



Nota Científica / Short Communication

Polinização por vibração em *Saxofridericia* (Poales: Rapateaceae): o caso de *S. brasiliensis* e abelhas Euglossini

Buzz pollination in Saxofridericia (Poales: Rapateaceae): the case of S. brasiliensis and Euglossini bees

Amauri Herbert Krahl^{1,5,6}, Alexsandro Zidko², Marcos Melo Corrêa³ & Antonio Carlos Webber⁴

Resumo

Foram realizadas observações a respeito da biologia reprodutiva de uma espécie de Rapateaceae recentemente descrita (*Saxofridericia brasiliensis*) em uma área de Campina Fechada periodicamente alagada. Durante o período de floração, as inflorescências foram ensacadas com o intuito de identificar se a espécie forma frutos por meio de autopolinização espontânea. A espécie apresenta tricomas na base das pétalas que se coraram com o uso de Vermelho Neutro e possui como principais agentes polinizadores fêmeas de nove espécies de *Euglossa*, que realizam a coleta de pólen por meio da vibração das anteras. Contudo novos estudos são necessários para entender por completo as estratégias reprodutivas para a família, em virtude de relatos da existência de polinização por beija-flores na tribo Schoenocephalieae dada a presença de nectários.

Palavras-chave: *Augochloropsis*, *Euglossa*, melitofilia, polinização por vibração, tricomas.

Abstract

The reproductive biology of *Saxofridericia brasiliensis* species a recently described species, was observed in an area of periodically flooded ("Campina") in the Amazon region. During the flowering period, inflorescences were bagged to identify if the species could form fruits through spontaneous self-pollination. The flowers presents trichomes at the base of the petals that stained by neutral red. The main pollinators were females of nine species of *Euglossa*, which collect pollen by vibrating the anthers. However, new studies are needed to fully understand the reproductive strategies in the family, as the pollination by hummingbirds was reported in the tribe Schoenocephalieae, due to the presence of nectaries.

Key words: *Augochloropsis*, *Euglossa*, melittophily, buzz pollination, trichomes.

O gênero *Saxofridericia* R. H. Schomb. está incluso na família Rapateaceae e é composto por 11 espécies quase que exclusivas das Guianas (Forzza & Costa 2005; Berry 2004; Berry & Krahl 2017). No Brasil, o gênero está constituído por seis espécies de ocorrência amazônica, distribuídas pelos estados do Amazonas, Pará, Roraima e

Amapá (Berry & Krahl 2017; BFG 2018). Dentre estas espécies se destaca *Saxofridericia brasiliensis* P.E. Berry & Krahl, que se trata de uma nova espécie recentemente descrita para o estado do Amazonas e que necessita de uma melhor compreensão quanto a sua ecologia (Berry & Krahl 2017). De 6 a 8% das angiospermas possuem anteras poricidas, em

¹ Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, Depto. Botânica, Prog. Pós-graduação em Botânica, Av. André Araújo 2936, Aleixo, 69060-001, Manaus, AM, Brazil.

² Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, Prog. Pós-graduação em Ciências Florestais Tropicais, Av. André Araújo 2936, Aleixo, 69060-001, Manaus, AM, Brazil.

³ Universidade Federal do Amazonas - UFAM, Prog. Pós-graduação em Diversidade Biológica, Av. Gal. Rodrigo Otávio Jordão Ramos 3000, Japiim II, 69077-000, Manaus, AM, Brazil.

⁴ Universidade Federal do Amazonas - UFAM, Depto. Biologia, Inst. Ciências Biológicas - ICB, Av. Gal. Rodrigo Otávio Jordão Ramos 3000, Japiim II, 69077-000, Manaus, AM, Brazil.

⁵ ORCID: <<https://orcid.org/0000-0001-7862-9624>>

⁶ Autor para correspondência: amaurikrahl@hotmail.com

que o pólen é liberado por meio de poros apicais nas anteras (Buchman 1983), assim como ocorre em espécies de Rapateaceae (Venturelli & Bouman 1988; Oriani & Scatena 2013). De uma forma geral, espécies desta família englobam características que indicam serem polinizadas por vibração, como por exemplo, a presença de anteras oblongas, com deiscência poricida e de coloração amarela, além da ausência de nectários na maioria das espécies (Berry 2004).

De maneira geral, poucos estudos foram realizados para esta família (e.g., Carlquist 1961; Venturelli & Bouman 1988; Givnish *et al.* 1999, 2000, 2004; Crayn *et al.* 2001; Forzza & Costa 2005; Rodrigues & Flores 2010; Oriani & Scatena 2013; Daltini *et al.* 2015). Ainda mais escassos são os trabalhos que tratam, com maior detalhamento, os mecanismos envolvidos no processo de polinização em espécies de Rapateaceae. A biologia reprodutiva de *Rapatea paludosa* Aubl. foi estudada na Guiana Francesa (Hentrich 2008) e abelhas Euglossini foram relatadas como as principais visitantes das espécies da família (Costa & Forzza 1999). A melitofilia também está presente em *Stegolepis angustata* Gleason (Ramírez 1992). Além disso, Givnish *et al.* (2010) também discute a polinização por beija-flores na tribo Schoenocephalieae, da qual há alguns membros no Brasil, como por exemplo espécies do gênero *Schoenocephalum* Seub. (BFG 2018). Diante da carência de estudos referentes à biologia floral e polinização para a família Rapateaceae, este trabalho visou descrever os mecanismos de polinização e aspectos da biologia floral de *S. brasiliensis*, em uma área de campina fechada na Amazônia Central.

O estudo foi conduzido de 07 a 14 de julho de 2011 e de 18 a 23 de julho de 2012, em uma área localizada no Ramal do Vale do Novo Amanhecer, próximo ao Sítio Toca da Onça, lote 627, situado próximo ao Ramal do Pau Rosa com entrada no km 21 da BR-174 que liga Manaus a Roraima, norte do município de Manaus, estado do Amazonas. As observações referentes ao comportamento e horário de visitas foram realizadas em campo, das 06:00h até às 14:00h, totalizando 112 horas de observações. Ressalta-se que após às 14:00h não há registro de visitas às flores de *S. brasiliensis*, conforme observado em três ocasiões (três dias). A vegetação está situada sobre solo arenoso branco e é classificada como campina fechada (Anderson 1981). Durante o período chuvoso, que compreende de novembro a maio, diversos alagadiços são formados no interior da campina.

Inflorescências (N = 8) de cinco indivíduos distantes aproximadamente dois metros entre si foram marcadas e observadas com o intuito de registrar a duração das flores, bem como quantificar a produção total de flores e o número total de flores abertas por dia em cada inflorescência. A caracterização morfológica floral foi realizada por meio de três indivíduos coletados na área de estudo. Inflorescências foram conservadas em álcool a 70% para que a caracterização fosse obtida com o auxílio de lupa estereoscópica. O material testemunho foi herborizado segundo os procedimentos usuais descritos por Mori *et al.* (1989) e depositado no herbário do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA 243980, INPA 243981 e INPA 259276).

A receptividade do estigma foi verificada por meio da adição de uma gota de peróxido de hidrogênio no ápice do estigma de flores recém-abertas. Este teste foi realizado no início da abertura floral bem como no final do dia, período que coincide com a senescência das flores (Kearns & Inouye 1993; Dafni & Maués 1998). A identificação de osmóforos foi feita por meio da imersão de dez flores em um frasco contendo Vermelho Neutro durante 15 minutos. Aquelas partes coradas de vermelho indicam a presença potencial das estruturas responsáveis por exalar odores (Vogel 1963; Kearns & Inouye 1993). A caracterização olfativa foi realizada pela parte da manhã em flores recém-abertas. Para a observação da antese (abertura floral), cinco indivíduos foram monitorados durante três dias, a partir das 4:00h. Com o intuito de realizar a caracterização anatômica de estruturas que coraram com Vermelho Neutro, 15 flores foram conservadas e fixadas em formalina neutra tamponada a 10% (FNT) durante 24 horas e em seguida em álcool a 70% para a análise anatômica. Pétalas foram clarificadas com hipoclorito de sódio (Kraus & Arduin 1997), coloridas com Azul de Astra e Safranina (proporção 9:1 respectivamente) (Bukatsch 1972) e montadas em gelatina glicerizada contendo fenol (Kaiser 1880) e observadas em microscópio óptico (marca Zeiss com câmera Canon PC1252 acopada).

Foi feito o registro fotográfico do mecanismo de polinização, sendo os visitantes florais capturados e depositados na coleção entomológica do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), após a identificação por especialistas. Para verificar a eficiência dos polinizadores na transferência de pólen, um pequeno cubo de gelatina glicerizada contendo fenol foi esfregado no ápice do estigma

após as visitas ($N = 25$ flores). Posteriormente, em laboratório, foram derretidos em estufa sobre lâminas, as quais foram analisadas em microscópio óptico para a procura de grãos de pólen da espécie estudada (Beattie 1971; Kearns & Inouye 1993).

E cinco indivíduos foram previamente isolados 297 flores ($N_{\text{inflo}} = 5$) com tecido voile, antes mesmo que as flores imaturas perfurassem o involúcro da inflorescência para a ocorrência da antese. Este procedimento teve o intuito de identificar se ocorre autopolinização espontânea na espécie em questão (Kearns & Inouye 1993). Para determinar o sucesso reprodutivo de *S. brasiliensis* em condições naturais, flores expostas de oito indivíduos, com uma inflorescência cada, foram marcadas aleatoriamente em campo, para posterior conferência de frutos formados em relação ao número total de flores produzidas.

As flores de *S. brasiliensis* (Fig. 1a-c) apresentam como características morfológicas importantes, corola trímera com pétalas de coloração amarelada, anteras oblongas, rugosas e com um poro subapical (*i.e.*, deiscência poricida), além disso, o estilete ultrapassa a altura dos estames, projetando assim o ápice do estigma. O pólen provavelmente é a única recompensa floral, uma vez que nectários não foram detectados, conforme já observado para a maioria das espécies do gênero *Saxofridericia* (Berry 2004). As flores apresentam antese sucedendo ao nascer do sol ou nas primeiras horas da manhã. Neste momento as anteras se encontram abertas e o pólen se apresenta disponível e o estigma se encontra receptivo. As flores da espécie apresentam características morfológicas associadas à atração de abelhas (melitofilia) (Faegri & van der Pijl 1979), e permitem se inferir que a polinização ocorre por meio de agentes polinizadores capazes de realizar a vibração das anteras (Buchmann 1983). A ocorrência de características florais semelhantes e polinização por abelhas através de vibração é conhecida em representantes de outras famílias, tais como, em Melastomataceae (Santos *et al.* 2010), Solanaceae (Oliveira-Filho & Oliveira 1988), Ochnaceae (Nadia & Machado 2005) e também em leguminosas, como por exemplo, em *Cassia* (Michener 1962), *Chamaecrista* (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1988) e *Senna* (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1988; Carvalho & Oliveira 2003). Com relação às anteras oblongas e poricidas, sua evolução teria ocorrido em resposta à polinização por vibração, uma vez que existe um direcionamento dos grãos

de pólen para o corpo do polinizador, minimizando assim a sua perda, além que anteras poricidas também conferem maior proteção aos grãos de pólen (Endress 1994). Além disso, o formato das anteras impossibilita que algumas abelhas de menor tamanho vibrem as anteras uma por uma, o que tornaria o contato com o estigma casual (Bezerra & Machado 2003; Nadia & Machado 2005).

Cada inflorescência de *S. brasiliensis* produziu em média 50,88 flores ($N_{\text{ind}} = 8$; $N_{\text{infl}} = 8$; Max. = 78; Mín = 36), sendo que uma média de 2,39 flores estavam abertas por dia ($N_{\text{ind}} = 8$; $N_{\text{infl}} = 8$; $N_{\text{flor}} = 115$; máx. = 5; mín. = 0), as quais possuem a duração de um dia. A abertura floral se inicia por volta das 5:00h, antes mesmo da incidência dos primeiros raios solares. Neste momento, o estigma já se apresenta receptivo (antese), permanecendo assim até o final do dia, quando as flores começam a se fechar, por volta das 17:00h. Além das anteras com deiscência apical, outras características estão relacionadas à polinização vibrátil, tais como, longos períodos de floração, abundância de flores ao longo deste período e a abertura diária de flores novas (Buchmann & Hurley 1978; Buchmann 1983), as quais são observadas em *S. brasiliensis*. Do total de 297 flores amostradas, nenhum fruto foi formado por meio de autopolinização espontânea, demonstrando haver necessidade de um vetor biótico para que ocorra o transporte de pólen das anteras até o estigma da própria flor ou que a espécie é autoincompatível. Em relação ao sucesso reprodutivo em condições naturais foi verificada uma taxa de 47,17% (407 flores amostradas).

Por meio do olfato humano foi possível detectar durante o início da antese (5:00h–6:00h) um discreto odor adocicado que persiste até o final da manhã (11:00h). Através do teste de Vermelho Neutro foi possível observar que algumas partes das pétalas (porção mediana e basal) e sépalas (toda) se coraram e, além destas partes, tricomas filiformes presentes na epiderme da parte basal das pétalas e pequenas partes das anteras também se coraram (Fig. 1d-e). Aparentemente não foi emitido odor por parte dos grãos de pólen. Os tricomas da espécie são unisseriados e multicelulares (Fig. 1f) e semelhantes aos tricomas presentes na bainha foliar e nas partes florais de outras espécies de Rapateaceae (Oriani & Scatena 2013; Daltini *et al.* 2015). Além da possível participação na produção de odor, estes tricomas podem atuar de forma potencial na produção de mucilagem que pode estar relacionada com a proteção de determinadas partes florais contra os raios solares (Givnish *et al.*

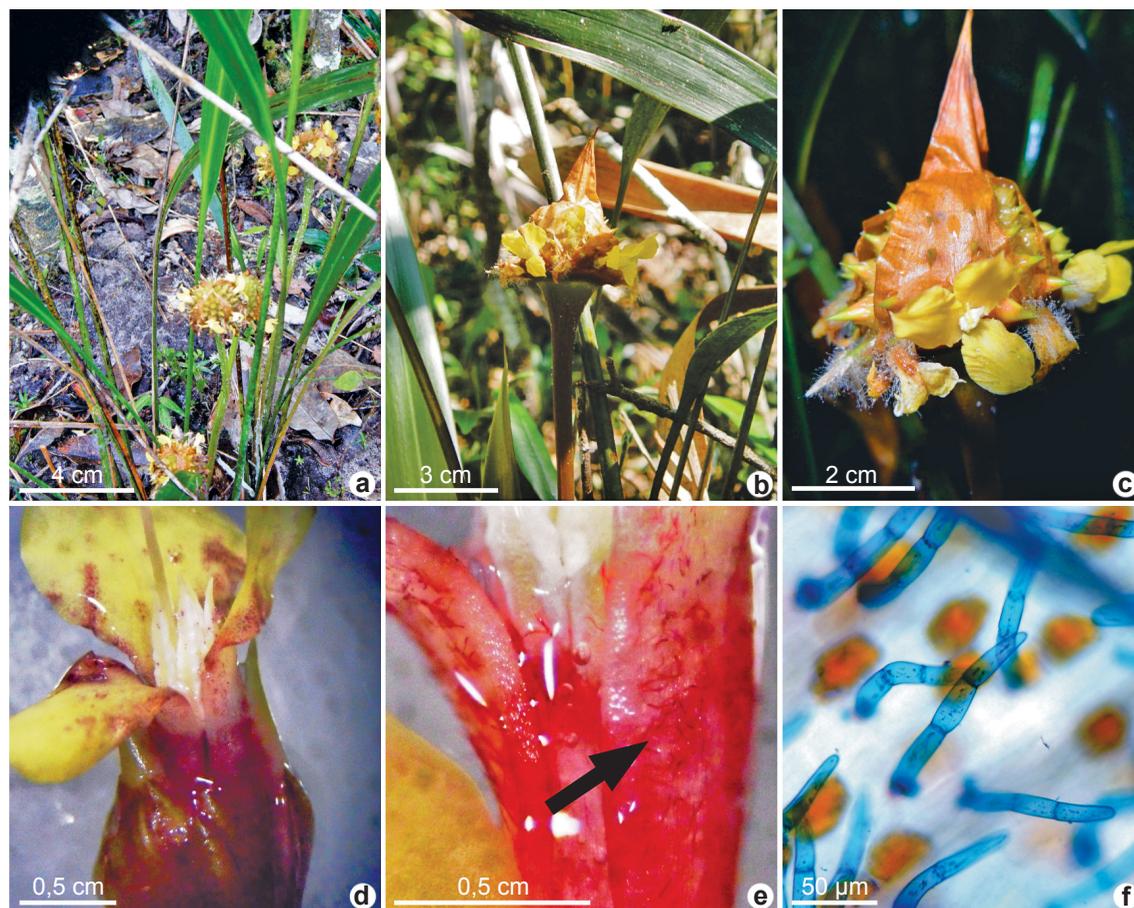


Figura 1 – a-f. *Saxofridericia brasiliensis* – a. hábito; b-c. inflorescência; d-e. flor após o teste de vermelho neutro evidenciando os tricomas corados; f. tricomas.

Figure 1 – a-f. *Saxofridericia brasiliensis* – a. habit; b-c. inflorescence; d-e. flower after the neutral red test showing the colored trichomes; f. trichomes.

2000, 2004). Entretanto a sua produção pode estar relacionada com outras funções, dependendo da natureza química da substância. Como exemplo dessas funções está a defesa contra patógenos, possíveis herbívoros, temperaturas extremas e da perda excessiva de água (Werker 2000). Algumas dessas funções podem estar presentes na mucilagem de *S. brasiliensis*, dada a herbivoria por formigas cortadeiras e ocorrência de fungos em partes florais que não possuem contato com a mucilagem, tais como o ápice das pétalas, estigma e estilete.

Foram observadas várias visitas de abelhas fêmeas de nove espécies de *Euglossa*, as quais foram identificadas até nível de gênero devido às dificuldades da taxonomia das fêmeas de Euglossini. As abelhas realizaram a coleta de pólen nas flores por vibração das anteras (Fig.

2a-d), sendo consideradas desta forma como polinizadores legítimos, uma vez que realizaram a remoção do pólen, apresentaram visitas constantes, possuem morfologia compatível com a flor e por tocar o estigma durante a remoção do pólen (sensu Alves-dos-Santos *et al.* 2016). As visitas se iniciaram por volta das 7:00h, período em que se dava início a incidência dos primeiros raios luminosos no interior da floresta. As visitas se cessaram por volta das 12:00h, sendo o período entre 7:00h e 10:00h aquele com maior frequência de visitação. Cada visita tinha um intervalo de aproximadamente dez minutos uma da outra. Geralmente este tipo de frequência de visitação se dá pela diminuição do recurso diante das inúmeras visitas que são realizadas (Bezerra & Machado 2003; Nádia & Machado 2005) ou ainda pela relação com as temperaturas mais baixas

pelo período da manhã em que a vibração das anteras atuaria na termorregulação desses insetos (Buchmann 1983).

As visitas das nove espécies de *Euglossa* se iniciavam com a inspeção da inflorescência, em que a abelha ficava em torno de cinco segundos sobrevoando em frente a flor. Em seguida realizava o pouso e posteriormente buscava uma posição adequada para realizar a coleta do pólen por meio da vibração das anteras (cerca de três segundos), quando conseqüentemente tocava o estigma que se encontra projetado para fora do conjunto de anteras. Após a coleta, ela sobrevoava novamente a flor, enquanto transferia o pólen coletado para as corbículas. Além disso, projetava a glossa para fora várias vezes. Estes dois procedimentos eram repetidos por três a quatro vezes na mesma flor, e em seguida, a fêmea geralmente se dirigia para a flor mais próxima da inflorescência para realizar novamente este processo. Ao visitar todas ou a maioria das flores, a abelha se deslocava para a inflorescência do lado mais próxima do mesmo ou de um indivíduo diferente distante a aproximadamente dois metros de distância. A eficiência geral destas abelhas na transferência polínica foi confirmada uma vez que em todos os cubos de gelatina glicerinada esfregados no ápice dos estigmas continham o pólen da espécie em questão.

Além das nove espécies de fêmeas de *Euglossa*, outra espécie de abelha (*Augochloropsis* sp.), também foi observada ocasionalmente nas flores de *S. brasiliensis* durante as observações do ano de 2012. Desta forma, por apresentar baixa quantidade de visitas (total de três visitas durante todo o período de observações) e por não conseguir vibrar o conjunto de anteras, foi considerada como polinizador eventual. Esta abelha apresentou comportamento semelhante de visitação apresentado pelas espécies de *Euglossa*. O mesmo comportamento de transferência do pólen para a escopa pelo Halictidae observado também foi observado no trabalho de Michener *et al.* (1978). Espécies de Halictidae, apesar do menor porte quando comparadas com abelhas Euglossini, são visitantes legítimos de várias espécies que possuem flores com anteras poricidas, como acontece em Ochnaceae (Nadia & Machado 2005). Contudo podem atuar como pilhadoras em flores que apresentam o dobro do seu tamanho como ocorre em espécies de Solanaceae (Bezerra & Machado 2003). É ressaltado também que espécies de *Augochloropsis* já foram vistas

vibrando individualmente as anteras das flores de *Cambessedesia hilariana* (Fracasso & Sazima 2004). Além disso, em flores de *Senna*, *Cassia* e *Chamaecrista*, pequenas abelhas da família Halictidae também podem vibrar as anteras individualmente (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1988), como por exemplo em *Senna sylvestris*, (Carvalho & Oliveira 2003). *Scaptotrigona* sp. foi observada por uma única vez visitando as flores de *S. brasiliensis*. Porém trata-se apenas de um visitante ilegítimo, devido ao seu comportamento durante a visita. Não tivemos indícios de coleta de pólen diretamente das anteras ou coleta de algum outro tipo de recurso floral. A visita durou aproximadamente dez segundos. Desta maneira, possivelmente recolheu o pólen que se encontrava na superfície das pétalas, após ter sido vibrada. Ressalta-se que abelhas que buscam o pólen espalhado por outro visitante geralmente não efetuam a polinização, atuando apenas como pilhadora da recompensa floral (Wille 1963; Renner 1989).

Espécies de formigas cortadeiras (Fig. 2e-f), *Acromyrmex hystrix* (Latreille 1802) e *Trachymyrmex cornetzi* (Forel 1912), também foram observadas visitando as flores. As interações com as flores foram antagonísticas, cortando as peças florais e deixando as flores menos atrativas. Estas espécies foram observadas realizando cortes de pétalas, anteras e estigma a partir das 10:00h, período em que a maioria das flores já tinha sido visitada pelas fêmeas de *Euglossa*. As partes florais cortadas não continham impregnação de mucilagem.

Conforme esperado, *S. brasiliensis* foi visitada por abelhas capazes de vibrar as anteras para realizar a coleta de pólen. Em *Rapatea paludosa* Aubl. (Rapateaaceae) na Guiana Francesa, *Euglossa* cf. *chalybeata* (Friese 1925) visitou as flores desta espécie para coleta de pólen, com o mesmo comportamento geral aqui observado (Hentrich 2008). Também foram relatadas visitas por abelhas Euglossini em *R. paludosa*, dentre elas fêmeas de *Euglossa* que atuam como visitantes legítimos, além de visitas por abelhas Meliponini, que atuam apenas como pilhadores de pólen. A polinização por abelhas foi observada em *Stegolepis angustata* (Ramírez 1992), espécie também polinizada por meio da vibração das anteras (Givnish 2010). Além desses casos, abelhas do gênero *Euglossa* também são visitantes florais de outras famílias que possuem anteras poricidas, nas quais realizam a coleta de pólen por meio da



Figura 2 – a-f. Visitantes florais de *Saxofridericia brasiliensis* – a-d. espécies de *Euglossa*; e-f. formigas cortadeiras (Formicidae: Attini).

Figure 2 – a-f. Floral visitors of *Saxofridericia brasiliensis* – a-d. species of *Euglossa*; e-f. leaf-cutting ants (Formicidae: Attini).

vibração das anteras (*e.g.*, Bezerra & Machado 2003; Oliveira-Rebouças & Gimenes 2004).

De maneira geral este trabalho elucidada de forma substancial a ecologia reprodutiva de uma espécie recentemente descrita, bem como preenche uma lacuna na falta de conhecimento para um grupo pouco explorado em relação à biologia reprodutiva, como é o caso das espécies de Rapateaceae. Entretanto, falta muito para a compreensão das estratégias reprodutivas na família, bem como de outros sistemas, uma vez que Givnish *et al.* (2010) também indica polinização por beija-flores na tribo Schoenocephalieae, em virtude da presença de nectários.

Os autores agradecem ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), a bolsa de Mestrado ofertada ao primeiro autor, a qual

possibilitou que este trabalho fosse conduzido; e ao Programa de Pós-Graduação em Botânica (PPGBot) do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), a estrutura e logística oferecida para que as observações de campo ocorressem.

Referências

- Alves-dos-Santos I, Silva CI, Pinheiro M & Kleinert AMP (2016) Quando um visitante floral é um polinizador? *Rodriguésia* 67: 295-307.
- Anderson AB (1981) White-sand vegetation of Brazilian Amazonia. *Biotropica* 13: 199-210.
- Beattie AJ (1971) A technique for the study of insect born pollen. *Pan-Pacific Entomologist* 47: 82.
- Berry PE (2004) Rapateaceae. *In*: Steyermark JA, Berry PE, Yatskieuych K & Holst BK (eds.) *Flora of the Venezuelan Guayana*. Vol. 8. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis. Pp. 413-472.

- Berry PE & Krahl AH (2017) A new species of *Saxofridericia* subgenus *Acrotheca* (Rapateaceae) from Amazonas state, Brazil. *Phytotaxa* 326: 284-288.
- Bezerra ELS & Machado IC (2003) Biologia floral e sistema de polinização de *Solanum stramonifolium* Jacq. (Solanaceae) em remanescente de Mata Atlântica, Pernambuco. *Acta Botânica Brasilica* 17: 247-257.
- BFG - The Brazil Flora Group (2018) Brazilian Flora 2020: innovation and collaboration to meet Target 1 of the Global Strategy for Plant Conservation (GSPC). *Rodriguésia* 69: 1513-1527.
- Buchmann SL & Hurley JP (1978) A biophysical model for buzz pollination in Angiosperms. *Journal of Theoretical Biology* 72: 639-657.
- Buchmann SL (1983) Buzz pollination in angiosperms. In: Jones CE & Little RJ (eds.) *Handbook of experimental pollination biology*. Scientific and Academic Editions, Van Nostrand Reinhold, New York. Pp. 73-113.
- Bukatsch F (1972) Bemerkungen zur Doppelfärbung Austrablau Safranin. *Mikrokosmos* 61: 255.
- Carlquist S (1961) Pollen morphology of Rapateaceae. *Aliso* 5: 39-66.
- Carvalho DA & Oliveira PE (2003) Biologia reprodutiva e polinização de *Senna sylvestris* (Vell.) H.S. Irwin & Barneby (Leguminosae, Caesalpinioideae). *Revista Brasileira de Botânica* 26: 319-328.
- Costa MAS & Forzza RC (1999) Rapateaceae. In: Ribeiro JELS, Hopkins MJG, Vicentini A, Sothers CA, Costa MAS, Brito JM, Souza MAD, Martins LG, Assunção PACL, Pereira EC, Silva CF, Mesquita MR & Procópio LC (eds.) *Flora da Reserva Ducke: guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central*. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, Manaus. Pp. 688-689.
- Crayn DM, Smith JAC & Winter K (2001) Carbon-isotope ratios and photosynthetic pathways in the neotropical family Rapateaceae. *Plant Biology* 3: 569-576.
- Dafni A & Maués MM (1998) A rapid and simple procedure to determine stigma receptive. *Sex Plant Reprod* 11: 177-180.
- Daltini AL, Oriani A & Scatena VL (2015) Leaf and inflorescence axis anatomy of Brazilian species of Rapateoideae (Rapateaceae, Poales). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 87: 157-171.
- Endress PK (1994) *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. Cambridge University Press, Cambridge. 311p.
- Faegri K & van der Pijl L (1979) *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, Oxford. 244p.
- Forzza RC & Costa MAS (2005) Flora da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil: Rapateaceae. *Rodriguésia* 56: 177-181.
- Fracasso CA & Sazima M (2004) Polinização de *Cambessedesia hilariana* (Kunth) D.C. (Melastomataceae): sucesso reprodutivo versus diversidade, comportamento e frequência de visitas de abelhas. *Revista Brasileira de Botânica* 27: 797-804.
- Givnish TJ, Evans TM, Pires JC & Sytsma KJ (1999) Polyphyly and convergent morphological evolution in Commelinales and Commelinidae: evidence from rbcL sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 12: 360-385.
- Givnish TJ, Evans TM, Zjhra ML, Patterson TB, Berry PE & Sytsma KJ (2000) Molecular evolution, adaptive radiation, and geographic diversification in the amphiatlantic family Rapateaceae: evidence from ndhF sequences and morphology. *Evolution* 54: 1915-1937.
- Givnish TJ, Ames M, McNeal JR, McKain MR, Steele PR, Pamphilis CW, Graham SW, Pires JC, Stevenson DW, Zomlefer WB, Briggs BG, Duvall MR, Moore MJ, Heaney JM, Soltis DE, Soltis PS, Thiele K & Leebens-Mack JH (2010) Assembling the tree of the monocotyledons: plastome sequence phylogeny and evolution of Poales. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 97: 584-616.
- Givnish TJ, Millam KC, Evans TM, Hall JC, Pires JC, Berry PE & Sytsma KJ (2004) Ancient vicariance or recent long-distance dispersal? Inferences about phylogeny and South American-African disjunctions in Rapateaceae and Bromeliaceae based on ndhF sequence data. *International Journal of Plant Sciences* 165: S35-S54.
- Gottsberger G & Silberbauer-Gottsberger I (1988) Evolution of flower structure and pollination in Neotropical Cassinae (Caesalpinioideae) species. *Phyton (Austria)* 28: 293-320.
- Hentrich H (2008) The reproductive biology of Euglossine-pollinated plants in the Natural Reserve Nouragues, French Guiana. *Dissertação de Mestrado*. Natuwissenschaften der Universität Ulm, Ulm. 177p.
- Kaiser E (1880) Verfahren zur Herstellung einer tadellosen Glycerin-Gelatine. *Botanische Zentralblatt* 180: 25-26.
- Kearns C & Inouye W (1993) *Techniques for pollination biologists*. University Press of Colorado, Niwot. 583p.
- Kraus JE & Arduin M (1997) *Manual básico de métodos em morfologia*. Edur, Rio de Janeiro. 198p.
- Michener CD (1962) An interesting method of pollen collecting by bees from flowers with tubular anthers. *Revista de Biologia Tropical* 10: 167-175.
- Michener CD, Winston ML & Jander R (1978) Pollen manipulation and related activities and structures in bees of the family Apidae. *The University of Kansas Science Bulletin* 51: 575-601.
- Mori SA, Silva LA, Lisboa G & Coradin L (1989) *Manual de manejo do herbário fanerogâmico*. Ceplac, Ilhéus. 104p.

- Nadia TL & Machado IC (2005) Polinização por vibração e sistema reprodutivo de duas espécies de *Sauvagesia* L. (Ochnaceae). *Revista Brasileira de Botânica* 28: 255-265.
- Oliveira-Filho AT & Oliveira LCA (1988) Biologia floral de uma população de *Solanum lycocarpum* St. Hil. (Solanaceae) em Lavras, MG. *Revista Brasileira de Botânica* 11: 23-32.
- Oliveira-Rebouças P & Gimenes M (2004) Abelhas (Apoidea) visitantes de flores de *Comolia ovalifolia* DC Triana (Melastomataceae) em uma área de restinga na Bahia. *Neotropical Entomology* 33: 315-320.
- Oriani A & Scatena VL (2013) The taxonomic values of floral characters in Rapateacea (Poales-Monocotyledons). *Plant Systematics and Evolution* 299: 291-303.
- Ramírez N (1992) Especificidad de los sistemas de polinización em uma comunidade arbustiva de la Guyana Venezolana. *Ecotropicos* 5: 1-19.
- Renner SS (1989) A survey of reproductive biology in Neotropical Melastomataceae and Memecylaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 76: 496-518.
- Rodrigues RS & Flores AS (2010) Novas ocorrências de Rapateaceae para o Brasil. *Acta Botânica Brasilica* 24: 1096-1099.
- Santos APM, Romero R & Oliveira PEAM (2010) Biologia reprodutiva de *Miconia angelana* (Melastomataceae), endêmica da Serra da Canastra, Minas Gerais. *Revista Brasileira de Botânica* 33: 333-341.
- Venturelli M & Bouman F (1988) Development of ovule and seed in Rapateaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 97: 267-294.
- Vogel S (1963) Duftdrüsen im dienste der bestäubung: über bau und funktion der osmophoren. *Abhandlungen der Akademie der Wissenschaften und der Literatur in Mainz Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Klasse* 10: 601-763.
- Werker E (2000) Trichome diversity and development. *In: Hallahan DL & Gray JC (eds.) Plant trichomes.* Academic Press, London. Pp. 1-30.
- Wille A (1963) Behavioural adaptations of bees for pollen collecting from *Cassia* flowers. *Revista de Biologia Tropical* 11: 205-210.

Editor de área: Dr. Leandro Freitas

Artigo recebido em 14/11/2017. Aceito para publicação em 17/05/2019.



This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License.