade, a atratividade floral e a reprodução estão sujeitas a uma dinâmica que pode ser adequada aos processos de dinâmica de módulos em populações

vegetais. Num dado pulso de abertura floral, um fator importante a se considerar é a assincronia em relação aos eventos florais intrínsecos, como a separação das pétalas, produção de néctar e diversificação de voláteis florais. Efetivamente as flores podem se abrir em diversos outros pulsos ao longo do dia, como se fossem coortes, cada um com dinâmica própria e, provavelmente, assincronia dos eventos florais internos. É possível que o estímulo dos visitantes a continuar buscando flores diferentes, em meio a uma disponibilidade floral tão elevada, seja uma consequência da imprevisibilidade gerada pela assincronia de eventos florais, dificultando a associação, esperada para os visitantes, entre a atratividade floral e a oferta de recurso (Cohen & Shmida, 1993; Dukas & Real, 1993).

A busca de perfis químicos de aromas florais característicos para as síndromes de polinização continua, contudo, motivando pesquisadores (Knudsen & Tollsten, 1993; 1995). Os diferentes estudos apresentam como característica comum: uma investigação um tanto tendenciosa entre flores típicas e exclusivas da própria síndrome. Abordagens com este tipo de tendência têm produzido conclusões ecológicas interessantes, mas que trazem um certo equívoco embutido, como o deslocamento de fenologia em guilda de flores ornitófilas para evitar competição entre polinizadores (Stiles, 1977; 1978; Murray *et al.*, 1987) quando o estudo não inclui as espécies não ornitófilas que compõem a comunidade (Murray *et al.*, 1987, Pleasants, 1990).

Cuidados no estabelecimento destes perfis químicos têm sido fortemente recomendados, principalmente quando são feitas inferências de respostas dos visitantes florais a aromas percebidos pelo homem. O olfato humano é sensorialmente muito limitado (Vogel, 1963), em relação a outros grupos de animais (Dusenbery, 1992) entre os quais estão os que visitam flores, e é mais comumente sensibilizado pelo conjunto de componentes majoritários das fragrâncias (Kaiser, 1993) que, por sua vez, estão sujeitos a convergências ecológicas (Knudsen & Tollsten, 1995).

Nem mesmo listagens químicas de compostos majoritários permitem tal inferência, a não ser que os efeitos dos voláteis sobre o visitante em questão já estejam disponíveis na literatura. De fato, em cinco espécies estudadas por Silva (1997), os compostos majoritários não foram os que deram maior contribuição para a definição dos padrões horários de visitação. Este fato não se altera, mesmo se forem retirados os compostos de cadeia carbonada longa, comumente originários das ceras epicuticulares, e que podem aparecer como artefatos comuns dos processos de extração de voláteis em solvente apolar (Bergström *et al.*, 1980; Ylipahkala & Jalonen, 1992).

Waser *et al.* (1996) ponderam que estudos

objetivando conclusões deste tipo devam incluir um número bem mais amplo de espécies, com a devida representatividade da diversificação nas comunidades estudadas. Em princípio, esta idéia também pode ser aplicada às buscas de relações filéticas entre os grupos taxonômicos de plantas e de polinizadores, buscando padrões que não são aleatórios, em meio a tantos outros estocásticos.

Referências

- Abrahamson WG (ed) (1989) **Plant-animal interactions**. New York: McGraw-Hill.
- Barthlott W, Naumann CM, Schmidt-Loske K & Schumann KL (eds) (1993) **Animal-plant interactions in tropical environments**. Bonn: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig.
- Bergström G (1991) Chemical ecology of terpenoid and other fragrances of angiosperm flowers. In: Harborne JB & Tommas-Barberan (eds) **Ecological chemistry and biochemistry of plant terpenoids**. Oxford: Clarendon Press, pp 287–296.
- Bergström G, Appelgren M, Borg-Karlson AK, Groth I, Strömberg S & Strömberg S (1980) Studies on natural odoriferous compounds. XXII. Techniques for the isolation/enrichment of plant volatiles in the analysis of *Ophrys* orchids. **Chemica Scripta** 16: 173–180.
- Boppré M (1990) Lepidoptera and pyrrolizidine alkaloids. **Journal of Chemical Ecology** 16: 165–185.
- Brown KS Jr (1984) Adult-obtained pyrrolizidine alkaloids defend ithomiine butterflies against a spider predator. **Nature** 309: 707–709.
- Cohen D & Shmida A (1993) The evolution of flower display and reward. **Evolutionary Biology** 27: 197–243.
- Dafni A (1992) Advertisement in flowers. In: Dafni A & Kevin P (eds) **Pollination ecology: a practical approach**. New York: Oxford University Press, pp 91–126.
- Duffield RN, Wheeler JW & Eickwort GC (1984) Sociochemicals of bees. In: Bell WJ & Cardé RT (eds) **Chemical ecology of insects** London: Chapman & Hall, pp 387–428.
- Dukas R & Real LA (1993) Cognition in bees: from stimulus reception to behavioral changes. In: Papaj DR & Lewis AC (eds) **Insect learning: ecological and evolutionary perspectives**. London: Chapman & Hall, pp 343–373.
- Dusenbery D (1992) **Sensory ecology: how organisms acquire and respond to information**. New York: W.H. Freeman.
- Edgar JA (1982) Pyrrolizidine alkaloids sequestered by Solomon Island danaine butterflies. The feeding preferences of the Danainae and Ithomiinae. **Journal of Zoology** 196: 385–399.
- Fleming T (1992) How do fruit- and nectar-feeding birds and mammals track their food resources? In: Hunter, MD, Ohgushi T & Price PW (eds) **Effects of resource distribution on animal-plant interactions**. San Diego: Academic Press, pp 355–391.
- Harborne JB (1993) **Introduction to ecological biochemistry**. London: Academic Press.
- Harder LD & Barret SCH (1996) Pollen dispersal and mating patterns in animal-pollinated plants In: **Floral biology, studies on floral evolution in animal-pollinated plants** (eds D.G. Lloyd & S.C.H. Barret), pp 140–190. New York: Chapman & Hall,.
- Hunter MD, Ohgushi T & Price PW (eds) (1992) **Effects of resource distribution on animal-plant interactions**. San Diego: Academic Press,
- Kaiser R (1993) Verbal description of scents. In: **The scent of orchids: olfactory and chemical investigations**. pp. 40–45. Amsterdam: Elsevier,.
- Klinkhamer PGL & de Jong TJ (1993) Attractiveness to pollinators: a plant's dilemma. **Oikos** 66: 180–184.
- Knudsen JT & Tollsten L (1993) Trends in floral scent chemistry in pollination syndromes: floral scent composition in moth-pollinated taxa. **Botanical Journal of the Linnean Society** 113: 263–284.
- Knudsen JT & Tollsten L (1995) Floral scent in bat-pollinated plants: a case of convergent evolution. **Botanical Journal of the Linnean Society** 119: 45–57
- Knudsen JT, Tollsten L & Bergström G (1993) Floral scents: a checklist of volatile compounds isolated by head-space techniques. **Phytochemistry** 33: 253–280.
- Lewis AC (1993) Learning and the evolution of resources: pollinators and flower morphology. In: **Insect learning: ecological and evolutionary perspectives** (Papaj DR & Lewis AC ed), pp 219–242. London: Chapman & Hall.
- Lüttge U & Schnepf E (1976) Elimination process by glands: organic substances. In: **Encyclopedia of plant physiology** (Lüttge U & Pitman MG ed). N.S., v. 2. Transport in plants IIb, pp. 244–277. Berlin: Springer-Verlag.
- Mulcahy DL, Mulcahy GB & Searcy KB (1992) Evolutionary genetics of pollen competition. In: **Ecology and evolution of plant reproduction** (Wyatt R ed) pp 25–36. London: Chapman & Hall.
- Murray KG, Feinsinger P, Busby WH, Linhart YB, Beach JH & Kinsman S (1987) Evaluation of character displacement among plants in two tropical pollination guilds. **Ecology** 68: 1283–1293.
- Nilsson LA (1992) Orchid pollination biology. **Trends in Ecology and Evolution** 7: 255–259.
- Palmer MW (1993) Putting things in even better order: the advantages of canonical correspondence analysis. **Ecology** 74: 2215–2230.
- Pellmyr O & Thien L.B (1986) Insect reproduction and floral fragrances: keys to the evolution of the angiosperms? **Taxon** 35: 76–85.
- Pleasants JM (1990) Null-model tests for competitive displacement: the fallacy of not focusing on the whole community. **Ecology** 71: 1078–1084.
- Roubik DW (1989) **Ecology and natural history of tropical bees**. New York: Cambridge University Press.
- Silva AG (1997). **Fragrâncias e néctar florais na determinação de padrões horários de visitação às flores de cinco espécies vegetais**. Tese de Doutorado. Campinas: Uncamp.
- Snow AA, Spira TP, Simpson R & Klips RA (1996) The ecology of geitonogamous pollination. In: **Floral biology, studies on floral evolution in animal-pollinated plants** (Lloyd DG & Barrett SCH ed), pp. 191–216. New York: Chapman & Hall,.

- Spencer, K.C. (ed). (1988) **Chemical mediation of coevolution**. San Diego: Academic Press.
- Stiles FG (1977) Coadapted competitors: the flowering seasons of hummingbird-pollinated plants in a tropical forest. **Science** 10: 194-210.
- Stiles FG (1978) Temporal organization of flowering among the hummingbird foodplants of a tropical wet forest. **Biotropica** 198: 1177-1178.
- ter Braak CJF (1990) **Update notes, CANOCO version 3.10**. Ithaca: Microcomputer Power.
- Vinson SB, Frankie GW, Blum MS, Wheeler JW (1978) Isolation, identification, and function of the Dufour gland secretion of *Xylocopa virginica texana* (Hymenoptera:Anthophoridae). **Journal of Chemical Ecology** 4: 315-323.
- Vogel S (1963) Duftdrüsen im Dienste der Bestäubung; über Bau und Funktion der Osmophoren. **Abhandlungen der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Klasse: Akademie der Wissenschaften und der Literatur Mainz** 10: 1-165.
- Vogel S (1983) Ecophysiology of zoophilic pollination. In: **Encyclopedia of plant physiology**, New Series, V.12c, Physiological plant ecology III (Lange OL, Nobel PS, Osmond CB & Ziegler H ed.), pp 559-624. Berlin: Springer-Verlag.
- Waser NM (1983) The adaptative nature of floral traits: ideas and evidence. In: **Pollination biology** (Real L ed) pp 242-285. Orlando: Academic Press,.
- Waser NM, Chittka L, Price MV, Williams NM & Ollerton J (1996) Generalization in pollination systems, and why it matters. **Ecology** 77: 1043-1060.
- Weis AE & Campbell DR (1992) Plant genotype: a variable factor in insect-plant interactions. In: **Effects of resource distribution on animal-plant interactions** (Hunter MD, Ohgushi T.& Price PW ed) pp 75-111. San Diego: Academic Press.
- Williams NH & Whitten WM (1983) Orchid floral fragrances and male euglossine bees: methods and advances in the last sesquidecade. **Biological Bulletin** 164 355-395.
- Williams NH, Vinson SB & Frankie GW (1987) The chemical content of the dorsal mesosomal gland of two *Xylocopa* species (Hymenoptera: Anthophoridae) from Costa Rica. **Comparative Biochemistry and Physiology** 86b: 311-312.
- Ylipahkala TM & Jalonen JE (1992). Isolation of very volatile compounds from the leaves of *Ledum palustre* using the purge & trap technique. **Chromatographia** 34: 159-162.