

Biologia floral e visitantes de *Gaylussacia brasiliensis* (Spr.) Meissner (Ericaceae) – uma espécie com anteras poricidas polinizada por beija-flores

Francielle Paulina de Araújo^{1,2}, Yelnnia Elyze Fontes Farias¹ e Paulo Eugênio Oliveira¹

Recebido em 15/10/2010. Aceito em 19/04/2011

RESUMO

(Biologia floral e visitantes de *Gaylussacia brasiliensis* (Spr.) Meissner (Ericaceae) - uma espécie com anteras poricidas polinizada por beija-flores). A biologia floral de *Gaylussacia brasiliensis* (Spr.) Meissner (Ericaceae) foi estudada na borda de uma mata de galeria na reserva ecológica do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, Minas Gerais. *G. brasiliensis* é um arbusto que pode alcançar de 0,3 a 3,0 m de altura e ocorre de forma isolada ou agregada. Apresenta floração contínua e possui inflorescências racemosas, axilares com flores pendentes. As flores são hermafroditas, vermelhas, de corola urceolada, apresentam antese diurna e ausência odor. O néctar apresentou volume de cerca de 3,0 µL e concentração de açúcares por volta de 13%. *G. brasiliensis* é autocompatível, não apresenta autopolinização espontânea e nem apomixia. Os polinizadores foram os beija-flores: *Chlorostilbon lucidus* (Shaw), *Amazilia fimbriata* (Gmelin), *Hylocharis chrysura* (Shaw) (Trochilinae) e *Phaethornis pretrei* (Lesson & DeLattre) (Phaethornithinae). *G. brasiliensis* apresenta anteras poricidas com poros amplos e os beija-flores, quando adejam com o bico inserido nas flores em busca de néctar, fornecem a vibração necessária para a liberação dos grãos de pólen. Apesar de apresentar volume e concentração de açúcar no néctar relativamente pequenos, os agrupamentos de indivíduos com muitas flores parecem atrair beija-flores com comportamento territorial.

Palavras-chave: anteras poricidas, beija-flores, Ericaceae, sistema de polinização

ABSTRACT

(Floral biology and visitors of *Gaylussacia brasiliensis* (Spr.) Meissner (Ericaceae) - a poricidal anther species pollinated by hummingbirds). The floral biology of *Gaylussacia brasiliensis* (Spr.) Meissner (Ericaceae) was studied on swampy edges of a gallery forest in Uberlândia, Minas Gerais. *Gaylussacia brasiliensis* is a shrub 0.3 to 3.0 m tall that occurs isolated or aggregated and has continuous flowering. The axillary racemose inflorescences produce four to dozens of pendulous flowers. The flowers are hermaphroditic, red, urceolate, odorless and have diurnal anthesis. Concentration of sugars in nectar was c. 13% and volume c. 3.0 µL. *G. brasiliensis* is a self-compatible, non apomictic species, which does not present spontaneous self-pollination. The pollinators of *G. brasiliensis* were the hummingbirds: *Chlorostilbon lucidus* (Shaw), *Amazilia fimbriata* (Gmelin), *Hylocharis chrysura* (Shaw) (Trochilinae) and *Phaethornis pretrei* (Lesson & DeLattre) (Phaethornithinae). *G. brasiliensis* has poricidal anthers with ample pores and the hummingbirds, while hovering with the bill inserted into the flowers to search for nectar, promote enough vibration in the anthers to permit pollen-grain release. Although presenting relatively low nectar volume and sugar content, the clusters of individuals with many flowers seem to attract territorial hummingbirds.

Key words: Ericaceae, breeding system, hummingbirds, poricidal anthers

¹ Universidade Federal de Uberlândia, Instituto de Biologia, Uberlândia, MG, Brasil

² Autor para correspondência: franciaralp@yahoo.com.br

Introdução

Polinização vibrátil é um processo comumente associado a flores com anteras poricidas e polinização por abelhas. Este tipo de síndrome é associado a algumas famílias de plantas, tais como Solanaceae e Melastomataceae (Buchman 1983; Bezerra & Machado 2003; Fenster *et al.* 2004). A família Ericaceae comumente apresenta flores com anteras poricidas (Hermann & Palser 2000) e polinização por abelhas, mas vários grupos tropicais da família apresentam polinização por beija-flores (Luteyn 2002; 2004; Navarro *et al.* 2008). Esta família possui distribuição cosmopolita, sendo encontrada em quase todas as partes do mundo e apresenta cerca de 125 gêneros, com aproximadamente 4500 espécies (Kron *et al.* 2002; Luteyn 2002). Nos Neotrópicos, existem 46 gêneros e aproximadamente 800 espécies concentradas nos Andes e adaptadas principalmente aos ambientes frios, montanhosos úmidos e de vegetação aberta. As Ericáceas neotropicais apresentam coevolução com beija-flores, sendo que toda a tribo Vaccinieae é essencialmente troquilófila (Luteyn 2002; 2004).

Gaylussacia é um gênero do novo mundo que possui cerca de 50 espécies, sendo encontrado na América do Norte Oriental, Colômbia, Bolívia e Sudeste do Brasil. O gênero pertence à subfamília Vaccinioideae e tribo Vaccinieae (Luteyn 2002). Neste grupo, existem espécies claramente ornitófilas em contraste com outras melitófilas, apesar das características florais nem sempre serem marcadamente especializadas (Freitas *et al.* 2006; Navarro *et al.* 2008). *Gaylussacia brasiliensis* é uma espécie com características troquilófilas típicas, sendo regularmente visitada por beija-flores (Ormond *et al.* 1993), mas um estudo mais detalhado da sua biologia floral e reprodutiva ainda não havia sido realizado. No Cerrado, esta espécie aparece em bordas de matas de galeria e contrasta com outras espécies ornitófilas por apresentar agrupamentos densos e grande número de flores abertas por dia, enquanto outras plantas ornitófilas nestes ambientes comumente exibem indivíduos isolados que dependem de beija-flores “trap-liners” para polinização (Castro & Oliveira 2001; Coelho & Barbosa 2003; 2004; Consolaro *et al.* 2005).

O presente estudo tem por objetivo detalhar características da biologia floral, avaliar o comportamento dos visitantes florais de *G. brasiliensis*, bem como o mecanismo de liberação de pólen nas anteras poricidas associadas com a ornitofilia.

Material e métodos

Gaylussacia brasiliensis é um arbusto de 0,30 a 1 m, podendo alcançar 2 a 3 m de altura, que ocorre de forma isolada ou formando agrupamentos, por vezes bastante densos e com floração contínua (Marques & Klein 1975). É uma espécie com características ornitófilas típicas, sendo regularmente visitada por beija-flores e pode ser encontrada

em restingas, matas, solos rochosos à beira de rios e nas mais variadas condições edáficas (Ormond *et al.* 1993).

O estudo foi realizado na borda de uma ilha de mata de galeria na Reserva Vegetal do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU). A reserva vegetal do CCPIU possui 127 ha e está localizada 8 km a oeste do perímetro urbano no município de Uberlândia, MG. Este município tem como limite às coordenadas geográficas de 18°30' – 19°30' S a 47°50' – 48°50' W (Lima *et al.* 1989).

A região apresenta clima com estacionalidade muito acentuada, com duas estações bem definidas: uma estação seca e mais fria, entre os meses de abril a setembro e uma estação chuvosa e mais quente de outubro a março, com metade das chuvas caindo durante os meses de novembro, dezembro e janeiro que são os meses mais úmidos. De acordo com a escala Köppen, o clima é classificado como Aw, podendo ocorrer altas temperaturas no verão (acima de 35 °C) e geadas ocasionais no inverno (Rosa *et al.* 1991).

O trabalho de campo foi realizado no período de janeiro de 2001 a dezembro de 2002. A fenologia de floração foi registrada quinzenalmente em sete agrupamentos contando-se o número de flores abertas por indivíduo ou agrupamento. O padrão de floração da espécie foi descrita de acordo com a classificação de Newstrom *et al.* (1994). Cada agrupamento de *G. brasiliensis* foi considerado como sendo um indivíduo, pois esta apresenta propagação vegetativa.

Para o estudo da biologia floral, foram anotados os dados referentes à morfologia floral tais como: cor, odor, recompensas florais e medidas do tubo da corola. Para a caracterização da morfologia floral, flores foram coletadas e conservadas em álcool 70%. Foram efetuadas medidas do diâmetro maior da corola e do comprimento (da base à abertura). Dadas as dificuldades logísticas para acesso à área de estudo, o horário de abertura das flores foi obtido no laboratório a partir de algumas inflorescências coletadas no campo e mantidas em água. Os dados foram comparados posteriormente com flores no campo no início da manhã.

A produção de néctar foi medida no período da manhã por volta das 9:00h em 21 flores ensacadas previamente no estágio de botão. O volume de néctar acumulado foi medido usando-se microcapilares graduados e a concentração de açúcares com refratômetro de mão. As médias de volume e concentração de néctar foram utilizadas para calcular a quantidade de recompensa em calorias por flor. As medidas refratométricas “g açúcar/g solução” foram convertidas em “mg açúcar/ μ L néctar” (Galetto & Bernadello 2005). Para o cálculo da energia, usualmente apenas os açúcares são considerados através da seguinte equivalência: 1mg açúcar = 4 calorias (Dafni 1992, Galetto & Bernadello 2005). A partir destes dados e do número médio de flores amostradas por dia foi estimado o recurso instantâneo, em calorias, que a planta pode oferecer em cada agrupamento.

Foram coletados exemplares da espécie para herborização com técnica usual (Fidalgo & Bononi 1984), que foram incorporados ao acervo do *Herbarium Uberlandense*

(HUFU) do Instituto de Biologia da Universidade Federal de Uberlândia (nº de registro 33300).

Para verificar o sistema de reprodução, testes de polinizações controladas foram realizados no campo no período de janeiro a maio de 2001. Para isso, botões em pré-antese de várias inflorescências de quatro agrupamentos diferentes foram ensacados com tecido de organza e submetidos aos seguintes tratamentos: 1) autopolinizações manuais: foram feitas após a abertura das flores, sendo o pólen da flor depositado manualmente no próprio estigma; 2) autopolinizações espontâneas: os botões em pré-antese foram apenas ensacados, sem nenhum tratamento posterior; 3) agamospermia: os botões em pré-antese foram emasculados e ensacados, sem tratamento posterior; 4) polinizações cruzadas: as flores foram emasculadas previamente em fase de pré-antese e posteriormente polinizadas com pólen de flores de outras plantas distantes pelo menos 30 metros; 5) controle: flores foram apenas marcadas e acompanhadas durante a floração e até a frutificação, para avaliar a eficiência da polinização natural. A formação de frutos maduros foi considerada como sucesso de polinização, em todos os tratamentos. Para análise estatística dos dados do sucesso na formação de frutos após os vários tratamentos de polinizações controladas foi utilizado o teste de Qui-quadrado utilizando o aplicativo Bioestat 2.0 (Ayres *et al.* 2000).

A análise do crescimento dos tubos polínicos foi feita em pistilos de flores submetidas aos tratamentos de polinização cruzada e autopolinização. Após 24 e 48 horas desde os tratamentos, as flores foram coletadas e fixadas em FAA 50%. No laboratório as flores foram dissecadas, sendo os pistilos isolados e analisados sob microscopia de fluorescência (Martin 1959).

A receptividade estigmática foi determinada no laboratório em flores de diferentes fases recém coletadas no campo, pingando-se uma gota de água oxigenada (10 volumes) no estigma e observando a liberação de bolhas em estereomicroscópio (Kearns & Inouye 1993). A viabilidade polínica foi estimada pela coloração citoplasmática, usando a técnica do carmim-acético em botões em pré-antese e flores abertas fixadas em álcool 70% (Kearns & Inouye 1993). Para a contagem do número de grãos de pólen foi utilizado um contador manual percorrendo toda a lamínula. Para definir como o pólen é liberado, foram feitos testes com simulação de vibrações nas anteras com o auxílio de um diapasão observando-se os efeitos com o auxílio de um estereomicroscópio.

O monitoramento do comportamento dos visitantes florais foi feito por meio de observações visuais *in situ*, e por fotografias. As observações foram feitas em 20 dias diferentes ao longo do estudo, no período das 7h00 às 16h00. As sessões tiveram duração variável de uma a quatro horas ininterruptas e totalizaram 42 horas de observação. Foram anotados os visitantes florais, suas frequências de visitas e o número de flores visitadas. As identificações dos beija-flores foram baseadas em Grantsau (1989).

Resultados

Na área de estudo a população de *Gaylussacia brasiliensis* apresentou um período de floração do tipo contínuo com pequenas pausas ao longo do ano e a duração da floração estendida (mais de cinco meses) (Fig. 1). A floração de *G. brasiliensis* entre os indivíduos nem sempre é sincronizada e apesar da espécie florescer o ano todo, alguns meses podem apresentar maior produção de flores que nos demais. Foi observada uma produção mais intensa de flores no mês de setembro de 2001, coincidindo com o período de seca. Na segunda quinzena de junho de 2001 houve pausa na produção de flores em consequência de uma geada leve, mas em setembro de 2002 ocorreu outra geada seguida de queimada na borda da mata que atingiu todos os indivíduos de *G. brasiliensis*. Os indivíduos voltaram a brotar, mas não houve produção de flores até dezembro de 2002. O pequeno período sem flor registrado na segunda quinzena de outubro de 2001 não esteve relacionado com ocorrências de geada ou fogo (Fig. 1).

Gaylussacia brasiliensis possui inflorescências axilares do tipo cacho ou racemo que produzem cerca de 4 a 12 flores pendentes. A flor é perfeita, sem odor, com estruturas reprodutivas no interior do tubo da corola vermelha urceolada, pentâmera, actinomorfa (Fig. 2A-B). A corola apresentou comprimento médio de $15,4 \pm 0,47$ mm ($n=15$) e o diâmetro maior da corola apresentou média de $5,57 \pm 0,16$ mm ($n=15$). O ovário é ínfero, sincárpico, placentação axilar, gamocarpelar com 10 *loculi* monospermos. O estilete é terminal e o estigma é crateriforme e úmido. A flor possui um disco nectarífero bem definido no topo do ovário e apresenta 10 estames com filetes arranjados ao redor do gineceu em forma de anel delimitando uma câmara nectarífera. As tecas das anteras são prolongadas por dois tubos estreitos com abertura poricida apical.

O pólen é triaperturado, liberado na forma de tétrades (Fig. 2C). O número de grãos de pólen viáveis encontrados nos botões em pré-antese ($n=10$) e em flores ($n=10$) foi sempre elevado $99,3 \pm 0,5\%$ (duas anteras por flor) e foi observado que os estigmas estão receptivos tanto na fase de flor aberta como na fase de botão em pré-antese. O fruto é uma baga carnosa com várias sementes e quando maduro apresenta cor preta (Fig. 2D). As flores abrem pela manhã por volta de 6:00 horas, e as pétalas podem ou não permanecer até a maturação do fruto. As flores apresentam grande longevidade, por volta de três a quatro dias.

A flor produz néctar com volume médio de $6,6 \pm 1,1$ μ L ($n = 21$) e concentração de açúcares de $13,5 \pm 5,4\%$ ($n=21$) equivalentes a uma recompensa calórica média de $2,12 \pm 1,3$ cal / flor ($n = 21$). Em uma amostragem realizada em toda a borda da mata foi encontrado um total de 599 flores, o que equivaleria a um total de 1257,9 calorias. Estes valores por agrupamentos variaram de 6,4 calorias (quando ocorreram apenas três flores abertas) a 455,8 calorias num total de 215 flores abertas. Porém foi registrado, em um único

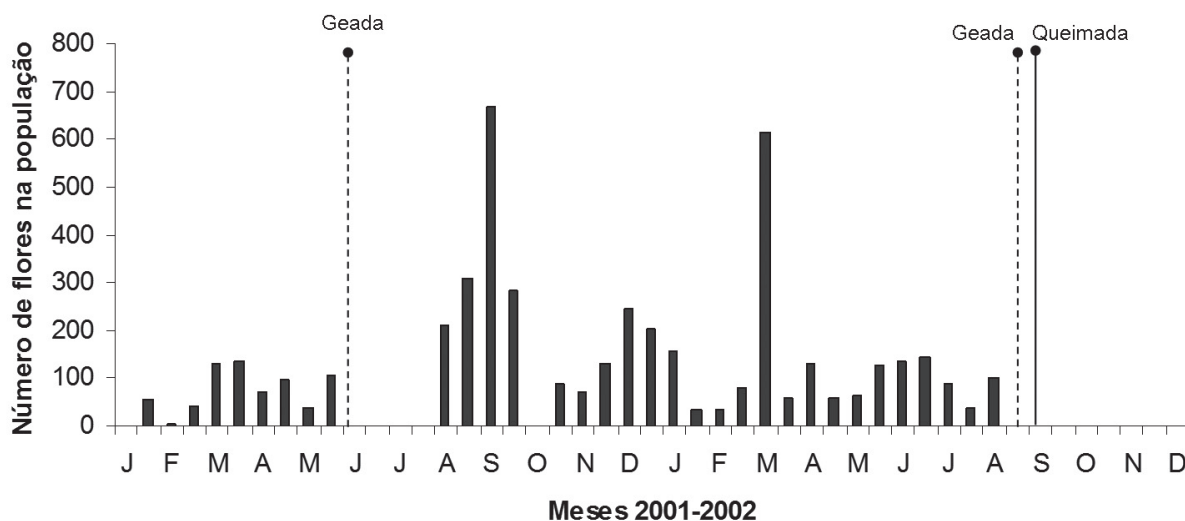


Figura 1. Fenologia de floração de *Gaylussacia brasiliensis*. Número diário de flores amostradas quinzenalmente na população em um total de sete agrupamentos.

agrupamento, até 519 flores em outros períodos do ano, indicando que a oferta de recursos pode variar amplamente na área estudada.

Polinizações manuais sugerem que esta espécie seja autocompatível (Tab.1) e as observações do crescimento de tubos polínicos mostraram que os tubos alcançam os óvulos tanto na autopolinização quanto na polinização cruzada após 12 horas (Fig. 2E).

Apesar da autocompatibilidade existente nesta planta, ela é incapaz de formar frutos por autopolinização espontânea, provavelmente devido a hercogamia de aproximação existente na flor. Esta separação espacial entre o estigma e as anteras (Fig. 2F) é suficiente para impedir que o próprio pólen atinja a superfície receptiva do estigma (Fig. 2G). As anteras com poros apicais (Fig. 2H-I) têm sua abertura voltada para o centro da flor ficando fechada quando em contato com o estilete. Posicionado bem a frente das anteras e próximo à entrada da corola, está localizado o estigma crateriforme (Fig. 2J). Como as flores são pendentes, o pólen que cai das anteras entra em contato apenas com a superfície não receptiva do estigma. A polinização acontece quando o pólen chega no bico dos beija-flores entrando em contato primeiro com a superfície receptiva do estigma (Fig. 2K).

Testes com o diapasão demonstraram que os grãos de pólen são facilmente liberados das anteras mesmo com pequenas vibrações. Os beija-flores, quando estão tomando néctar nestas flores, inserem o bico no interior da corola podendo movimentar o conjunto de anteras e estilete o que permite a liberação de pólen.

Foram registradas visitas de quatro espécies de beija-flores, duas espécies de abelhas e uma espécie de borboleta. *Chlorostilbon lucidus* (Shaw) (Trochilinae) foi a espécie de beija-flor mais freqüente tendo sido avistado 33 vezes e visitado um total de 393 flores, aparentemente em visitas sem um padrão identificável. *Amazilia fimbriata* (Gmelin)

(Trochilinae) (Fig. 2K) foi o segundo mais freqüente, avistado 21 vezes, visitando um total de 193 flores. *Hylocharis chrysura* (Shaw) (Trochilinae) também foi pouco avistado, apenas quatro vezes e visitando 20 flores. *Phaethornis pretrei* (Lesson & DeLatre) (Phaethornithinae) foi registrado apenas duas vezes, visitando um total de seis flores. Estas duas últimas espécies foram consideradas como polinizadores ocasionais. Os beija-flores, ao longo do ano, apresentaram diferentes taxas de visitação, mas no período em que foram realizadas as polinizações controladas, registraram-se poucas visitas às flores e como conseqüência houve uma baixa taxa de formação de frutos no tratamento controle (tab. 1). Em outros períodos do ano, onde a atividade dos beija-flores foi mais intensa, foi possível constatar uma taxa de formação natural de frutos por volta de 100% (obs. pessoal).

As abelhas *Trigona* sp. e *Bombus* sp. visitaram *G. brasiliensis* pilhando o néctar pela base da flor e sempre faziam pequenos orifícios na corola. Uma borboleta (não identificada) foi observada apenas duas vezes pousada nas flores e introduzindo a probóscide no interior da corola de modo legítimo, mas sem vibração aparente.

Discussão

A floração contínua de *Gaylussacia brasiliensis* permite aos visitantes uma grande previsibilidade na oferta de recursos e, conseqüentemente, a manutenção dos polinizadores na área ao longo do ano (Newstrom *et al.* 1994). Esta floração contínua contrasta com a floração sazonal de outras espécies ornitófilas ocorrentes na área de estudo (Araújo & Oliveira 2007; Araújo *et al.* 2011). As pequenas pausas na produção de flores registradas para *G. brasiliensis* quase sempre estiveram relacionadas à ocorrência de geadas ou queimadas, portanto, na ausência destes eventos é provável que a floração seja contínua como ocorre em outras Erica-



Figura 2. Morfologia floral e reprodução de *Gaylussacia brasiliensis*. (A) Inflorescência com flores e botões. (B) Tubo floral em corte longitudinal. (C) Tétrades viáveis no teste de coloração carmin-acético (aumento de 40X). (D) Frutos verdes e maduros de *G. brasiliensis*. (E) Grãos de pólen germinando no teste de autopolinização após 48 horas (aumento de 20X). (F) Sistema de hercogamia. (G) Estigma de *G. brasiliensis*. (H) Antera de *G. brasiliensis*. (I) Poros apicais das anteras. (J) Entrada do tubo da corola. (K) *Amazilia fimbriata* visitando *G. brasiliensis* (Foto: Coelho, C.P.).

ceae Neotropicais estudadas (Freitas *et al.* 2006; Navarro *et al.* 2008). A maior produção de flores coincidindo com o período de seca é outro fator que ressalta a importância desta espécie para a manutenção dos beija-flores que residem na área. Um padrão de floração parecido ao de *G. brasiliensis* foi descrito para *Sabicea cinerea* uma Rubiaceae também polinizada por beija-flores (Teixeira & Machado 2004).

A estrutura floral de *G. brasiliensis* se assemelha a das demais espécies de Ericaceae-Vaccinieae Neotropicais (Freitas *et al.* 2006; Luteyn 2004). A longevidade das flores desta espécie, cerca de quatro dias, é outro fator importante a se considerar. Algumas Ericaceae possuem longevidade em torno de nove dias (Rathcke 2003) e outras podem chegar a onze (Freitas *et al.* 2006). Essa característica pode significar um aumento no sucesso de polinização e formação de frutos (Rathcke 2003). Além disso, a longevidade contribui com o “display” da planta, cujas inflorescências, tanto na fase de botão quanto flor (Fig. 2) funcionam como unidades de atração para os beija-flores (Stiles 1981).

O volume e a concentração de açúcares encontrados no néctar das flores de *G. brasiliensis* são baixos, quando comparados ao de outras espécies ornitófilas, porém maiores que em *Agarista oleifolia* (Ericaceae) (Buzato *et al.* 2000). Esta baixa recompensa foi encontrada em outras Ericaceae polinizadas por beija-flores (Luteyn 2004; Freitas *et al.* 2006). No entanto, *Gaylussacia brasiliensis* apresenta menores concentrações de açúcares no néctar em relação a muitas outras espécies pertencentes à tribo Vaccinieae que são polinizadas por beija-flores (Luteyn 2002).

Considerando que os beija-flores necessitam de 6 a 10 Kcal diárias (Carpenter 1983) e que estes podem encontrar agrupamentos de *G. brasiliensis* com muitas flores (até 519 flores), cujos recursos alcançam valores instantâneos em torno de 1,1 Kcal, um beija-flor pode facilmente escolher um grupo de flores e permanecer ao longo do dia defendendo o recurso. Como consequência deste comportamento, o pólen carregado por este beija-flor fica restrito a um pequeno agrupamento de flores,

Tabela 1. Resultados dos testes de polinizações controladas em *Gaylussacia brasiliensis* (Ericaceae) em borda de uma ilha de mata de galeria na Reserva Ecológica do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, MG. Porcentagens seguidas de letras distintas nas colunas diferem significativamente pelo teste de Qui-quadrado $p < 0,01$.

Tratamento	Flores (n)	Frutos (n)	Sucesso reprodutivo(%)
Autopolinização manual	25	23	92 ^a
Autopolinização espontânea	234	0	0 ^c
Polinização cruzada	21	19	90,5 ^a
Apomixia	71	0	0 ^c
Condições naturais (controle)	426	205	48,1 ^b

havendo pouco fluxo polínico entre os demais (Stiles 1975; Ford *et al.* 1979; Franceschinelli & Bawa 2000). Este é um comportamento comum tanto para abelhas quanto para beija-flores (De Jong 2000).

Entretanto, a quantidade de flores nas manchas de *G. brasiliensis* nem sempre é a mesma (obs. pessoal) e a variação no comportamento de forrageamento do polinizador é uma consequência da interação entre a densidade da planta e a quantidade de flores que esta apresenta (Franceschinelli & Bawa 2000). Por isso, nos dias em que as manchas de recurso não apresentam flores suficientes, os beija-flores podem apresentar comportamento mais variado, intercalando visitas em flores de diferentes agrupamentos, favorecendo assim as taxas de polinização cruzada (Franceschinelli & Bawa 2000).

Desta forma, a dinâmica de floração de *G. brasiliensis* juntamente com a disponibilidade de néctar são atributos importantes que influenciam não só a manutenção dos polinizadores na área como também o fluxo de pólen entre os indivíduos. Esta dinâmica de floração pode ser particularmente importante para plantas que liberam muitas flores por vez. Portanto, espera-se que plantas com muitas flores tenham um sistema mais eficiente para evitar a autopolinização (De Jong 2000). Em geral, plantas ornitófilas, ao contrário de *G. brasiliensis*, disponibilizam poucas flores por dia como *Costus spiralis* (Araújo & Oliveira 2007) característica esta que contribui para a diminuição de autopolinizações.

Luteyn (2002) indica que muitas espécies de Ericáceas são facultativamente autogâmicas. No entanto, *G. brasiliensis* apresenta hercogamia que impede que o pólen da mesma flor entre em contato com o estigma. A hercogamia de aproximação apresentada por *G. brasiliensis* parece ser comumente encontrada em outras plantas, tendo as estruturas reprodutivas localizadas de forma que o estigma seja contactado em primeiro lugar pelos polinizadores (Webb & Lloyd 1986; Freitas *et al.* 2006).

Embora a separação espacial das anteras e estigmas dentro de uma mesma flor seja considerada uma adaptação que limita a autopolinização, a hercogamia como promotora da polinização cruzada nem sempre funciona (Medrano *et al.* 2005). Em *G. brasiliensis*, por exemplo, podem ocorrer muitas polinizações geitonogâmicas em consequência do pólen dispersado entre as flores da mesma planta (Karron *et al.* 2004). Portanto, *G. brasiliensis* deve ser tolerante a altas

taxas de autopolinização. A maioria das espécies ornitófilas estudadas na região são autocompatíveis, mas existem evidências que a polinização cruzada, inclusive em distâncias maiores como a promovida por beija-flores, pode favorecer a formação de mais sementes e uma maior viabilidade (Araújo & Oliveira 2007). Seria importante avaliar os efeitos da geitonogamia em experimentos de germinação para avaliar se ocorre depressão endogâmica em *Gaylussacia brasiliensis*.

De qualquer forma, foi possível constatar que o sistema reprodutivo de *G. brasiliensis* exige polinizadores ativos, pois apesar de ser autocompatível, esta não apresenta autopolinização espontânea e nem apomixia. A atividade dos beija-flores parece influir diretamente na formação de frutos. Apesar de possuir anteras poricidas, *G. brasiliensis* é polinizada por beija-flores e para tanto, apresenta poros amplos que são relativamente grandes quando comparado aos das anteras de flores melitófilas. Em *G. brasiliensis*, a posição pendente da flor por si só é um facilitador da liberação de pólen. Desta forma, as vibrações do bico do beija-flor inserido na câmara nectarífera seriam suficientes para liberar pequenas cargas de pólen. O vôo pairado de beija-flores como os da espécie *Chlorostilbon lucidus*, apresentam frequência no bater de asas de até 30 vibrações por segundo e existem espécies de beija-flores que apresentam batidas de asas semelhantes à vibração de abelhas *Bombus* sp. (Sick 1997). Este mecanismo difere do relatado para outras Ericáceas, onde a liberação de pólen se dá por apresentação secundária de pólen, o qual fica armazenado em um anel de pêlos da corola, ou em outras espécies cuja liberação ocorre pela compressão da base da antera (Freitas *et al.* 2006).

Dentre as nove espécies estudadas por Freitas *et al.* (2006) quatro são polinizadas por beija-flores. A vantagem evolutiva para as plantas que são polinizadas por estas aves é que, ao contrário das abelhas, as primeiras não coletam pólen para consumo, permitindo que a transferência seja mais rápida e com menos desperdício de pólen (ver Castellanos *et al.* 2003).

Os beija-flores da subfamília Trochilinae, de bico relativamente curto, conseguem extrair néctar eficientemente nas flores de *Gaylussacia brasiliensis*, dado o tubo da corola relativamente curto. Flores de tubo curto tem sido frequentemente associadas a beija-flores da subfamília Trochilinae (Arzimendi & Ornelas 1990). Dentre os visitantes observados, os beija-flores *Chlorostilbon lucidus* e

Amazilia fimbriata foram considerados os mais importantes por apresentarem maior movimentação inter-planta ou inter-agrupamentos, possibilitando a polinização cruzada. *Phaethornis pretrei* e *Hylocharis chrysura* também visitaram *G. brasiliensis*, porém de modo ocasional. As espécies consideradas como polinizadores efetivos apresentaram comportamento similar durante a coleta de néctar, e para tanto, adotavam uma postura quase que na vertical adejando abaixo das flores.

Abelhas *Trigona* sp. e *Bombus* sp. foram observadas pilhando néctar pela base da flor. Quando estas abelhas pilhavam o néctar de *G. brasiliensis* ocasionalmente promoviam grandes danos na corola, mas que aparentemente não interferiam na formação dos frutos. Em *Macleania bullata* (Ericaceae) o roubo do néctar pode significar um alto custo energético para a planta, uma vez que esta precisa repor quando o mesmo é eliminado (Navarro 1999). No entanto, quando o néctar removido pelos pilhadores resulta em menos néctar disponível para os polinizadores, o resultado pode ser um aumento no “fitness” da planta se os polinizadores respondem à diminuição de recursos buscando por outras flores mais distantes (Maloof 2001; McDade & Weeks 2004).

Portanto, *Gaylussacia brasiliensis* é uma espécie tipicamente troquilófila, com anteras poricidas adaptadas à polinização por estas aves. Os poros amplos destas anteras juntamente com as vibrações emitidas pelos beija-flores proporcionam a liberação dos grãos de pólen. Apesar de ser uma espécie autocompatível necessita de polinizadores, pois não apresenta autopolinização espontânea nem apomixia. Pelo fato desta planta apresentar suas flores arrançadas em inflorescências e florescer intensivamente formando agrupamentos densos, provavelmente ocorrem altas taxas de polinizações geitonogâmicas. No entanto, estas taxas podem ser balanceadas dentro da população, uma vez que o número de flores varia muito, tanto entre os agrupamentos como dentro dos mesmos ao longo do ano.

Agradecimentos

Ao Dr. Christian Westerkamp pela ajuda na análise do mecanismo de liberação de pólen nas anteras de *Gaylussacia brasiliensis*. Às Dras. Silvana Buzato e Ana Angélica A. Barbosa pelas sugestões na elaboração do manuscrito, ao Dr. Clesnan Mendes-Rodrigues pelo auxílio na estatística e á Capes pelo apoio financeiro.

Referências bibliográficas

Araújo, F.P. & Oliveira, P.E. 2007. Biologia floral de *Costus spiralis* (Jacq.) Roscoe (Costaceae) e mecanismos para evitar a autopolinização. *Revista Brasileira de Botânica* 30: 61-70.
 Araújo, F.P., Barbosa, A.A.A. & Oliveira, P.E. 2011. Floral resources and hummingbirds on an island of flooded forest in Central Brazil. *Flora* (no prelo).
 Arzimendi, M.C. & Ornelas, J.F. 1990. Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry Forest in México. *Biotropica* 22: 172-180.

Ayres, M.; Ayres Júnior, M.; Ayres, D.L. & Santos, A.S. 2000. *Bioestat* 2.0. Belém, Mamirauá/MCT-CNPq.
 Bezerra, E.L.S. & Machado, I.C. 2003. Biologia floral e sistema de polinização de *Solanum stramolifolium* Jacq. (Solanaceae) em remanescente de mata atlântica, Pernambuco. *Acta Botanica Brasilica* 17: 247-257.
 Buchman S.L. 1983. Buzz pollination in angiosperms. Pp. 73-113. In: Jones, C.E. & Little, R.J. (Eds.). *Handbook of experimental pollination biology*. New York, Van Nostrand & Reinhold.
 Buzato, S., Sazima, M. & Sazima, I. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three atlantic forest sites. *Biotropica* 32: 824-841.
 Carpenter, F.L. 1983. Pollination energetics in avian communities: simple concepts and complex realities. Pp. 215-234. In: Jones, C.E. & Little, R.L. (Eds.). *Handbook of experimental pollination biology*. New York, Van Nostrand & Reinhold.
 Castellanos, M.C.; Wilson, P. & Thomson, J.D. 2003. Pollen transfer by hummingbirds and bumblebees, and the divergence of pollination modes in Penstemon. *Evolution* 57: 2742-2752.
 Castro, C.C. & Oliveira, P.E.A.M. 2001. Reproductive biology of the protandrous *Ferdinandusa speciosa* Pohl (Rubiaceae) in southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 24: 167-172.
 Coelho, C.P. & Barbosa, A.A.A. 2003. Biologia reprodutiva de *Palicourea macrobotrys* Ruiz & Pavon (Rubiaceae): um possível caso de homostilia no gênero *Palicourea* Aubl. *Revista Brasileira de Botânica* 26: 403-413.
 Coelho, C.P. & Barbosa, A.A.A. 2004. Biologia reprodutiva de *Psychotria poeppigiana* Mült. Arg. (Rubiaceae) em mata de galeria. *Acta Botanica Brasilica* 18: 481-489.
 Consolaro, H.; Silva, E.B. & Oliveira, P.E. 2005. Variação floral e biologia reprodutiva de *Manettia cordifolia* Mart. (Rubiaceae). *Revista Brasileira de Botânica* 28: 85-94.
 Dafni, A. 1992. *Pollination Ecology - A Practical Approach*. New York, Oxford University Press.
 De Jong, T.J. 2000. From pollen dynamics to adaptive dynamics. *Plant Species Biology* 15: 31-41.
 Fenster, C.B.; Armbruster, W.S.; Wilson, P.; Dudash, M.R. & Thomson, J.D. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology and Systematics* 35: 375-403.
 Fidalgo, O. & Bononi, V.L.R. 1984. *Técnicas de coleta, preservação e herbarização de material botânico*. São Paulo, Instituto de Botânica/Secretaria do Meio Ambiente.
 Ford, H.A.; Paton, D.C. & Forde, N. 1979. Birds as pollinators of Australian plants. *New Zealand Journal of Botany* 17: 509-19
 Franceschinelli, E.V. & Bawa, K.S. 2000. The effect of ecological factors on the mating system of a South American shrub species (*Helicteres brevispira*). *Heredity* 84: 116-123.
 Freitas, L.; Galetto, L. & Sazima, M. 2006. Pollination by hummingbirds and bees in eight syntopic species and a putative hybrid of Ericaceae in Southeastern Brazil. *Plant Systematics and Evolution* 258: 49-61.
 Galetto, L. & Bernadello, G. 2005. Rewards in flowers - Néctar. Pp. 261-313. In: Dafni, A., Kevan, P.G. & Husband, B.C. (Eds.). *Practical Pollination Biology*. Ontário, Enviroquest.
 Grantsau, R. 1989. *Os Beija-flores do Brasil*. Rio de Janeiro, Expressão e Cultura.
 Hermann, P.M. & Palser, B.F. 2000. Stamen development in Ericaceae, I. Anther wall, microsporogenesis, inversion, and appendages. *American Journal of Botany* 87: 934-957.
 Kearns, C.A. & Inouye, D.W. 1993. *Techniques for Pollination Biologists*. Niwot, University Press of Colorado.
 Kron, K.A.; Powell, E.A. & Luteyn J.L., 2002. Phylogenetic relationships within the blueberry tribe (Vaccinieae, Ericaceae) based on sequence data from Matk and nuclear ribosomal ITS regions, with comments on the placement of *Satyria*. *American Journal of Botany* 89: 327-336.
 Lima, S.C.; Rosa, R. & Feltran-Filho, A. 1989. Mapeamento do uso do solo no município de Uberlândia - MG, através de imagens TM/LANDSAT. *Sociedade & Natureza* 1: 127-145.
 Luteyn, J.L. 2002. Diversity, adaptation, and endemism in Neotropical Ericaceae: Biogeographical Patterns in the Vaccinieae. *The Botanical Review* 68: 55-87.

- Luteyn, J.L. 2004. Ericaceae (Heath Family). Pp. 140-143. In: Smith, N.; Mori, S.A.; Henderson, A.; Stevenson, D.W.M. & Heald, S.V. (Eds.). **Flowering Plants of The Neotropics**. Princeton, Princeton University Press.
- Maloof, J.E. 2001. The effects of a bumble bee nectar robber on plant reproductive success and pollinator behavior. **American Journal of Botany** **88**: 1960-1965.
- Marques, M.C.M. & Klein, R.M. 1975. **Ericáceas - Flora Ilustrada Catarinense**. Itajaí, Herbário Barbosa Rodrigues.
- Martin, F.W. 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. **Stain Technology** **34**: 125-128.
- McDade, L.A. & Weeks, J.A. 2004. Nectar in hummingbird-pollinated Neotropical Plants II: Interactions with flower visitors. **Biotropica** **36**: 216-230.
- Medrano, M.; Herrera, C.M. & Barrett, S.C.H. 2005. Herkogamy and Mating Patterns in the Self-compatible Daffodil *Narcissus longispathus*. **Annals of Botany** **95**: 1105-1111.
- Navarro, L. 1999. Pollination ecology and effect of nectar removal in *Macleania bullata* (Ericaceae). **Biotropica** **31**: 618-625.
- Navarro, L.; Guitián, P. & Ayensa, G. 2008. Pollination ecology of *Distigma stereophyllum* (Ericaceae) in south-western Colombia. **Plant Biology** **10**: 512-518.
- Newstrom, L. E.; Frankie, G. W. & Baker, H.G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. **Biotropica** **26**: 141-159.
- Ormond, W.T.; Pinheiro, M.C.B.; Lima, H.A.; Correia, M.C.R. & Pimenta, M.L. 1993. Estudo das recompensas florais das plantas da Restinga de Maricá – Itaipuaçu, RJ. I – Nectaríferas. **Boletim do Herbarium Bradeum** **6**: 179-195.
- Radford, A.E.; Dickinson, W.C.; Massey, J.R. & Bell, C.R. 1974. **Vascular plant systematics**. New York, Harper & Row Publishers.
- Rathcke, B.J. 2003. Floral longevity and reproductive assurance: seasonal patterns and an experimental test with *Kalmia latifolia* (Ericaceae). **American Journal of Botany** **90**: 1328-1332.
- Rosa, R.; Lima, S.C. & Assunção, W.L. 1991. Abordagem preliminar das condições climáticas de Uberlândia (MG). **Sociedade e Natureza** **3**: 91-108.
- Sick, H. 1997. **Ornitologia Brasileira**. Rio de Janeiro, Ed. Nova Fronteira.
- Stiles, F.G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. **Ecology** **56**: 258-301.
- Stiles, F.G. 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central América. **Annual of the Missouri Botanical Garden** **68**: 323-351.
- Teixeira, L.A.G. & Machado, I.C. 2004. *Sabicea cinerea* Aubl. (Rubiaceae): distília e polinização em um fragmento de floresta Atlântica em Pernambuco, Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** **27**: 193-204.
- Webb, C.J. & Lloyd, D.G. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms - II Herkogamy. **New Zealand Journal of Botany** **24**: 163-178.