
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
BIOLOGIA VEGETAL

**Morfoanatomia dos capítulos e biologia da
polinização de *Syngonanthus elegans* (Bong.) Ruhland
(Eriocaulaceae - Poales)**

ALINE ORIANI

**Orientadora: Profa. Dra. Vera Lucia Scatena
Co-orientador: Prof. Dr. Paulo Takeo Sano**

Dissertação apresentada ao Instituto
de Biociências do Campus de Rio
Claro, Universidade Estadual
Paulista, como parte dos requisitos
para obtenção do título de Mestre em
Ciências Biológicas (Biologia
Vegetal).

Fevereiro - 2007

ÍNDICE

	Página
1. RESUMO	01
2. ABSTRACT	02
3. INTRODUÇÃO GERAL	03
4. LITERATURA CITADA	07
 CAPÍTULO 1. Biologia da polinização de <i>Syngonanthus elegans</i> (Bong.) Ruhland (Eriocaulaceae - Poales)	11
Resumo/Abstract	12
Introdução	13
Material e Métodos	14
Resultados	18
Discussão	23
Referências	29
Tabelas	34
Figuras	37
 CAPÍTULO 2. O movimento das brácteas involucrais dos capítulos de <i>Syngonanthus elegans</i> (Bong.) Ruhland (Eriocaulaceae) e sua relação com os mecanismos de polinização	47
Resumo/Abstract	48
Introdução	49
Material e Métodos	50
Resultados	51
Discussão	53
Referências	57
Figuras	61
 5. CONSIDERAÇÕES FINAIS	67

1. RESUMO

Syngonanthus elegans (Eriocaulaceae) é uma espécie herbácea, que ocorre nos campos rupestres brasileiros, restrita a algumas áreas de Minas Gerais. Estudou-se a biologia da polinização de *S. elegans*, visando compreender seu comportamento reprodutivo. Os capítulos de *S. elegans* são protândricos e apresentam maturação centrípeta, com fases estaminada e pistilada alternadas. O atrativo primário é o néctar, produzido pelos pistilódios nectaríferos, nas flores estaminadas, e por porções nectaríferas do estilete, nas flores pistiladas. Ocorre formação de sementes por autopolinização e, além disso, o vento pode atuar eventualmente como vetor de pólen. No entanto, a polinização por pequenos insetos é a que contribui de forma mais efetiva para o sucesso reprodutivo de *S. elegans*. São considerados polinizadores efetivos: *Brachiacantha* sp. (Coleoptera), *Neotropicomiris longirostris* (Hemiptera), *Solenopsis* sp., *Dialictus* sp. (Hymenoptera), *Poecilognathus* sp. e *Stomopogon* sp. (Diptera). As características florais e a diversidade de polinizadores efetivos enquadram *S. elegans* no grupo de plantas polinizadas por diversos pequenos insetos, anteriormente chamadas inseto-generalistas. Estudou-se também a anatomia das brácteas involucrais dos capítulos de *S. elegans*, que apresentam um movimento diário de abertura e fechamento. Essas brácteas apresentam epiderme unisseriada, constituída de fibras gelatinosas na face abaxial, responsáveis pelo movimento. Essas fibras são hidrofílicas e expandem-se ao absorver água do ambiente, fazendo com que as brácteas se curvem, fechando os capítulos. O movimento de abertura e fechamento dos capítulos é facilitado ainda pelos tricomas higroscópicos neles presentes, que se enrolam ao perder água, empurrando as flores. Na natureza, os capítulos abrem-se durante o dia, quando a temperatura aumenta e a umidade relativa do ar diminui, e fecham-se à noite, quando a temperatura diminui e a umidade relativa do ar aumenta. Com isso, as brácteas involucrais possivelmente protegem as flores, expondo-as apenas no período do dia em que a temperatura é mais elevada e os insetos estão mais ativos. Os capítulos fechados, além de protegerem as flores, servem de abrigo para visitantes florais, como espécies de Coccinellidae (*Brachiacantha* sp.) e Chrysomelidae (Eumolpini).

2. ABSTRACT

The herbaceous species *Syngonanthus elegans* (Eriocaulaceae) occurs in *campos rupestres* vegetation of some areas of Minas Gerais State, Brazil. Its pollination biology was studied to understand its reproductive behavior. *S. elegans* capitula are protandric and present a centripetal maturation, with no overlap between staminate and pistillate phases. Primary attraction, nectar is produced by the nectariferous pistillodes in staminate flowers and by the nectariferous portions of the style in pistillate flower. Although some seeds result from self-pollination and wind might also be a pollen vector, pollination by small insects is the system that contributes most effectively to the reproductive success of *S. elegans*. *Brachiacantha* sp. (Coleoptera), *Neotropicomiris longirostris* (Hemiptera), *Solenopsis* sp., *Dialictus* sp. (Hymenoptera), *Poecilognathus* sp. and *Stomopogon* sp. (Diptera) are considered effective pollinators. Because of this diversity of effective pollinators and of its floral features, *S. elegans* is included in the group of plants pollinated by diverse small insects, formerly called insect-generalists. The anatomy of the involucre bracts of *S. elegans* capitula, which open and close on a diurnal rhythm, was also studied. These bracts have a uniseriate epidermis constituted of gelatinous fibers on the abaxial face, which are responsible for this movement. These hydrophilic fibers expand when they absorb water from the surrounding environment, causing the bracts to bend and enclose the capitula. The opening and closing movement of the capitula is made even easier by the hygroscopic trichomes that curl when they lose water, pushing the flowers. In natural conditions, the capitula open by day, when temperature increases and the relative humidity of the air decreases, and they close at night, when temperature decreases and the relative humidity of the air increases. The involucre bracts may thus protect the flowers, exposing them only at the time of day when temperature is higher and insects are more active. Not only do the closed capitula protect the flowers, but they also function as a shelter for such floral visitors as Coccinellidae (*Brachiacantha* sp.) and Chrysomelidae (Eumolpini) species.

3. INTRODUÇÃO GERAL

As diversas características florais das angiospermas podem ser interpretadas como adaptações relacionadas com maior eficiência na polinização (Percival 1965; Baker & Hurd 1968; Proctor & Yeo 1972; Faegri & Van der Pijl 1979). As interações entre flores e seus polinizadores são interpretadas como resultado de um longo e íntimo relacionamento coevolutivo (Faegri & Van der Pijl 1979; Crepet 1983), sendo as estruturas florais adaptadas para otimizar o transporte de pólen, mediando a ação dos vetores (Janzen 1980).

Segundo Faegri & Van der Pijl (1979), nas angiospermas há grande diversidade de sistemas de polinização adaptados a diferentes tipos de vetores. O estudo desses sistemas possibilitou a delimitação de síndromes adaptativas, que representam características desenvolvidas pela planta voltadas a um determinado tipo de vetor (Faegri & Van der Pijl 1979). No entanto, essa visão tradicional em estudos de polinização baseados no conceito de síndrome tem sido questionada com base nas evidências da ampla generalização dos sistemas de polinização (McDade 1992; Herrera 1996; Ollerton 1996; Waser et al. 1996).

Segundo Ollerton (1996), Waser et al. (1996) e Johnson & Steiner (2000), fatores como forma de vida da planta, estrato vegetacional, abundância, sistema sexual, fauna local, dentre outros, podem influenciar o grau de especialização e generalização dos sistemas de polinização. Embora sejam encontradas relações específicas entre espécies de determinadas famílias de plantas e animais, muitas vezes vários grupos de animais podem efetuar a polinização de uma só espécie vegetal (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger 1988).

O estudo dos sistemas de polinização tem progredido no mundo todo, fornecendo informações relevantes sobre a biologia de diversas famílias botânicas. Nas monocotiledôneas, esses estudos estão centrados principalmente em Orchidaceae, Arecaceae, Bromeliaceae e Poaceae (Connor 1986; Henderson 1986; Bernardello et al. 1991; Tremblay 1992).

Eriocaulaceae ocorre nas regiões tropicais e subtropicais do mundo e apresenta maior concentração de espécies nas regiões montanhosas da América do Sul, principalmente na Venezuela e no Brasil, que abriga o centro de diversidade genética da família na Cadeia do Espinhaço, que se estende nos estados de Minas Gerais e Bahia (Giulietti & Hensold 1990;

Giulietti et al. 1995).

Eriocaulaceae caracteriza-se por ser uma família de monocotiledôneas com flores unissexuais reunidas em capítulos protegidos por brácteas involucrais; o pólen é espiraperturado e o ovário possui lóculos uniovulados (Giulietti et al. 1995). A família vem sendo amplamente estudada nos últimos 20 anos, mas provavelmente devido ao tamanho reduzido de suas flores e à dificuldade de se trabalhar no campo, estudos sobre os aspectos reprodutivos são escassos.

Kral (1966) e Giulietti (1984) sugeriram que a anemofilia é o sistema de polinização mais provável em Eriocaulaceae. Outros autores, no entanto, sugeriram a entomofilia como principal síndrome para a família, baseando-se em dados morfológicos e anatômicos de suas flores (Hare 1950; Cronquist 1981, 1988; Dahlgren et al. 1985; Hensold 1988; Stützel 1998; Scatena & Bouman 2001; Rosa & Scatena 2003, 2007). A autopolinização foi relatada para espécies de *Eriocaulon* e *Lachnocaulon*, por Uphof (1927), e para representantes de *Paepalanthus tatei* (Stützel 1981) e de *Eriocaulon parkeri* (Sawyer et al. 2005). Algumas observações de campo, presentes em estudos envolvendo comunidades (Faria 1994; Parra 1995, 2000; Sano 1996; Figueira 1998; Freitas 2002), registraram diversos pequenos insetos visitando as inflorescências. A importância destes na polinização foi demonstrada por Ramos et al. (2005) para *Syngonanthus mucugensis* e *S. curralensis*, que evidenciaram a entomofilia como principal sistema de polinização destas espécies.

Syngonanthus elegans foi escolhida, neste trabalho, por ser a espécie mais comercializada de Eriocaulaceae - o que, portanto, representa um forte impacto sobre as populações naturais e justifica a necessidade de conhecimento - e por apresentar populações de fácil acesso no Parque Nacional da Serra do Cipó (MG). Os indivíduos dessa espécie destacam-se pelo aspecto vistoso de suas inflorescências, o que lhes confere valor econômico. Isso faz com que seja uma das espécies da família mais conhecidas popularmente e também uma das mais estudadas.

Scatena & Menezes (1995, 1996a, b) e Scatena et al. (2004) estudaram a morfoanatomia de órgãos vegetativos de *Syngonanthus elegans*. Seu desenvolvimento pós-seminal foi relatado por Scatena et al. (1996). Oliveira & Garcia (2005) verificaram os efeitos da luz e da temperatura na germinação das sementes. Parra (2000) fez a revisão taxonômica

de *Syngonanthus* sect. *Eulepis*, que inclui *S. elegans*, e Bonfim (1993) estudou a distribuição flavonoídica de representantes da seção. Dados fenológicos de *S. elegans* foram fornecidos por Scatena et al. (1997).

A característica morfológica mais evidente dos capítulos de *Syngonanthus elegans* é a presença de brácteas involucrais maiores que as flores. Nas primeiras observações de campo constatou-se que estas brácteas involucrais apresentam um movimento diário de abertura dos capítulos pela manhã e seu fechamento no final da tarde. Com isso, levantou-se a necessidade do estudo morfoanatômico dos capítulos para melhor compreensão do comportamento reprodutivo de *S. elegans*.

O presente trabalho teve como objetivo o estudo da biologia da polinização de *Syngonanthus elegans*, visando a obtenção de dados sobre os aspectos reprodutivos tanto da espécie quanto de Eriocaulaceae como um todo. Estudou-se também a anatomia das brácteas involucrais dos capítulos de *S. elegans*, buscando entender como se dá o movimento de abertura e fechamento e sua relação com os mecanismos de polinização.

A dissertação está apresentada em dois capítulos. No primeiro capítulo buscou-se responder às seguintes perguntas:

- Como as características morfológicas das flores de *Syngonanthus elegans* relacionam-se com o seu sistema de polinização?
- Como se caracteriza a guilda de visitantes florais e quais atividades eles exercem nas flores?
- Quais são os agentes bióticos e abióticos que atuam como vetores de pólen de *Syngonanthus elegans*?
- Qual sistema de polinização contribui de maneira mais efetiva para o sucesso reprodutivo de *Syngonanthus elegans*?

As perguntas que nortearam o segundo capítulo foram:

- Como se dá o movimento diário de abertura e fechamento dos capítulos de *Syngonanthus elegans*?
- Como este movimento pode estar relacionado com os mecanismos de polinização da espécie?

A partir dessas questões, foram aplicados métodos de observação e análise, que permitiram chegar aos resultados aqui apresentados e discutidos.

4. LITERATURA CITADA

- Baker, H.G. & Hurd, P.D. 1968. Intrafloral ecology. *Ann. Rev. Entomol.* 13: 385-414.
- Bernardello, M., Galetto, L. & Juliani, H.R. 1991. Floral nectar, nectary structure and pollinators in some Argentinean Bromeliaceae. *Ann. Bot.* 67: 401-411.
- Bonfim, M.C.P. 1993. Distribuição flavonoídica das seções *Eulepis* Bong. e *Thysanocephalus* Koern. e a taxonomia de *Syngonanthus* Ruhl. (Eriocaulaceae). Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo.
- Connor, H.E. 1986. Reproductive biology in the grasses. In Soderstrom, T.R.; Hilu, K.W., Campbell, C.S. & Barkworth, M.E. (eds.). *Grass systematics and evolution*. p. 117-132. Washington: Smithsonian Institution Press.
- Crepet, W.L. 1983. The role of insect pollination in the evolution of the angiosperms. In Real, L. (ed.). *Pollination biology*. p. 31-50. Orlando: Academic Press.
- Cronquist, A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*. New York: Columbia University Press.
- Cronquist, A. 1988. *The evolution and classification of flowering plants*. New York: The New York Botanical Garden.
- Dahlgren, R.M.T., Clifford, H.T. & Yeo, P.F. 1985. *The families of the monocotyledones. Structure, evolution, and taxonomy*. Berlin: Springer-Verlag.
- Faegri, K. & Van der Pijl, L. 1979. *The principles of pollination ecology*. New York: Pergamon Press.
- Faria, G.M. 1994. A flora e a fauna apícola de um ecossistema de campo rupestre, Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil: composição, fenologia e suas interações. Tese de Doutorado, Universidade Estadual Paulista, Campus de Rio Claro.
- Figueira, J.E.C. 1998. Dinâmica de populações de *Paepalanthus polyanthus* (Eriocaulaceae) na Serra do Cipó, MG. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas.
- Freitas, L. 2002. Biologia da polinização em campos de altitude no Parque Nacional da Serra da Bocaina, SP. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas.
- Giulietti, A.M. 1984. Estudos taxonômicos no gênero *Leiothrix* Ruhl. (Eriocaulaceae). Tese de Livre-Docência, Universidade de São Paulo.

- Giulietti, A.M. & Hensold, N. 1990. Padrões de distribuição geográfica dos gêneros de Eriocaulaceae. *Acta bot. bras.* 4: 133-159.
- Giulietti, A.M., Amaral, M.C. & Bittrich, V. 1995. Phylogenetic analysis of inter- and infrageneric relationships of *Leiothrix* Ruhland (Eriocaulaceae). *Kew Bull.* 50: 55-71.
- Hare, C.L. 1950. The structure and development of *Eriocaulon septangulare* With. *J. Linn. Soc.* 53: 422-448.
- Henderson, A. 1986. A review of pollination studies in the Palmae. *Bot. Rev.* 52: 221-259.
- Hensold, N. 1988. Morphology and systematics of *Paepalanthus* subgenus *Xeractis* (Eriocaulaceae). *Syst. Bot. Monographs* 23: 1-150.
- Herrera, C.M. 1996. Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a devil's advocate approach. In Lloyd, D.G. & Barret, S.C.H. (eds.). *Floral biology: studies on floral evolution in animal pollinated plants*. p. 65-87. New York: Chapman & Hall.
- Janzen, D.H. 1980. *Ecologia vegetal nos trópicos*. São Paulo: EDUSP.
- Johnson, S.D. & Steiner, K.E. 2000. Generalization versus specialization in plant pollinator systems. *Trends Ecol. Evol.* 15: 140-143.
- Kral, R. 1966. Eriocaulaceae of continental North America, north of Mexico. *Sida* 4: 285-332.
- McDade, L.A. 1992. Pollinator relationships, biogeography, and phylogenetics. *BioScience* 42: 21-26.
- Oliveira, P.G. & Garcia, Q.S. 2005. Efeitos da luz e da temperatura na germinação de sementes de *Syngonanthus elegantulus* Ruhland, *S. elegans* (Bong.) Ruhland e *S. venustus* Silveira (Eriocaulaceae). *Acta. bot. bras.* 19: 639-645.
- Ollerton, J. 1996. Reconciling ecological process with phylogenetic patterns: the apparent paradox of plant-pollinator systems. *J. Ecol.* 84: 767-769.
- Parra, L.R. 1995. *Syngonanthus* Ruhland (Eriocaulaceae) na Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo.
- Parra, L.R. 2000. Redelimitação e revisão de *Syngonanthus* sect. *Eulepis* (Bong. ex Koern.) Ruhland – Eriocaulaceae. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo.
- Percival, M. 1965. *Floral biology*. London: Pergamon Press.
- Proctor, M. & Yeo, P. 1972. *The pollination of flowers*. New York: Taplinger Publishing Company.

- Ramos, C.O.C., Borba, E.L. & Funch, L.S. 2005. Pollination in Brazilian *Syngonanthus* (Eriocaulaceae) species: evidence for entomophily instead of anemophily. *Ann. Bot.* 96: 387-397.
- Rosa, M.M. & Scatena, V.L. 2003. Floral anatomy of *Eriocaulon elichrysoides* and *Syngonanthus caulescens* (Eriocaulaceae). *Flora* 198: 188-199.
- Rosa, M.M. & Scatena, V.L. 2007. Floral anatomy of Paepalanthoideae (Eriocaulaceae, Poales) and their nectariferous structures. *Ann. Bot.* 99: 131-139.
- Sano, P.T. 1996. Fenologia de *Paepalanthus hilairei* Koern., *P. polyanthus* (Bong.) Kunth e *P. robustus* Silveira: *Paepalanthus* sect. *Actinocephalus* Koern. – Eriocaulaceae. *Acta bot. bras.* 10: 317-328.
- Sawyer, N.W., Mertins, D.S. & Schuster, L.A. 2005. Pollination biology of *Eriocaulon parkeri* in Connecticut. *Aquat. Bot.* 82: 113-120.
- Scatena, V.L. & Menezes, N.L. 1995. Aspectos morfológicos e anatômicos do caule em espécies de *Syngonanthus* Ruhl. Eriocaulaceae. *Bol. Bot. Univ. S. Paulo* 14: 91-107.
- Scatena, V.L. & Menezes, N.L. 1996a. Anatomia de escapos e folhas de *Syngonanthus* Ruhl. (Eriocaulaceae) de campos rupestres. *Rev. Bras. Biol.* 56: 327-332.
- Scatena, V.L. & Menezes, N.L. 1996b. Anatomia de raízes de *Syngonanthus* Ruhl. (Eriocaulaceae). *Rev. Bras. Biol.* 56: 333-343.
- Scatena, V.L. & Bouman, F. 2001. Embryology and seed development of *Paepalanthus* sect. *Actinocephalus* (Koern.) Ruhland (Eriocaulaceae). *Plant Biol.* 3: 341-350.
- Scatena, V.L., Lemos-Filho, J.P. & Lima, A.A.A. 1996. Morfologia do desenvolvimento pós-seminal de *Syngonanthus elegans* e *S. niveus* (Eriocaulaceae). *Acta bot. bras.* 10: 85-91.
- Scatena, V.L., Lima, A.A.A. & Lemos-Filho, J.P. 1997. Aspectos fenológicos de *Syngonanthus elegans* (Bong.) Ruhl. (Eriocaulaceae) da Serra do Cipó – MG, Brasil. *Arq. Biol. Tecnol.* 40: 153-167.
- Scatena, V.L., Vich, D.V. & Parra, L.R. 2004. Anatomia de escapos, folhas e brácteas de *Syngonanthus* sect. *Eulepis* (Bong. ex Koern.) Ruhland (Eriocaulaceae). *Acta bot. bras.* 18: 825-837.
- Silberbauer-Gottsberger, I. & Gottsberger, G. 1988. A polinização de plantas do cerrado. *Rev. Bras. Biol.* 48: 651-663.

- Stützel, T. 1981. Zur funktion und evolution köpfchenförmiger Blütenstände, insbesondere der Eriocaulaceen. *Beitr. Biol. Pflanzen*. 56: 439-468.
- Stützel, T. 1998. Eriocaulaceae. In Kubitzki, K. (ed.). *The families and genera of vascular plants – IV Monocotyledons*. p. 197-207. Berlin: Springer Verlag.
- Tremblay, R.L. 1992. Trends in the pollination ecology of the Orchidaceae: evolution and systematics. *Can. J. Bot.* 70: 642-650.
- Uphof, J.C.T. 1927. The floral behavior of some Eriocaulaceae. *Am. J. Bot.* 14: 44-48.
- Waser, N.M., Chittka, L., Price, M.V., Williams, N.M. & Ollerton, J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043-1060.

CAPÍTULO 1

Biologia da polinização de *Syngonanthus elegans* (Bong.) Ruhland (Eriocaulaceae - Poales)

RESUMO

Estudou-se a biologia da polinização de *Syngonanthus elegans* (Eriocaulaceae), ocorrente no Parque Nacional da Serra do Cipó, Minas Gerais, durante dois períodos anuais de floração (2005 e 2006). As flores de *S. elegans* são diclinas e reunidas em capítulos bissexuais, protândricos, com maturação centrípeta. Recursos florais, como néctar e pólen, são facilmente acessíveis e estão presentes durante todo o período de antese das flores, atraindo grande diversidade de polinizadores. Dentre os polinizadores efetivos encontram-se espécies de Coccinellidae (Coleoptera), Bombyliidae, Muscidae (Diptera), Formicidae, Halictidae (Hymenoptera) e Miridae (Hemiptera). Ocorre também formação de sementes por autopolinização e, além disso, o vento pode atuar como vetor eventual de pólen. A polinização por pequenos insetos, no entanto, é que contribui de forma mais efetiva para o sucesso reprodutivo de *S. elegans*, resultando no maior número de sementes formadas, na maior taxa de germinação das sementes e no alto grau de vigor das plântulas.

Palavras-chave: Eriocaulaceae, *Syngonanthus elegans*, polinização, sucesso reprodutivo.

ABSTRACT

The pollination biology of *Syngonanthus elegans* (Eriocaulaceae), which occurs in the *Parque Nacional da Serra do Cipó*, Minas Gerais State, was studied during two annual flowering periods (2005 and 2006). The flowers of *S. elegans* are diclinous and distributed in bisexual, protandric capitula with centripetal maturation. Such floral resources as nectar and pollen are easily available and are present during the whole anthesis, attracting a great diversity of pollinators. Effective pollinators include species of Coccinellidae (Coleoptera), Bombyliidae, Muscidae (Diptera), Formicidae, Halictidae (Hymenoptera) and Miridae (Hemiptera). Although seeds are produced through self-pollination and wind may also be a pollen vector, pollination by small insects contributes most effectively to the reproductive success of *S. elegans*, resulting in the greatest number of seeds, the highest germination rate and optimum seedling vigor.

Key words: Eriocaulaceae, *Syngonanthus elegans*, pollination, reproductive success.

INTRODUÇÃO

Acredita-se que entre as 250 mil espécies de angiospermas, 90% são polinizadas por animais, principalmente por insetos de diversas ordens (Kearns & Inouye 1993). Segundo Whitehead (1969) e Culley et al. (2002), para este grupo de plantas esta é uma condição basal, sendo a polinização pelo vento uma condição derivada que teria evoluído em resposta à limitação de polinizadores e às mudanças no ambiente.

Para Poales, ordem em que Eriocaulaceae está incluída e que agrupa cerca de um terço das monocotiledôneas (APG II 2003), acredita-se que a maioria das espécies seja polinizada pelo vento. Das 18 famílias incluídas nessa ordem, considera-se que somente Bromeliaceae e Rapateaceae (famílias mais basais), Mayacaceae, Xyridaceae e Eriocaulaceae sejam polinizadas predominantemente por animais (Linder & Rudall 2005).

Eriocaulaceae apresenta 10 gêneros e cerca de 1200 espécies herbáceas, que se distribuem nas regiões tropicais e subtropicais do mundo (Giulietti & Hensold 1990). Acrescentou-se a delimitação de um novo gênero: *Actinocephalus* (Körn) Sano, a partir da redelimitação de *Paepalanthus* sect. *Actinocephalus* (Koern.) Ruhland (Sano 2004). A família ocorre predominantemente nos campos rupestres brasileiros onde, juntamente com Poaceae, Cyperaceae e Xyridaceae, constitui a comunidade herbácea dominante (Menezes & Giulietti 1986).

As Eriocaulaceae são conhecidas como sempre-vivas porque apresentam flores reunidas em inflorescências paleáceas e de grande durabilidade (Giulietti 1978). Essas inflorescências são coletadas para confecção de artigos de artesanato, constituindo um importante recurso econômico para as comunidades humanas que habitam as regiões de campos rupestres, onde ocorre a maioria das espécies da família (Giulietti et al. 1988).

Syngonanthus elegans é a espécie de Eriocaulaceae mais comercializada e exportada, embora apresente distribuição geográfica restrita a algumas áreas de Minas Gerais (Parra 2000). Por isso, tem sofrido redução de populações nas áreas de ocorrência, como a Serra do Cipó (Minas Gerais).

Segundo Scatena et al. (1997), *Syngonanthus elegans* é perene, a floração ocorre de fevereiro a julho, com pico em abril, e a fase de dispersão das sementes ocorre de agosto a

dezembro. Vários estudos já foram realizados com a espécie, mas pouco se sabe sobre seus aspectos reprodutivos.

No Brasil, dados sobre a biologia reprodutiva de Eriocaulaceae foram apresentados por Ramos et al. (2005), que apontaram a polinização por insetos como principal sistema de polinização em *Syngonanthus mucugensis* e *S. curralensis*, efetuada principalmente por Diptera, Coleoptera e Hymenoptera.

A entomofilia já havia sido sugerida como principal síndrome para a família por outros autores, que se basearam em dados morfológicos e anatômicos das flores (Hare 1950; Cronquist 1981, 1988; Dahlgren et al. 1985; Hensold 1988; Stützel 1998; Scatena & Bouman 2001; Rosa & Scatena 2003, 2007).

Além do trabalho de Ramos et al. (2005), observações sobre os aspectos reprodutivos de Eriocaulaceae foram feitas por Uphof (1927), em espécies de *Eriocaulon* e *Lachnocaulon* ocorrentes na Flórida (EUA), e por Sawyer et al. (2005), em representantes de *Eriocaulon parkeri* ocorrentes em Connecticut e Wisconsin (EUA). De acordo com esses autores, essas espécies reproduzem-se principalmente por autopolinização, que, segundo Uphof (1927), é facilitada pela presença de ácaros nos capítulos.

Considerando, portanto, a ampla gama de possibilidades já referida para representantes da família quanto ao mecanismo reprodutivo, no presente trabalho buscou-se definições de tais mecanismos especificamente para *Syngonanthus elegans*. Com isso, pretende-se expandir o conhecimento acerca da biologia reprodutiva não só da espécie, como também do gênero e de Eriocaulaceae como um todo.

MATERIAL E MÉTODOS

Espécie e área de estudo

Foram estudadas duas populações de *Syngonanthus elegans* (Bong.) Ruhland (Eriocaulaceae), ocorrentes no Parque Nacional da Serra do Cipó, município de Santana do Riacho, Minas Gerais. O clima da Serra do Cipó é do tipo tropical de altitude com verões frescos e estação seca bem definida; as temperaturas médias anuais ficam em torno de 21,2°C e a precipitação média anual é de 1.622mm (Ministério do Meio Ambiente 2005).

Foram realizadas expedições científicas mensais para a área de estudo, no período de maio/2005 a junho/2006, com duração média de sete dias por viagem. Material-testemunho foi coletado e depositado no *Herbarium Rioclarense* (HRCB) da UNESP - Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.

Morfologia e biologia floral

Para o estudo morfológico, flores fixadas em FAA 50 (Johansen 1940) foram dissecadas sob estereomicroscópio para análise, descrição e ilustração. As estruturas florais foram descritas seguindo-se a terminologia adotada por Rosa & Scatena (2007) para espécies de Paepalanthoideae (Eriocaulaceae).

Para o estudo sob microscopia eletrônica de varredura, flores fixadas foram submetidas a um processo de desidratação em série de acetona e ao ponto crítico em CO₂ e metalizadas em ouro. Os resultados foram documentados com eletromicrografias.

Foi verificado o horário de antese, duração das flores e das fases de maturação dos capítulos por meio de observações de campo. A receptividade estigmática foi testada com peróxido de hidrogênio e benzydina (Dafni 1992). A análise da viabilidade polínica foi realizada com grãos-de-pólen retirados de anteras de flores de quatro indivíduos, corados com carmim acético (Kearns & Inouye 1993).

Para a localização dos tecidos nectaríferos, flores estaminadas e pistiladas isoladas foram submergidas em solução de vermelho neutro 1:10000 (Kearns & Inouye 1993). A produção de néctar foi analisada por meio de testes químicos realizados no campo, utilizando-se a glicofita Diabur-test 5000 (Roche) para detecção de glicose.

Visitantes florais

Para o levantamento dos visitantes florais foram coletados todos os visitantes entre 9h00 e 18h00 (período em que os capítulos estavam abertos) e anestesiados com éter sulfúrico. Cada indivíduo foi colocado em um frasco separado e, no laboratório, sob estereomicroscópio, foi verificada a presença ou não de grãos-de-pólen aderidos ao corpo. A identificação das espécies foi feita por especialistas das famílias. Material-testemunho foi depositado na coleção do Instituto de Biociências, UNESP, Rio Claro.

A abundância relativa das espécies visitantes foi avaliada, para cada população (A e B) de *Syngonanthus elegans* estudada, em dois dias consecutivos, em abril e maio de 2006. Para a População A, também em dois dias consecutivos em maio de 2005. Para tanto, as populações foram percorridas em passos constantes, a cada duas horas, no período das 9h00 às 18h00, registrando-se todos os visitantes florais observados (Dafni 1992). A frequência de visitas foi analisada durante um dia para cada população, em maio de 2006. Registrou-se o número de visitas de cada espécie visitante e o tempo de sua permanência nos capítulos, observando-se três indivíduos durante 20 min., de hora em hora, das 9h00 às 18h00 (Dafni 1992). O estudo do comportamento dos visitantes foi feito por meio de observações visuais e com o auxílio de estereomicroscópio, complementadas com análise de fotografias feitas durante as visitas. Medidas de temperatura e umidade relativa do ar foram tomadas diariamente, de hora em hora, ao longo do trabalho de campo, utilizando-se um termohigrômetro.

Sistemas de polinização

Para testar a hipótese de ocorrência de autopolinização espontânea e/ou agamospermia, capítulos fechados, em pré-antese, foram marcados e isolados em sacos confeccionados com poliéster (150 fios), que impedia a passagem dos grãos-de-pólen, não permitindo a polinização cruzada (**Tratamento 1**). Para testar a hipótese de ocorrência de polinização pelo vento, outros capítulos fechados, em pré-antese, foram marcados e isolados em sacos confeccionados com tecido jersey, que impedia a chegada de visitantes florais, mas não dos grãos-de-pólen pelo vento (**Tratamento 2**) (Fig. 1). Os sacos foram presos em armações de ferro para evitar o contato com o capítulo e costurados na parte inferior (Fig. 2). Para o controle, capítulos em pré-antese foram marcados e mantidos em condições naturais (**Tratamento 3**). Dessa forma, os sistemas de polinização possíveis para cada tratamento eram: Tratamento 1 = autopolinização espontânea e/ou agamospermia; Tratamento 2 = autopolinização espontânea e/ou agamospermia + polinização pelo vento; Tratamento 3 = autopolinização espontânea e/ou agamospermia + polinização pelo vento + polinização por insetos.

Para cada tratamento foram marcados 25 capítulos na População A e 35 capítulos na População B. A tomada de indivíduos para marcação foi aleatória e em cada indivíduo utilizou-se o capítulo sustentado pelo escapo mais longo, pois é o que geralmente apresenta o maior número de flores.

Após 90 dias da montagem do experimento, todos os capítulos marcados foram coletados e colocados em sacos plásticos separados. No laboratório, sob estereomicroscópio, foram contados: o número de flores pistiladas, de frutos e de sementes de cada capítulo. Com esses dados, calculou-se o sucesso reprodutivo pela fórmula: $n^\circ \text{ sementes formadas} / (\text{número de flores} \times 3)$, sendo 3 o número de óvulos por flor. A fim de se determinar o sistema de polinização mais eficiente, comparou-se o sucesso reprodutivo entre os diferentes tratamentos (1, 2 e 3) utilizando-se teste estatístico não-paramétrico (teste de Kruskal-Wallis ANOVA & Median test), uma vez que os dados não apresentavam as premissas necessárias para realizar análise estatística paramétrica. Posteriormente, foi feita a comparação entre as médias (análise de variância por ranks) pelo teste de Nemenyi para $\alpha = 5\%$ (Zar 1999). Comparou-se também o sucesso reprodutivo de cada tratamento entre as duas populações estudadas (A e B), utilizando-se o teste de Mann Whitney para $\alpha = 5\%$ (Zar 1999).

A polinização pelo vento foi testada no campo utilizando-se também armadilhas de pólen, que consistiram de lâminas de vidro cobertas com fita dupla face. Essas lâminas foram fixadas em suportes de arame e mantidas à mesma altura das flores, durante um dia, na época da floração (Fig. 3). No laboratório, foram coradas com carmim acético (Kearns & Inouye 1993), cobertas com lamínula e analisadas sob microscópio, para verificar a presença/ausência de grãos-de-pólen aderidos à fita.

Germinação de sementes

A taxa de germinação das sementes foi comparada entre os três tratamentos de polinização. Para tanto, no laboratório, sob estereomicroscópio, foram eliminadas as sementes mal formadas e, dentre as restantes, foram selecionadas 48 sementes do Tratamento 1 e 100 sementes dos Tratamentos 2 e 3. As sementes selecionadas foram distribuídas em quatro placas de Petri (10cm de diâmetro) por tratamento, forradas com papel-filtro umedecido com água destilada. As placas foram acondicionadas em caixas do tipo “gerbox” transparentes e

mantidas em estufas a 25°C, com luz branca constante (15 W). A porcentagem de germinação foi verificada semanalmente durante três meses. Os resultados foram analisados estatisticamente por Análise de Variância (ANOVA) e teste de comparação de médias de Tukey, ambos com nível de significância $\alpha = 0,05$ (Sokal & Rohlf 1981).

RESULTADOS

Morfologia e biologia floral

A morfologia dos capítulos e das flores de *Syngonanthus elegans* é apresentada nas figuras 4-7. As flores são pequenas, diclinas, trímeras e todas as suas estruturas apresentam aspecto membranáceo e hialino. São reunidas em inflorescências capituliformes bissexuais, envolvidas por brácteas involucrais (Fig. 4). Essas brácteas apresentam um movimento diário que leva à abertura dos capítulos, entre 9h00 e 9h30, e ao seu fechamento, entre 17h30 e 18h00.

As flores estaminadas (Fig. 5) são isostêmones, gamossépalas e gamopétalas, apresentam pistilódios nectaríferos livres partindo do receptáculo (seta), filetes livres e anteras bitecas, dorsifixas, com deiscência longitudinal. As flores pistiladas (Figs. 6-7) são dialissépalas, gamopétalas e apresentam ovário súpero, trilocular, com um óvulo por lóculo. O estilete é terminal e ramifica-se em porções estigmáticas mais alongadas e porções nectaríferas mais curtas (Fig. 7-seta).

Na figura 8 pode-se observar grãos-de-pólen germinando na porção estigmática do estilete. Sob microscopia eletrônica de varredura, observa-se que as porções nectaríferas do estilete (Fig. 9) e os pistilódios nectaríferos (Figs. 10-11) são revestidos por células epidérmicas papilosas, com função secretora. Essas células são curtas nas flores jovens (Fig. 10-seta) e alongam-se nas flores adultas, em antese, devido à produção e secreção de néctar (Fig. 11-seta).

Quando as flores estão em antese, tanto os pistilódios nectaríferos (flor estaminada) quanto as porções nectaríferas dos estiletos (flor pistilada) sobressaem-se nos capítulos por apresentar coloração amarela (Figs. 12-13-seta). Essas estruturas foram evidenciadas com vermelho neutro e o teste para detecção de glicose com glicofita foi positivo.

As flores estaminadas e pistiladas de *Syngonanthus elegans* distribuem-se cilindricamente e de maneira alternada nos capítulos, que apresentam maturação centrípeta e são protândricos (Figs. 12-17). A antese das flores estaminadas e pistiladas não se sobrepõem, mas observou-se, em alguns capítulos, o contato entre os estigmas das flores pistiladas em antese e as anteras das flores estaminadas da fase anterior. Em um mesmo indivíduo, as fases de maturação dos diferentes capítulos não são sincronizadas, observando-se capítulos na fase pistilada e capítulos na fase estaminada simultaneamente.

Tanto as flores estaminadas quanto as flores pistiladas entram em antese de manhã, antes da abertura total dos capítulos (Figs. 14-15), e permanecem abertas de um a dois dias. A fase pistilada dura de quatro a cinco dias e a fase estaminada dura de cinco a oito dias. Os estigmas ficam receptivos ao longo do dia e, quando receptivos, são brilhantes, com aspecto papiloso. A liberação de pólen ocorre principalmente entre 11h30 e 14h00, período em que ocorre também maior frequência de visitas. A viabilidade polínica é de 98,4% ($\pm 0,4$; $n=4$). As flores estaminadas desprendem-se dos capítulos um ou dois dias após a antese (Fig. 16-cabeça de seta) e no final da maturação do capítulo são observadas apenas flores pistiladas (Fig. 17).

Visitantes florais

Com relação aos visitantes florais de *Syngonanthus elegans*, foram registradas 29 espécies, distribuídas em 19 famílias, pertencentes às ordens Diptera (10 espécies), Hymenoptera (9 espécies), Coleoptera (8 espécies), Hemiptera (1 espécie) e Psocoptera (1 espécie) (Tabela 1 - pág. 35).

Dentre essas espécies, apresentaram maior abundância relativa: *Brachiacantha* sp. (36,81%) (Figs. 18-19), *Neotropicomiris longirostris* (15,28%) (Fig. 20), *Solenopsis* sp. (14,26%) (Fig. 21), *Poecilognathus* sp. (11%) (Figs. 22-23), *Mordella* sp. (6,90%) (Fig. 26), *Stomopogon* sp. (4,75%) (Fig. 24), Eumolpini sp.1 (2,98%) (Fig. 27) e *Dialictus* sp. (2,14%) (Fig. 25).

A frequência de visitas e o tempo de permanência nos capítulos, para cada espécie de visitante floral, estão detalhados na Tabela 2 (pág. 36). A frequência de visitas de cada espécie é variável ao longo do dia, sendo maior em temperaturas mais altas e umidades relativas do ar mais baixas.

Os visitantes florais iniciam suas atividades nas flores entre 9h00 e 9h30, horário de abertura dos capítulos, e se prolongam até por volta das 17h30, quando os capítulos começam a se fechar. Ao abordarem os indivíduos de *Syngonanthus elegans*, os visitantes usam, como base de pouso, os capítulos e visitam tanto os capítulos na fase estaminada quanto aqueles na fase pistilada. Os pistilódios nectaríferos das flores estaminadas e as porções nectaríferas dos estiletos das flores pistiladas são as estruturas procuradas pela maioria desses visitantes, que ao retirarem o néctar, entram em contato com o pólen e com os estigmas, respectivamente, promovendo a polinização.

Brachiacantha sp. (Figs. 18-19) foi a espécie de visitante floral mais abundante (Tabela 1). Seus representantes são encontrados o dia todo sobre os capítulos, andando sobre as flores, alimentando-se do pólen e do néctar e copulando. Durante essas atividades, grãos-de-pólen aderem-se na região ventral do abdômen e nas pernas desses insetos e são deixados nos estigmas quando os mesmos visitam capítulos na fase pistilada. O pico de atividade dessa espécie é das 11h30 às 14h00. Seus representantes também passam muito tempo sobre um mesmo capítulo (muitas vezes, mais do que 30 min.) e, com isso, embora sejam os mais abundantes, a frequência de visitas é menor quando comparada a de espécies menos abundantes, como *Poecilognathus* sp. (Tabela 2).

Indivíduos de *Neotropicomiris longirostris* (Fig. 20) e *Solenopsis* sp. (Fig. 21) também permanecem por um longo tempo sobre o mesmo capítulo, visitando as flores e retirando néctar (Tabela 2). Representantes de *Neotropicomiris longirostris* foram observados durante todo o período em que os capítulos permanecem abertos e são mais abundantes no mês de maio (Tabela 1), quando esses insetos são encontrados em vários estágios de desenvolvimento. Enquanto retiram o néctar com o auxílio da probóscide, os grãos-de-pólen aderem-se na região ventral e lateral de seu abdômen, nas pernas e nas antenas. Já os indivíduos de *Solenopsis* sp. têm seu pico de atividade das 11h00 às 13h00 e são muito abundantes em abril, sendo pouco frequentes nos demais meses do ano (Tabela 1). Grande quantidade de grãos-de-pólen foi observada por todo o corpo desses insetos.

Os representantes de *Poecilognathus* sp. (Figs. 22-23) permanecem pouco tempo sobre um mesmo capítulo (alguns segundos) (Tabela 2). Voam de capítulo em capítulo e visitam todas as flores do capítulo, em busca de néctar. Retiram o néctar com o auxílio da

probóscide, enquanto os grãos-de-pólen aderem-se na região ventral do abdômen e nas pernas. O pico de atividade dessa espécie é das 12h00 às 15h00 e sua abundância é maior no mês de abril (Tabela 1).

Stomopogon sp. (Fig. 24) e *Dialictus* sp. (Fig. 25) apresentam o mesmo comportamento que *Poecilognathus* sp. O pico de atividade dessas espécies é das 12h00 às 14h00 e são mais abundantes em abril (Tabela 1). Grande quantidade de grãos-de-pólen foi observada aderida ao corpo desses insetos, especialmente nos dois últimos pares de pernas em *Dialictus* sp.

Mordella sp. (Fig. 26) e Eumolpini sp.1 (Fig. 27) permanecem a maior parte do tempo parados sobre um mesmo capítulo, sobre as flores ou sobre as brácteas involucrais, e poucos grãos-de-pólen foram observados aderidos ao corpo desses coleópteros. Indivíduos de Eumolpini sp.1 foram observados apenas no mês de maio (Tabela 1). Seus representantes, assim como representantes de *Brachiacantha* sp., passam a noite dentro dos capítulos, que se fecham diariamente (Figs. 28-29).

Com base na frequência de visitas e no comportamento dos visitantes florais nos capítulos, foram considerados polinizadores efetivos: *Brachiacantha* sp. (Coccinellidae, Coleoptera), *Neotropicomiris longirostris* (Miridae, Hemiptera), *Solenopsis* sp. (Formicidae, Hymenoptera), *Poecilognathus* sp. (Bombyliidae, Diptera), *Stomopogon* sp. (Muscidae, Diptera) e *Dialictus* sp. (Halictidae, Hymenoptera) (Figs. 18-27, respectivamente). Os demais visitantes florais foram considerados polinizadores eventuais ou apenas visitantes (Tabela 1).

Representantes de *Brachiacantha* sp., *Stomopogon* sp. e Eumolpini sp.1 foram observados também em espécies de outros gêneros de Eriocaulaceae, que florescem no mesmo período que *Syngonanthus elegans*.

Grãos-de-pólen de espécies de outras famílias, como Asteraceae e Xyridaceae, que florescem no mesmo período e ocorrem próximas a *Syngonanthus elegans*, foram observados em *Neotropicomiris longirostris*, *Psaenythia* sp., *Empis* sp.2, *Empis* sp.3, Cynipidae sp.1, Dolichopodidae sp.1 e Alticini sp.1.

Além dos visitantes florais listados, registrou-se a ocorrência de ácaros da ordem Oribatida (*Humerobates flechtmani* e *Hemileius* sp.) em 92% dos capítulos (n=60). Esses

ácaros ocorrem em mais de um indivíduo em cada capítulo e um de seus representantes foi observado sendo transportado por um indivíduo de *Stomopogon* sp.

Sistemas de polinização

Houve formação de sementes nos capítulos ensacados com poliéster (Tratamento 1), o que mostra a ocorrência de autopolinização espontânea e/ou agamospermia. O resultado dos testes estatísticos comparando o sucesso reprodutivo entre os três tratamentos para as Populações A e B são apresentados nas Tabelas 3 e 4 (pág. 36), respectivamente, e são similares nas duas populações estudadas (Fig. 30). O sucesso reprodutivo no Tratamento 3 (controle) foi maior e diferiu significativamente dos Tratamentos 1 e 2 ($p < 0,05$), o que indica que a polinização por insetos é o sistema de polinização mais eficiente em *Syngonanthus elegans*. Os Tratamentos 1 e 2 não apresentaram diferenças significativas entre si quanto ao sucesso reprodutivo ($p > 0,05$), o que indica que o vento não contribui de forma efetiva para a polinização da espécie, embora no laboratório tenha sido observada a presença de grãos-de-pólen aderidos sobre a fita dupla face nas lâminas trazidas do experimento de campo.

Na comparação entre as Populações A e B, foram encontradas diferenças significativas na proporção de sementes formadas para cada tratamento (Tabela 5) (pág. 36). Essa diferença, no entanto, foi menor para o Tratamento 1 ($p = 0,047$), no qual ocorreu apenas autopolinização espontânea e/ou agamospermia.

Germinação de sementes

A porcentagem de germinação de sementes de cada tratamento, ao longo de três meses, pode ser verificada na figura 31. O número total de sementes germinadas para cada tratamento e a porcentagem correspondente foram: Tratamento 1: 9 (18,75%); Tratamento 2: 44 (44%); Tratamento 3: 67 (67%). O resultado do teste estatístico comparando a germinação de sementes entre os tratamentos está apresentado na Tabela 6 (pág. 36). A porcentagem de germinação foi menor no Tratamento 1 (sementes resultantes de autopolinização espontânea e/ou agamospermia) e diferiu significativamente do Tratamento 3 (controle) ($p < 0,05$). O vigor das plântulas do Tratamento 1 também foi menor quando comparado ao do controle (Figs. 32-35).

DISCUSSÃO

As flores de *Syngonanthus elegans* apresentam estruturas produtoras de néctar, que são os pistilódios nectaríferos nas flores estaminadas e as porções nectaríferas do estilete nas flores pistiladas. A produção de néctar por essas estruturas foi observada também em outras espécies da família, como evidência de entomofilia (Rosa & Scatena 2007).

Em Eriocaulaceae, a ramificação do estilete em porções estigmáticas e porções nectaríferas nas flores pistiladas só não ocorre em representantes de *Eriocaulon* e *Mesanthemum*, gêneros que Ruhland (1903) identifica como “primitivos”. Segundo Rosa & Scatena (2003, 2007), essa modificação morfofuncional dos estiletos, ao longo da evolução do grupo, está relacionada à atração de agentes polinizadores.

Dentro de Poales, a polinização predominantemente por animais é relatada apenas em Bromeliaceae, Rapateaceae, Mayacaceae, Xyridaceae e Eriocaulaceae (Linder & Rudall 2005). Nesta última, os dados deste trabalho são conclusivos para aceitar tal afirmação. Com exceção de Mayacaceae, essas também são as únicas famílias de Poales que apresentam nectários florais: septais em Bromeliaceae e Rapateaceae e não-septais em Xyridaceae e Eriocaulaceae (Givnish et al. 1999; Linder & Rudall 2005). Dessa forma, a presença de nectários é uma forte evidência de polinização por animais, sendo o néctar uma importante recompensa floral para os polinizadores.

Segundo alguns autores, como Frankie et al. (1983) e Machado & Lopes (2002), a morfologia floral pode tanto excluir visitantes quanto atrair polinizadores potenciais, seja pela relação interdependente entre o tamanho das flores e dos polinizadores, ou pela ocorrência de diferentes tipos de recompensas florais.

As flores de *Syngonanthus elegans* são pequenas, diclinas, de coloração clara, odor imperceptível ao olfato humano, apresentam estigmas e anteras expostas, com grãos-de-pólen pequenos e em grande quantidade, características essas que têm sido associadas à síndrome de anemofilia (Faegri & Van der Pijl 1979). Entretanto, coloração clara, odor imperceptível e órgãos sexuais expostos, juntamente com néctar de fácil acesso são características relatadas também para a síndrome de miofilia (Faegri & Van der Pijl 1979) e, em *S. elegans*, não

limitam a polinização às moscas, sendo que a facilidade de acesso ao néctar atrai grande diversidade de visitantes.

O fato dos pistilódios nectaríferos e das porções nectaríferas do estilete situarem-se abaixo das anteras e dos estigmas, respectivamente, faz com que os visitantes florais, em busca do néctar, toquem essas estruturas, polinizando as flores.

Os dados apresentados neste trabalho apontam a polinização por insetos como principal sistema de polinização de *Syngonanthus elegans*, uma vez que o sucesso reprodutivo das plantas expostas a esses agentes polinizadores é maior, tanto pela quantidade de sementes formadas, quanto pela porcentagem de germinação dessas sementes e pelo vigor das plântulas.

A polinização por insetos foi verificada também em *Syngonanthus mucugensis* e *S. curralensis* ocorrentes nos campos rupestres da Bahia, por Ramos et al. (2005). Os autores apontaram espécies de Tenebrionidae (Coleoptera), Bombyliidae, Sarcophagidae e Syrphidae (Diptera) como polinizadores efetivos e, entre os polinizadores eventuais, encontram-se espécies de Sarcophagidae, Syrphidae (Diptera) e Halictidae (Hymenoptera).

Embora a maioria dos polinizadores de *Syngonanthus mucugensis* e *S. curralensis* pertença a famílias diferentes dos polinizadores de *S. elegans*, as três espécies vegetais enquadram-se na categoria de plantas polinizadas por diversos pequenos insetos, comum nos campos rupestres e que pode ser um padrão para a família. Acredita-se que espécies com sistemas de polinização menos especializados, como é o caso de *Syngonanthus elegans*, podem ser altamente favorecidas em ambientes nos quais a presença do polinizador é muitas vezes incerta.

Embora *Brachiacantha* sp., *Neotropicomiris longirostris* e *Solenopsis* sp. sejam as espécies mais abundantes, seus representantes permanecem bastante tempo em um mesmo capítulo. Acredita-se, por isso, que sua efetividade na polinização seja semelhante à de *Poecilognathus* sp. e *Stomopogon* sp., espécies menos abundantes, mas que voam rapidamente de capítulo em capítulo, visitando maior número de flores em antese.

A maioria das espécies de visitantes florais é mais abundante no mês de abril, possivelmente em função da maior disponibilidade de recursos, principalmente néctar, uma vez que é nesse mês que ocorre o pico de floração da espécie (Scatena et al. 1997).

Uma floração sazonal, como de *Syngonanthus elegans* (Scatena et al. 1997), faz com que os recursos tornem-se previsíveis no tempo, aumentando o número de espécies que procuram pólen e néctar. O fato de *S. elegans* apresentar distribuição agregada, formando populações homogêneas, com grande número de inflorescências por indivíduo, também favorece a atração de outros grupos de visitantes, que podem agir como polinizadores eventuais (Schmitt 1983; Klinkhamer & de Jong 1993).

Segundo alguns autores (Heithaus 1974; Armbruster & Herzig 1984; Campbell & Motten 1985; Murray et al. 1987; Morato & Campos 2000), os padrões temporais de floração podem ter conseqüências sobre as espécies vegetais e seus visitantes florais em uma comunidade. No caso de *Syngonanthus elegans*, percebe-se que a grande oferta de recursos, resultado do grande número de flores em antese, é um fator determinante da alta taxa de visitas. No entanto, as visitas realmente importantes para o processo reprodutivo de *S. elegans* são poucas quando comparadas à diversidade dos visitantes.

A variação na frequência de visitas observada ao longo do dia pode estar relacionada a fatores abióticos, já que diferentes espécies de insetos requerem condições ótimas de temperatura e luminosidade distintas para o forrageamento (Antonini et al. 2005). Embora os visitantes florais de *Syngonanthus elegans* tenham apresentado diferenças nos horários de atividade, os picos de visitação foram semelhantes, coincidindo com a alta temperatura e intensidade luminosa e com a baixa umidade relativa do ar.

A variação na frequência de visitas, bem como na abundância dos visitantes florais ao longo dos meses, além das restrições fisiológicas apresentadas pelos insetos, pode estar sendo moldada pela competição por recursos entre polinizadores (Roubik 1978; Pyke 1984). Em períodos em que muitos indivíduos de *Solenopsis* sp. estavam forrageando, por exemplo, a abundância de *Neotropicomiris longirostris* foi menor. Interações agonísticas foram observadas entre essas duas espécies.

Na área de estudo foi observado também que várias espécies de visitantes florais de *Syngonanthus elegans* visitavam outras plantas com frequência. Isso pode estar relacionado a uma possível competição por polinizadores entre as plantas, que pode gerar padrões diferentes de visitação dependendo da época do ano e das plantas que estão em floração. Faegri & Van der Pijl (1979) relataram que algumas espécies de insetos polinizadores apresentam

“preferência múltipla”, visitando espécies de plantas completamente diferentes. De acordo com Faegri & Van der Pijl (1979) e Noronha & Gottsberger (1980), isso geralmente ocorre em vegetações que apresentam maior riqueza de espécies, com várias plantas florescendo ao mesmo tempo, como é o caso dos campos rupestres.

Além dos visitantes florais, foram observadas, em *Syngonanthus elegans*, duas espécies de ácaros: *Hemileius* sp. e *Humerobates flechtmanni*. Esses ácaros vivem dentro dos capítulos, entre as flores, e provavelmente deslocam-se de um capítulo para o outro através dos visitantes florais. Dentro dos capítulos, eles caminham lentamente entre as flores e, eventualmente, podem favorecer a autopolinização, como já havia sido sugerido por Uphof (1927) para espécies de *Eriocaulon* e *Lachnocaulon* (Eriocaulaceae).

Os dados apresentados neste trabalho demonstram que há formação de sementes por autopolinização espontânea e/ou agamospermia. Como não há evidências de que a agamospermia ocorra na família, uma vez que a mesma não foi relatada em estudos de embriologia com espécies de Eriocaulaceae (Scatena et al. 1993; Scatena & Bouman 2001; Coan & Scatena 2004; Coan et al. 2007), acredita-se que as sementes são formadas como resultado da autopolinização e que a espécie é autocompatível.

Ramos et al. (2005) também verificaram autocompatibilidade e ocorrência de geitonogamia em *Syngonanthus mucugensis*, espécie que pertence ao mesmo gênero e seção que *Syngonanthus elegans*. Em *S. elegans*, a autopolinização pode ser favorecida porque diferentes capítulos de uma mesma planta encontram-se em diferentes fases de maturação. A autopolinização pode ocorrer também no curto período em que há a mudança da fase estaminada para a fase pistilada no mesmo capítulo. Tal observação também foi feita por Stützel (1981), em indivíduos de *Paepalanthus tatei* que cresceram em casa de vegetação. Acrescenta-se a isso, o fato de que as flores entram em antese antes da abertura total das brácteas dos capítulos, o que também pode favorecer a autopolinização em *S. elegans*. Dessa forma, em *S. elegans*, a autopolinização pode tanto ser espontânea, entre flores de um mesmo capítulo, como mediada por um vetor, entre flores de capítulos diferentes de um mesmo indivíduo.

A porcentagem de germinação das sementes resultantes de autopolinização, no entanto, é baixa e as plântulas apresentaram menor vigor, o que pode ser devido ao efeito

nocivo de genes colocados em homozigose pelo endocruzamento. É possível que, em condições naturais e na presença de insetos polinizadores, a autopolinização seja evitada por outros mecanismos que não os de auto-incompatibilidade clássicos.

Segundo Cruden (1977), em diversas plantas autocompatíveis o sucesso na fecundação cruzada depende da capacidade dos grãos-de-pólen vindos de outra planta crescerem mais rapidamente do que os da própria planta. Em *Dendropanax cuneatum* (Araliaceae), por exemplo, Pombal & Morellato (1996) verificaram que os tubos polínicos de grãos-de-pólen de polinização cruzada chegam ao ovário antes do que aqueles dos grãos-de-pólen provenientes de autopolinização. Esta diferença aumenta a probabilidade de formação de frutos por polinização cruzada e esse mesmo processo pode estar ocorrendo em *Syngonanthus elegans*.

Em contrapartida, se ocorrerem variações ambientais que levem à falta ou à limitação de polinizadores, a autopolinização pode garantir a sobrevivência de *Syngonanthus elegans*. Comparando-se o mesmo tratamento entre as Populações A e B, observou-se que a diferença no sucesso reprodutivo foi menor para o tratamento de autopolinização (Tratamento 1) ($p=0,047$) do que para o controle (Tratamento 3) ($p=0,001$). Isso porque a autopolinização é menos influenciada por fatores externos do que a polinização cruzada, que depende da diversidade, abundância e frequência dos polinizadores. Estas variáveis são influenciadas por fatores bióticos e climáticos, que diferem de uma população para outra e também ao longo do tempo.

Já a polinização pelo vento parece não contribuir de forma efetiva para o sucesso reprodutivo de *Syngonanthus elegans*, sendo que a proporção de sementes formadas no Tratamento 2 (polinização pelo vento + autopolinização) não diferiu estatisticamente daquela do Tratamento 1 (apenas autopolinização). No entanto, foram observados muitos grãos-de-pólen aderidos nas armadilhas montadas no campo.

Segundo Culley et al. (2002), os tecidos usados para isolar as flores ou inflorescências em experimentos de polinização, ainda que permitam a passagem de pólen pelo vento, dificultam seu acesso às flores, fazendo com que a polinização pelo vento não se dê no mesmo nível que em condições naturais. Assim, pelos mesmos motivos, também em *Syngonanthus elegans* a contribuição do vento na polinização pode ter sido subestimada.

Acredita-se que o vento possa atuar como vetor eventual de pólen para a espécie, principalmente no final da floração, quando os grãos-de-pólen estão mais secos.

Eventual polinização pelo vento em plantas polinizadas por insetos foi relatada para espécies de outras famílias como Arecaceae (Anderson et al. 1988; Scariot et al. 1991; Küchmeister et al. 1997), Liliaceae (Dafni & Dukas 1986), Piperaceae (Figueiredo & Sazima 2000) e Salicaceae (Sacchi & Price 1988; Peeters & Totland 1999). Tais trabalhos demonstraram que a presença de um sistema misto de polinização pode ser vantajosa frente a flutuações na abundância de polinizadores. Em *Syngonanthus elegans*, a polinização pelo vento é favorecida ainda pela distribuição agregada dos indivíduos e pelo fato dos mesmos crescerem em regiões de campos rupestres, que se caracterizam por apresentar ventos fortes e constantes.

Para Poales, assim como para as angiospermas em geral, a polinização por animais é considerada uma característica basal, sendo que a polinização pelo vento teria evoluído independentemente mais de uma vez dentro da ordem (Givnish et al. 1999; Linder & Rudall 2005). Em *Syngonanthus elegans*, a presença de um sistema misto de polinização, à luz das idéias de Culley et al. (2002), pode ser interpretada tanto como uma condição definitiva quanto uma fase transicional na evolução para apenas um sistema de polinização. Acredita-se, no entanto, que a ocorrência de um sistema de polinização misto nesta espécie seja uma estratégia estável e adaptativa às condições ambientais, que são variáveis no tempo e espaço. Como Stephenson et al. (2000), acredita-se que o sistema de polinização seja plástico e altamente influenciado pelas condições ambientais. Segundo esses autores, a base genética do sistema de reprodução apresenta variações na sua expressão e a seleção natural atua em cima dessa variação.

Dessa forma, tanto a autopolinização, como a polinização pelo vento e por insetos garantem a reprodução de *Syngonanthus elegans*. No entanto, como demonstrado neste trabalho, a polinização por insetos é aquela que contribui de forma mais efetiva para o sucesso reprodutivo da espécie.

As características florais e a diversidade de polinizadores efetivos enquadram *S. elegans* no grupo de plantas polinizadas por diversos pequenos insetos, anteriormente chamadas inseto-generalistas (Bawa & Opler 1975; Bawa 1980).

É possível ainda que a maioria das espécies de Eriocaulaceae compartilhe polinizadores, uma vez que alguns polinizadores de *Syngonanthus elegans*, ocorrente em Minas Gerais, polinizam também as flores de *S. mucugensis* e *S. curralensis*, ocorrentes na Bahia, e foram observados visitando outras espécies da família.

REFERÊNCIAS

- Anderson, A.B., Overal, W.L. & Henderson, A. 1988. Pollination ecology of a forest-dominant palm (*Orbignya phalerata* Mart.) in northern Brazil. *Biotropica* 20: 192-205.
- Angiosperm Phylogeny Group. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Bot. J. Linn. Soc.* 141: 399-436.
- Antonini, Y., Souza, H.G., Jacobi, C.M. & Mury, F.B. 2005. Diversidade e comportamento dos insetos visitantes florais de *Stachytarpheta glabra* Cham. (Verbenaceae), em uma área de campo ferruginoso, Ouro Preto, MG. *Neotrop. Entomol.* 34: 555-564.
- Armbruster, W.S. & Herzig, A.L. 1984. Partitioning and sharing of pollinators by for sympatric species of *Dalechampia* (Euphorbiaceae) in Panama. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 71: 1-16.
- Bawa, K.S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11: 15-39.
- Bawa, K.S. & Opler, P.A. 1975. Dioecism in tropical forest trees. *Evolution* 29: 167-179.
- Campbell, D.R. & Motten, A.F. 1985. The mechanism of competition for pollination between two forest herbs. *Ecology* 66: 554-563.
- Coan, A.I. & Scatena, V.L. 2004. Embryology and seed development of *Blastocaulon scirpeum* and *Paepalanthus scleranthus* (Eriocaulaceae). *Flora* 199: 47-57.
- Coan, A.I., Rosa, M.M. & Scatena, V.L. 2007. Embryology and seed development of *Syngonanthus caulescens* (Poir.) Ruhland (Eriocaulaceae – Poales). *Aquat. Bot.* 86: 148-156.
- Cronquist, A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*. New York: Columbia University Press.

- Cronquist, A. 1988. *The evolution and classification of flowering plants*. New York: The New York Botanical Garden.
- Cruden, R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31: 32-46.
- Culley, T.M., Weller, S.G. & Sakei, A.K. 2002. The evolution of wind pollination in angiosperms. *Trends Ecol. Evol.* 17: 361-369.
- Dafni, A. 1992. *Pollination ecology: a practical approach*. New York: Oxford University Press.
- Dafni, A. & Dukas, R. 1986. Insect and wind pollination in *Urginea maritima* (Liliaceae). *Plant Syst. Evol.* 154: 1-10.
- Dahlgren, R.M.T., Clifford, H.T. & Yeo, P.F. 1985. *The families of the monocotyledones. Structure, evolution, and taxonomy*. Berlin: Springer-Verlag.
- Faegri, K. & Van der Pijl, L. 1979. *The principles of pollination ecology*. New York: Pergamon Press.
- Figueiredo, R.A. & Sazima, M. 2000. Pollination biology of Piperaceae species in southeastern Brazil. *Ann. Bot.* 85: 455-460.
- Frankie, G.W., Harber, W.A., Opler, P.A. & Bawa, K.S. 1983. Characteristics and organization of the large bee pollination systems in the Costa Rican dry forest. In Jones, C.E. & Little, R.J. *Handbook of experimental pollination biology*. p. 411-447. New York: Van Nostrand Reinhold.
- Giulietti, A.M. 1978. Os gêneros *Eriocaulon* L. e *Leiothrix* Ruhland (Eriocaulaceae) na Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo.
- Giulietti, A.M. & Hensold, N. 1990. Padrões de distribuição geográfica dos gêneros de Eriocaulaceae. *Acta bot. bras.* 4: 133-159.
- Giulietti, N., Giulietti, A.M., Pirani, J.R. & Menezes, N.L. 1988. Estudos em sempre-vivas: importância econômica do extrativismo em Minas Gerais, Brasil. *Acta bot. bras.* 1: 179-193.
- Givnish, T.J., Evans, T.M., Pires, J.C. & Sytsma, K.J. 1999. Polyphyly and convergent morphological evolution in Commelinales and Commelinidae: evidence from *rbcL* sequence data. *Mol. Phyl. Evol.* 12: 360-385.

- Hare, C.L. 1950. The structure and development of *Eriocaulon septangulare* With. *Bot. J. Linn. Soc.* 53: 422-448.
- Heithaus, E.R. 1974. The role of plant-pollinator interactions in determine community structure. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 61: 675-691.
- Hensold, N. 1988. Morphology and systematics of *Paepalanthus* subgenus *Xeractis* (Eriocaulaceae). *Syst. Bot. Monographs* 23: 1-150.
- Johansen, D.A. 1940. *Plant microtechnique*. New York: Mc Graw-Hill Book Co.
- Kearns, C.A. & Inouye, D.W. 1993. *Techniques for pollination biologists*. Niwot: University Press of Colorado.
- Klinkhamer, P.G.L. & de Jong, T.J. 1993. Attractiveness to pollinators: a plant's dilemma. *Oikos* 66: 180-184.
- Küchmeister, H., Silberbauer-Gottsberger, I. & Gottsberger, G. 1997. Flowering, pollination, nectar standing crop, and nectaries of *Euterpe precatoria* (Arecaceae), an Amazonian rain forest palm. *Plant Syst. Evol.* 206: 71-97.
- Linder, H.P. & Rudall, P.J. 2005. Evolutionary history of Poales. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36: 107-124.
- Machado, I.C. & Lopes, A.V. 2002. A polinização em ecossistemas de Pernambuco: uma revisão de estado atual do conhecimento. In Tabarelli, M. & Silva, J.M.C. (orgs.). Diagnóstico da biodiversidade de Pernambuco. p. 583-596. Recife: Massangana.
- Menezes, N.L. & Giulietti, A.M. 1986. Serra do Cipó, paraíso dos botânicos. *Ciênc. Hoje* 4: 38-44.
- Ministério do Meio Ambiente. 2005. *Parque Nacional da Serra do Cipó*. Brasília: Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis - IBAMA. Disponível em <<http://www.ibama.gov.br/unidades/parques>>. Acesso em 06 fev. 2005.
- Morato, E.F. & Campos, L.A.O. 2000. Partição de recursos florais de espécies de *Sida linnaeus* e *Mauvastrum coromandelianum* (Linnaeus) Garck (Malvaceae) entre *Cephalurgus anomalus* Moure & Oliveira (Hymenoptera, Andrenidae, Panurginae) e *Melissoptila cnecomala* (Moure) (Hymenoptera, Apidae, Eucerini). *Rev. Bras. Zool.* 17: 705-727.

- Murray, K.G., Feinsinger, P., Busby, W.H., Linhart, Y.B., Beach, J.H. & Kinsman, S. 1987. Evaluation of character displacement among plants in two tropical pollination guilds. *Ecology* 68: 1283-1293.
- Noronha, M.R.P. & Gottsberger, G. 1980. A polinização de *Aspilium floribunda* (Asteraceae) e *Cochlospermum regium* (Cochlospermaceae) e a relação das abelhas visitantes com outras plantas do cerrado de Botucatu, Estado de São Paulo. *Rev. Bras. Bot.* 3: 67-77.
- Parra, L.R. 2000. Redelimitação e revisão de *Syngonanthus* sect. *Eulepis* (Bong. ex Koern.) Ruhland – Eriocaulaceae. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo.
- Peeters, L. & Totland, Ø. 1999. Wind to insect pollination ratios and floral traits in five alpine *Salix* species. *Can. J. Bot.* 77: 556-563.
- Pombal, E.C.P. & Morellato, P.C. 1996. Polinização por moscas em *Dendropanax cuneatum* Decne. & Planch. (Araliaceae) em floresta semidecídua no sudeste do Brasil. *Rev. Bras. Bot.* 18: 157-162.
- Pyke, G.H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 523-575.
- Ramos, C.O.C., Borba, E.L. & Funch, L.S. 2005. Pollination in Brazilian *Syngonanthus* (Eriocaulaceae) species: evidence for entomophily instead of anemophily. *Ann. Bot.* 96: 387-397.
- Rosa, M.M. & Scatena, V.L. 2003. Floral anatomy of *Eriocaulon elichrysoides* and *Syngonanthus caulescens* (Eriocaulaceae). *Flora* 198: 188-199.
- Rosa, M.M. & Scatena, V.L. 2007. Floral anatomy of Paepalanthoideae (Eriocaulaceae, Poales) and their nectariferous structures. *Ann. Bot.* 99: 131-139.
- Roubik, D.W. 1978. Competitive interactions between neotropical pollinators and africanized honeybees. *Science* 201: 1030-1032.
- Ruhland, W. 1903. Eriocaulaceae. In Engler, A. (ed.). *Das Pflanzenreich*. p. 1-294. Leipzig: Wilhelm Engelmann.
- Sacchi, C.F. & Price, P.W. 1988. Pollination of the arroyo willow, *Salix lasiolepis*: role of insects and wind. *Am. J. Bot.* 75: 1387-1393.

- Sano, P.T. 2004. *Actinocephalus* (Körn.) Sano (*Paepalanthus* sect. *Actinocephalus*), a new genus of Eriocaulaceae, and other taxonomic and nomenclatural changes involving *Paepalanthus* Mart. *Taxon* 53: 99-107.
- Sawyer, N.W., Mertins, D.S. & Schuster, L.A. 2005. Pollination biology of *Eriocaulon parkeri* in Connecticut. *Aquat. Bot.* 82: 113-120.
- Scariot, A.O., Lleras, E. & Hay, J.D. 1991. Reproductive biology of the palm *Acrocomia aculeata* in central Brazil. *Biotropica* 23: 12-22.
- Scatena, V.L. & Bouman, F. 2001. Embryology and seed development of *Paepalanthus* sect. *Actinocephalus* (Koern.) Ruhland (Eriocaulaceae). *Plant Biol.* 3: 341-350.
- Scatena, V.L., Menezes, N.L. & Stützel, T. 1993. Embryology and seedling development in *Syngonanthus rufipes* (Eriocaulaceae). *Beitr. Biol. Pflanzen.* 67: 333-343.
- Scatena, V.L., Lima, A.A.A. & Lemos-Filho, J.P. 1997. Aspectos fenológicos de *Syngonanthus elegans* (Bong.) Ruhl. (Eriocaulaceae) da Serra do Cipó – MG, Brasil. *Arq. Biol. Tecnol.* 40: 153-167.
- Schmitt, J. 1983. Flowering plant density and pollinator visitation in *Senecio*. *Oecologia* 60: 97-102.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1981. *Biometry*. New York: W.H. Freeman.
- Stephenson, A.G., Good, S.V. & Vogler, D.W. 2000. Interrelationships among inbreeding depression, plasticity in the self-incompatibility system, and the breeding system of *Campanula rapunculoides* L. (Campanulaceae). *Ann. Bot.* 85 (Supplement A): 211-219.
- Stützel, T. 1981. Zur funktion und evolution köpfchenförmiger Blütenstände, insbesondere der Eriocaulaceen. *Beitr. Biol. Pflanzen.* 56: 439-468.
- Stützel, T. 1998. Eriocaulaceae. In Kubitzki, K. (ed.). *The families and genera of vascular plants – IV Monocotyledons*. p. 197-207. Berlin: Springer Verlag.
- Uphof, J.C.T. 1927. The floral behavior of some Eriocaulaceae. *Am. J. Bot.* 14: 44-48.
- Whitehead, D.R. 1969. Wind pollination in the angiosperms: evolutionary and environmental considerations. *Evolution* 23: 28-35.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. 4 ed. New Jersey: Prentice Hall.

TABELAS

Tabela 1. Levantamento dos visitantes florais de *Syngonanthus elegans* (Bong.) Ruhland.

Visitantes florais	Número de indivíduos observados					Total	Abundância relativa (%)	Classificação*
	Maio/2005 Pop. A	Abril/2006 Pop. A Pop. B		Maio/2006 Pop. A Pop. B				
Coleoptera								
Coccinellidae								
<i>Brachiacantha</i> sp.	58	88	116	37	96	395	36,81	EF
Mordellidae								
<i>Mordella</i> sp.	33	15	15	2	9	74	6,90	EV
Chrysomelidae								
Eumolpini sp.1	2			23	7	32	2,98	EV
Alticini sp.1	1		1		2	4	0,37	EV
<i>Paranapiacaba</i> sp.	1					1	0,09	V
<i>Parasyphraea</i> sp.					1	1	0,09	V
Curculionidae								
<i>Pandeleiteius</i> sp.	1					1	0,09	V
<i>Geraeus</i> sp.		1				1	0,09	V
Hemiptera								
Miridae								
<i>Neotropicomiris longirostris</i>	15	11	13	40	85	164	15,28	EF
Hymenoptera								
Formicidae								
<i>Solenopsis</i> sp.	5	58	74	2	14	153	14,26	EF
<i>Azteca</i> sp.	1	1	3			5	0,47	EV
<i>Camponotus</i> sp.		2	6			8	0,75	EV
Halictidae								
<i>Dialictus</i> sp.		11	6	1	5	23	2,14	EF
Cynipidae sp.1					3	3	0,28	EV
Colletidae								
<i>Chilicola</i> sp.					2	2	0,19	V
Andrenidae								
<i>Psaenythia</i> sp.		1				1	0,09	V
Braconidae								
<i>Apanteles</i> sp.					1	1	0,09	V
Pteromalidae								
<i>Lyrus</i> sp.					1	1	0,09	V
Diptera								
Bombyliidae								
<i>Poecilognathus</i> sp.	14	72	17	1	14	118	11,0	EF
Muscidae								
<i>Stomopogon</i> sp.	1	26	18		6	51	4,75	EF
Empididae								
<i>Empis</i> sp.1	1	3			3	7	0,65	EV
<i>Empis</i> sp.2	2					2	0,19	V
<i>Empis</i> sp.3	1					1	0,09	V
<i>Hilarempis</i> sp.	1					1	0,09	V
<i>Lamprempis</i> sp.	1					1	0,09	V
Syrphidae sp.1		6	3			9	0,84	EV
Dolichopodidae sp.1		2	2	1	3	8	0,75	EV
Agromyzidae sp.1	1	1	2			4	0,37	EV
Psocoptera								
Pseudocaeciliidae sp.1	1					1	0,09	V

*Classificação dos visitantes florais baseada no seu comportamento e frequência de visitas: EF: polinizador efetivo; EV: polinizador eventual; V: visitante.

Tabela 2. Frequência de visitas aos capítulos de *Syngonanthus elegans* (Bong.) Ruhland.

Visitantes florais	Pop. A		Pop. B		Total	
	nº visitas	t	nº visitas	t	nº visitas	t
<i>Poecilognathus</i> sp.	36	40min 24s	14	22min 43s	50	1h 3min 7s
<i>Solenopsis</i> sp.	17	1h 33min 59s	29	3h 45min 47s	46	5h 19min 46s
<i>Brachiacantha</i> sp.	7	22min 41s	36	4h 47min 43s	44	5h 10min 24s
<i>Stomopogon</i> sp.	4	3min 59s	17	1h 51s	21	1h 4min 50s
<i>Mordella</i> sp.	6	45min 42s	6	59min 52s	12	1h 45min 34s
<i>Dialictus</i> sp.	1	23s	6	57min	7	57min 23s
<i>Neotropicomiris longirostris</i>	1	27min	3	28min 20s	4	55min 20s
<i>Azteca</i> sp.	-		2	4min 12s	2	4min 12s
Dolichopodidae sp.1	-		2	6min 58s	2	6min 58s
<i>Empis</i> sp.1	1	7min 30s	-		1	7min 30s
Syrphidae sp.1	1	57s	-		1	57s

t = tempo total de permanência nos capítulos

Tabela 3. Valores de p obtidos pelo teste de Nemenyi, comparando o sucesso reprodutivo entre os tratamentos para a População A. Kruskal-Wallis: H (GL=2, N=50) =23.29607, p =0.0000.

	1 R:14.900	2 R:20.333	3 R:37.325
1		0,001931	0,000020
2	0,001931		0,922125
3	0,000020	0,922125	

Tabela 4. Valores de p obtidos pelo teste de Nemenyi, comparando o sucesso reprodutivo entre os tratamentos para a População B. Kruskal-Wallis: H (GL=2, N=86) =64.59591, p =0.0000.

	1 R:23.250	2 R:32.077	3 R:70.500
1		0,000000	0,000000
2	0,000000		0,582908
3	0,000000	0,582908	

Tabela 5. Valores de U e p obtidos pelo teste de Mann Whitney, comparando o sucesso reprodutivo de cada tratamento entre as Populações A e B.

Tratamento	U	p
1	132	0,001216
2	115	0,030363
3	148	0,046854

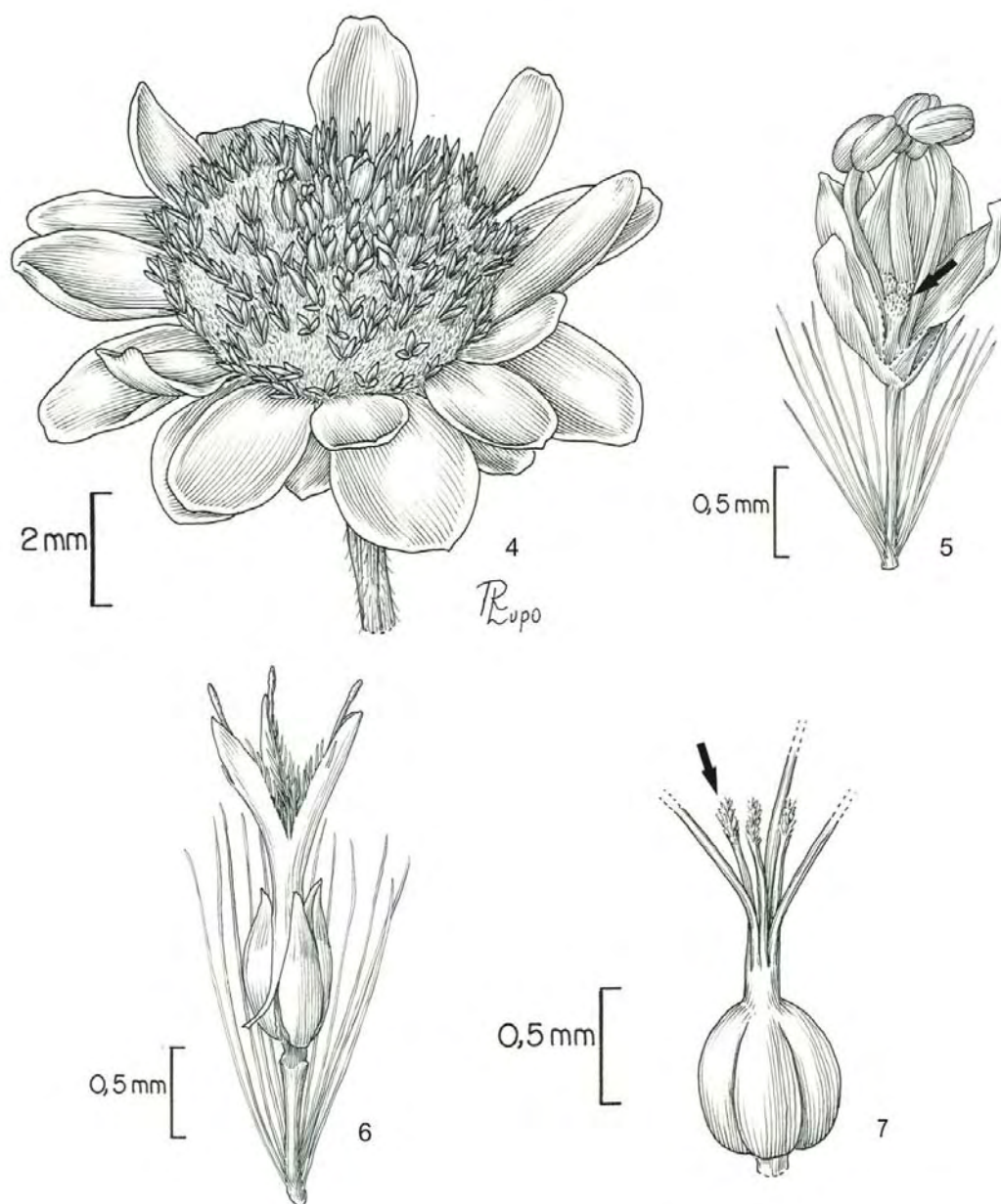
Tabela 6. Valores de p obtidos pelo teste de Tukey, comparando a germinação de sementes entre os tratamentos. ANOVA: F (GL=2, N=12) =13.54239, p =0.0019.

	1 R:2.7500	2 R:6.2500	3 R:10.500
1		0,286551	0,007102
2	0,286551		0,509432
3	0,007102	0,509432	

FIGURAS



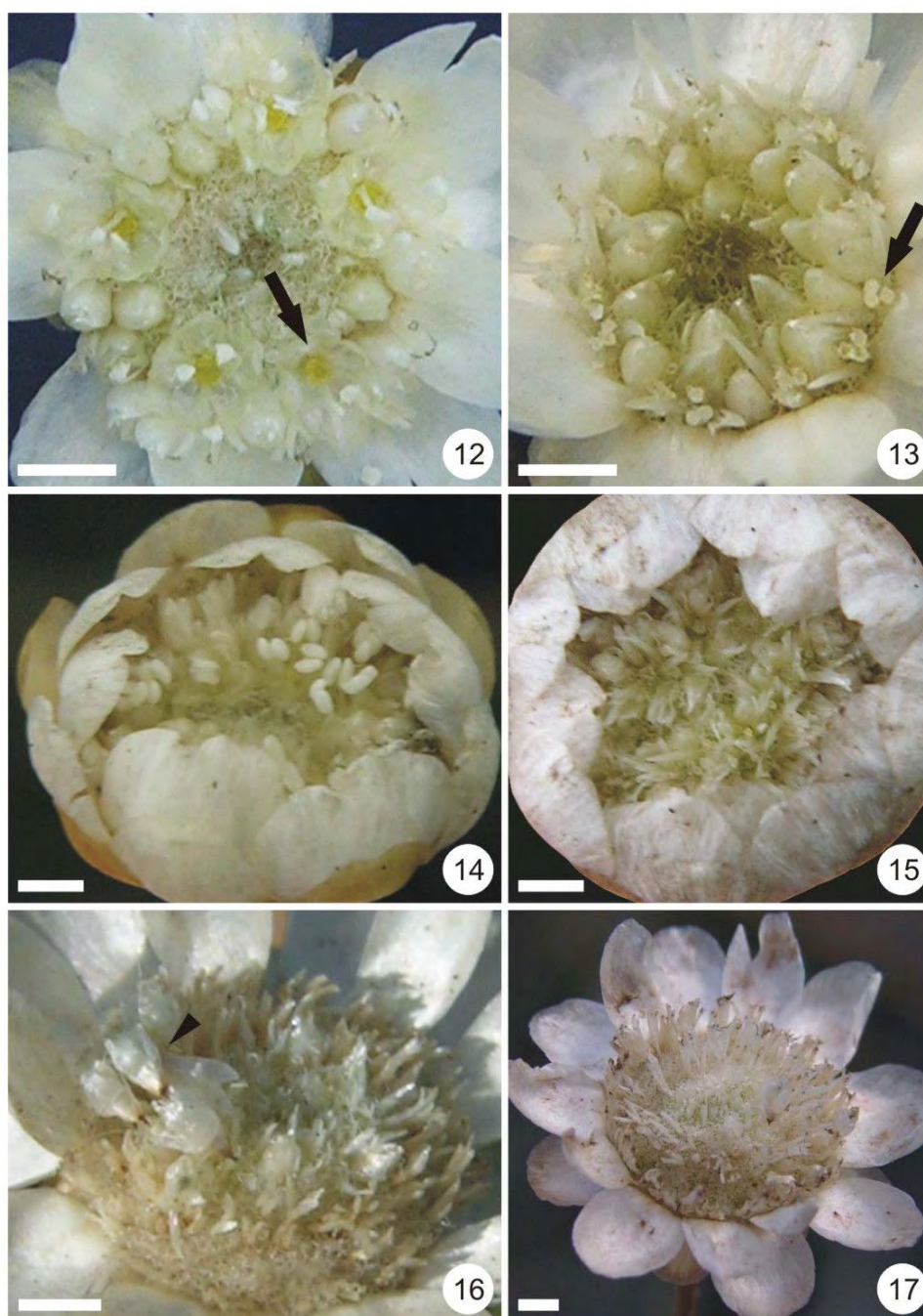
Figuras 1-3. Experimentos de polinização em *Syngonanthus elegans* (Bong.) Ruhland: **1.** Área de estudo com os capítulos marcados e ensacados (População B). **2.** Detalhe de um capítulo ensacado com tecido jersey (Tratamento 2). **3.** Detalhe da armadilha de pólen.



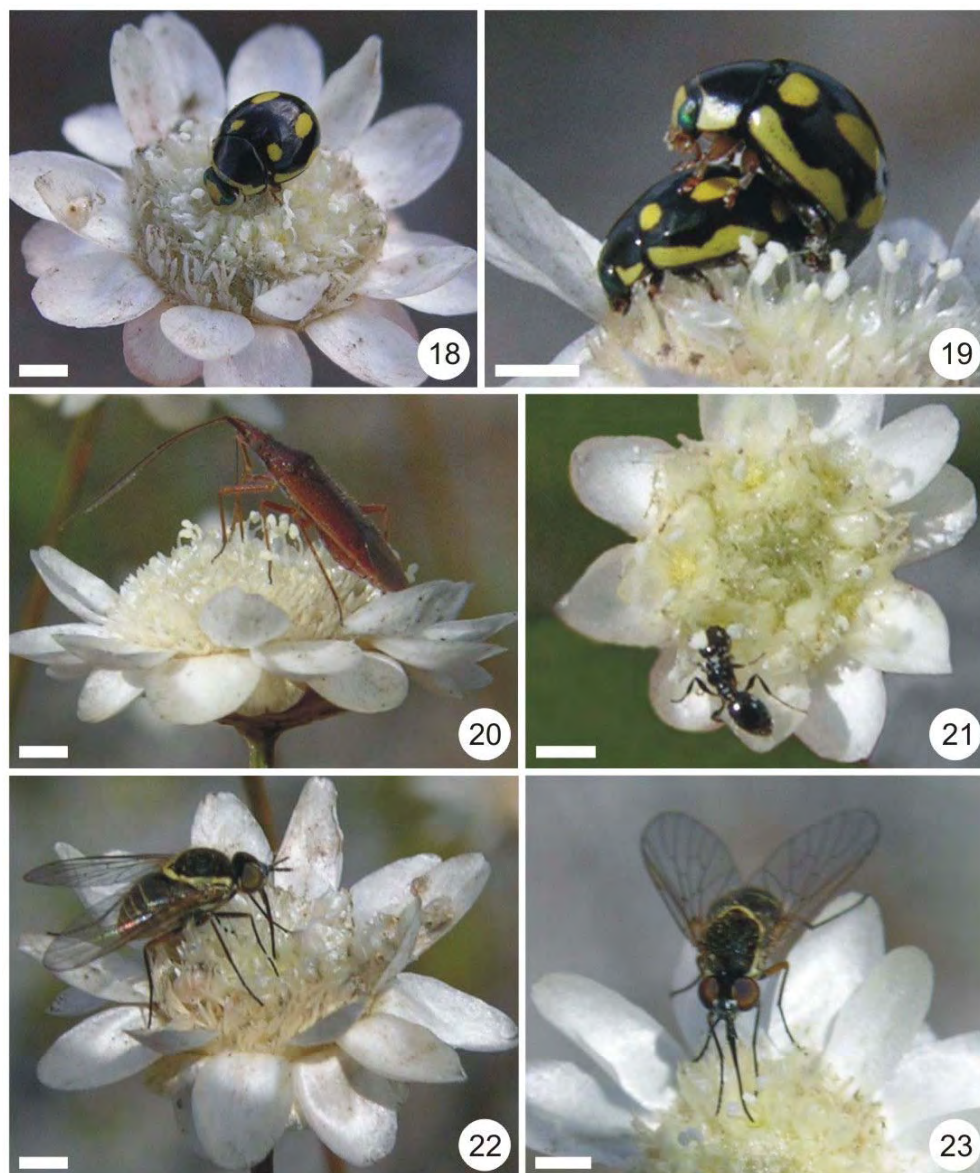
Figuras 4-7. Morfologia do capítulo e das flores de *Syngonanthus elegans* (Bong.) Ruhland:
4. Aspecto geral do capítulo. **5.** Flor estaminada (seta: pistilódios nectaríferos). **6.** Flor pistilada. **7.** Detalhe do gineceu (seta: porções nectaríferas do estilete).



Figuras 8-11. Eletromicrografias de flores de *Syngonanthus elegans* (Bong.) Ruhland: **8.** Detalhe da porção estigmática do estilete, com grãos-de-pólen germinando. **9.** Detalhe das porções nectaríferas do estilete. **10.** Detalhe dos pistilódios nectaríferos da flor estaminada jovem (seta: células epidérmicas curtas). **11.** Detalhe dos pistilódios nectaríferos da flor estaminada madura (seta: células epidérmicas alongadas). Barras = 20µm.



Figuras 12-17. Fotografias de capítulos de *Syngonanthus elegans* (Bong.) Ruhland: **12.** Capítulo aberto com flores estaminadas em antese (seta: pistilódios nectaríferos). **13.** Capítulo aberto com flores pistiladas em antese (seta: porções nectaríferas do estilete). **14.** Capítulo abrindo com flores estaminadas em antese. **15.** Capítulo abrindo com flores pistiladas em antese. **16.** Detalhe do capítulo com flores estaminadas se soltando (cabeça de seta: flores estaminadas soltas). **17.** Capítulo maduro com apenas flores pistiladas. Barras = 0,1cm.



Figuras 18-23. Fotografias de polinizadores efetivos de *Syngonanthus elegans* (Bong.) Ruhland: **18-19.** *Brachiacantha* sp. (Coccinellidae, Coleoptera), retirando néctar da flor estaminada (18) e copulando (19). **20.** *Neotropicomiris longirostris* (Miridae, Hemiptera), retirando néctar da flor estaminada. **21.** *Solenopsis* sp. (Formicidae, Hymenoptera), retirando néctar da flor estaminada. **22-23.** *Poecilognathus* sp. (Bombyliidae, Diptera), retirando néctar da flor pistilada (22) e estaminada (23). Barras = 0,1cm.



Figuras 24-29. Fotografias dos visitantes florais de *Syngonanthus elegans* (Bong.) Ruhland: **24.** *Stomopogon* sp. (Muscidae, Diptera), retirando néctar da flor pistilada. **25.** *Dialictus* sp. (Halictidae, Hymenoptera), parado sobre o capítulo. **26.** *Mordella* sp. (Mordellidae, Coleoptera), parado sobre o capítulo. **27.** Eumolpini sp.1 (Chrysomelidae, Coleoptera), parado sobre o capítulo. **28-29.** Capítulo fechando com um indivíduo de Eumolpini sp.1 dentro. Barras = 0,1cm.

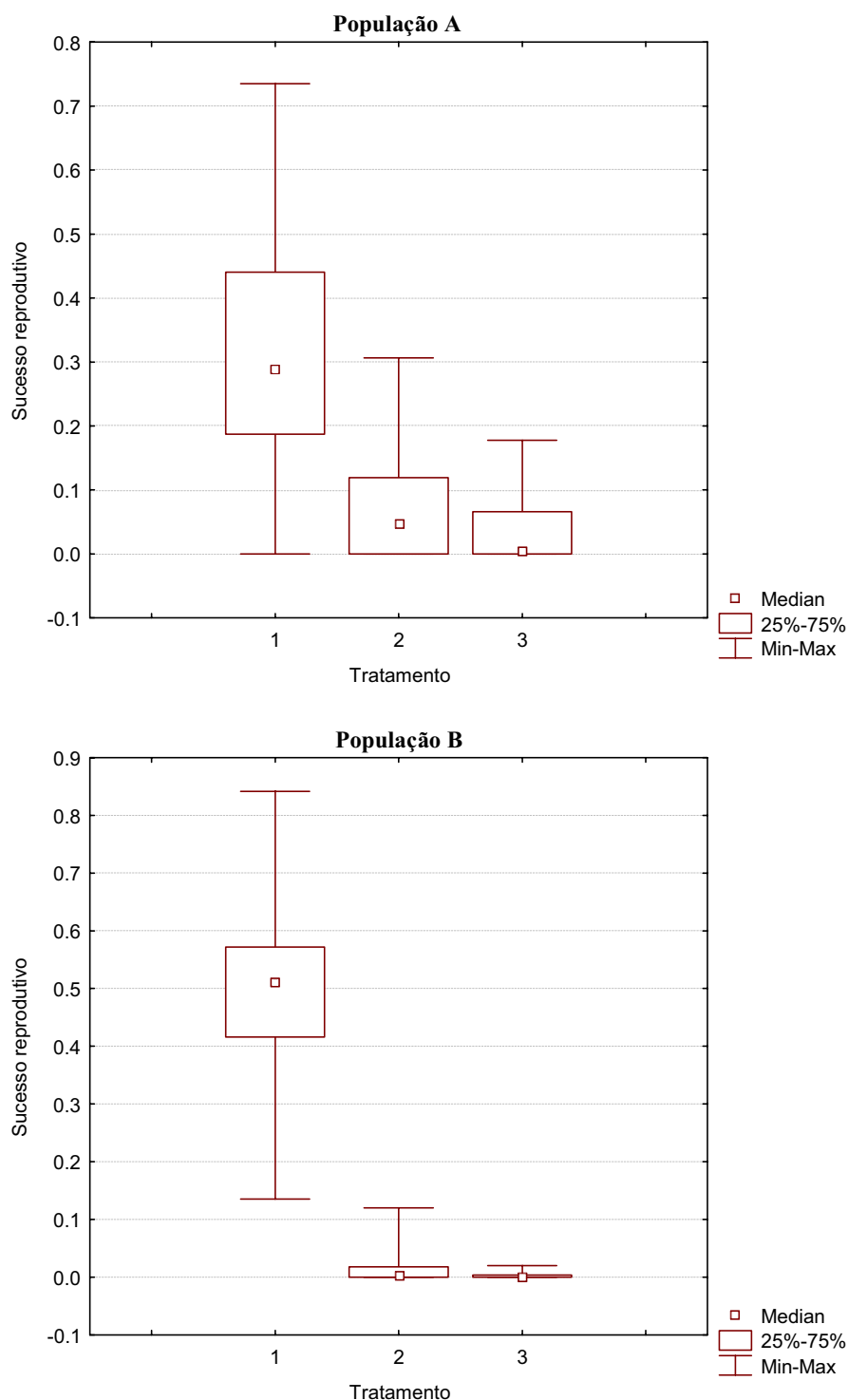


Figura 30. Sucesso reprodutivo de representantes de *Syngonanthus elegans* (Bong.) Ruhland submetidos a três tratamentos de polinização: Tratamento 1 = autopolinização espontânea e/ou agamospermia; Tratamento 2 = autopolinização espontânea e/ou agamospermia + polinização pelo vento; Tratamento 3 (Controle) = autopolinização espontânea e/ou agamospermia + polinização pelo vento + polinização por insetos.

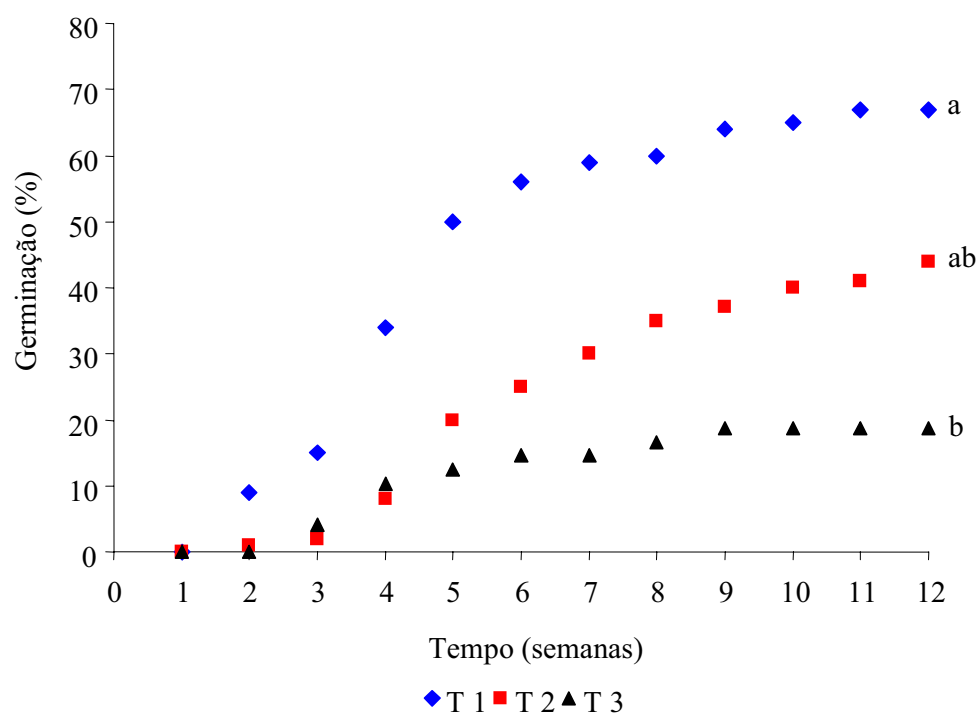


Figura 31. Porcentagem de germinação de sementes de *Syngonanthus elegans* (Bong.) Ruhland para os três tratamentos de polinização: Tratamento 01 = autopolinização espontânea e/ou agamospermia; Tratamento 02 = autopolinização espontânea e/ou agamospermia + polinização pelo vento; Tratamento 03 (Controle) = autopolinização espontânea e/ou agamospermia + polinização pelo vento + polinização por insetos. Letras distintas no gráfico representam diferença significativa ($p < 0,05$) entre os tratamentos de acordo com o teste de Tukey.



Figuras 32-35. Fotografias das plântulas de *Syngonanthus elegans* (Bong.) Ruhland, do experimento de germinação: **32.** Plântula com 4 semanas, de semente selecionada do Tratamento 1 (autopolinização espontânea e/ou agamospermia). **33.** Plântula com 8 semanas, de semente selecionada do Tratamento 1. **34.** Plântula com 4 semanas, de semente selecionada do Tratamento 3 (autopolinização espontânea e/ou agamospermia + polinização pelo vento + polinização por insetos). **35.** Plântula com 8 semanas, de semente selecionada do Tratamento 3. Barras = 0,2mm.

CAPÍTULO 2

**O movimento das brácteas involucrais dos capítulos de *Syngonanthus elegans* (Bong.)
Ruhland (Eriocaulaceae) e sua relação com os mecanismos de polinização**

RESUMO

Syngonanthus elegans ocorre nos campos rupestres brasileiros, áreas de grande variação de temperatura e umidade ao longo do dia. Possui flores distribuídas em capítulos, cujas brácteas involucrais apresentam movimento diário de abertura e fechamento. Estudou-se a anatomia dessas brácteas, procurando entender como se dá o movimento e como ele influencia os mecanismos de polinização. A epiderme é unisseriada, com células de paredes espessadas na face abaxial e células de paredes finas na face adaxial. As células da face abaxial são fibras gelatinosas, com grande quantidade de celulose nas paredes. Por meio de testes laboratoriais, constatou-se que o movimento é decorrência da variação da umidade. Por serem higroscópicas, as fibras gelatinosas absorvem água do ambiente e se expandem, fazendo com que as brácteas se curvem e os capítulos se fechem. Os tricomas presentes nos capítulos também são higroscópicos e enrolam-se ao perder água, favorecendo sua abertura. Os capítulos abrem-se durante o dia, quando a temperatura se eleva e a umidade relativa do ar diminui, e fecham-se à noite, quando a temperatura diminui e a umidade relativa do ar aumenta. Com isso, as brácteas involucrais expõem as flores no horário do dia em que a temperatura é mais elevada e os insetos estão mais ativos, o que favorece a polinização por pequenos insetos, principal sistema de polinização de *S. elegans*. Os capítulos fechados protegem as flores e abrigam pequenos coleópteros. *Brachiacantha* sp. (Coccinellidae) e Eumolpini (Chrysomelidae) polinizam as flores de *S. elegans* durante o dia e permanecem dentro dos capítulos durante a noite, numa possível relação de mutualismo.

Palavras-chave: Eriocaulaceae, *Syngonanthus elegans*, anatomia, capítulos, brácteas involucrais, fibras gelatinosas, polinização.

ABSTRACT

Syngonanthus elegans occurs in Brazilian *campos rupestres* (rocky outcrops), areas where temperature and humidity vary a lot throughout the day. Its flowers are distributed in capitula, whose involucral bracts open and close on a diurnal rhythm. The anatomy of these bracts was studied to understand how such movement occurs and how it influences pollination mechanisms. Their uniseriate epidermis presents thick-walled cells on the abaxial face and

thin-walled cells on the adaxial face. The abaxial face cells are gelatinous fibers whose walls contain a great amount of cellulose. Laboratory tests showed that this movement is a response to humidity variation. Since they are hygroscopic, when they absorb water from the surrounding environment, these gelatinous fibers expand, causing the bracts to bend and the capitula to close. The capitulum trichomes also are hygroscopic and curl when they lose water, favoring the opening of the capitulum. The capitula open during the day, when temperature increases and relative humidity of the air decreases, and close at night, when temperature decreases and relative humidity of the air increases. The involucre bracts thus expose the flowers at the time of day when temperature is higher and the insects are more active, favoring pollination by small insects, which are the main pollinators of *S. elegans*. On the other hand, the closed capitula protect the flowers and shelter small coleoptera. *Brachiacantha* sp. (Coccinellidae) and Eumolpini (Chrysomelidae) thus pollinate the flowers of *S. elegans* during the day and remain within the capitula during the night, in a possible mutualistic relationship.

Key words: Eriocaulaceae, *Syngonanthus elegans*, anatomy, capitula, involucre bracts, gelatinous fibers, pollination.

INTRODUÇÃO

Eriocaulaceae apresenta distribuição pantropical (Giulietti & Hensold 1990). A maioria das espécies da família ocorre nos campos rupestres do Brasil (Giulietti et al. 1987), presentes principalmente em altitudes superiores a 900m e com grande variação de temperatura e umidade ao longo do dia. Os representantes dessa família podem ser facilmente reconhecidos por apresentar inflorescências do tipo capítulo, o que os diferencia das demais monocotiledôneas (Eichler 1875).

Syngonanthus é um dos maiores gêneros de Eriocaulaceae e inclui cerca de 200 espécies (Mabberley 1987). *Syngonanthus* sect. *Eulepis*, que inclui *Syngonanthus elegans*, caracteriza-se por apresentar capítulos radiados e brácteas involucrais ultrapassando a altura das flores (Parra 1995, 2000).

Em *Syngonanthus elegans*, conforme observações de campo, estas brácteas involucrais apresentam um movimento diário, que leva à abertura e ao fechamento dos capítulos e que provavelmente influencia os mecanismos de polinização. O mesmo já havia sido observado por Hensold (1988) em espécies de *Paepalanthus* subgen. *Xeractis* e, segundo a autora, esse movimento ocorre porque as paredes da epiderme abaxial das brácteas involucrais são higroscópicas, fazendo com que elas se fechem sobre o capítulo em ambientes úmidos. No entanto, não foram realizados estudos sobre a anatomia das brácteas e nem sobre o seu funcionamento.

Syngonanthus elegans é uma das espécies mais conhecidas de Eriocaulaceae. Foi alvo de estudos morfoanatômicos (Scatena & Menezes 1995, 1996a, b; Scatena et al. 2004), de germinação de sementes (Oliveira & Garcia 2005), de desenvolvimento pós-seminal (Scatena et al. 1996), taxonômicos (Parra 1995, 1998, 2000), fitoquímicos (Bonfim 1993) e fenológicos (Scatena et al. 1997). Dados recentes sobre a biologia da polinização de *S. elegans*, conforme apresentado no capítulo anterior, indicaram que a espécie é inseto-generalista e polinizada principalmente por pequenos insetos das ordens Coleoptera, Diptera, Hemiptera e Hymenoptera.

O presente trabalho teve como objetivo o estudo anatômico das brácteas involucrais dos capítulos de *Syngonanthus elegans*, procurando compreender seu movimento de abertura e fechamento e a relação deste com os aspectos reprodutivos da espécie.

MATERIAL E MÉTODOS

Este estudo foi realizado com representantes de *Syngonanthus elegans* (Bong.) Ruhland (Eriocaulaceae) ocorrentes no Parque Nacional da Serra do Cipó, município de Santana do Riacho, Minas Gerais. Expedições científicas para a área de estudo foram realizadas mensalmente no período de maio/2005 a junho/2006.

Para o estudo anatômico, os capítulos foram fixados em FAA 50 (Johansen 1940) e estocados em álcool etílico 70%. Material-testemunho foi depositado no *Herbarium Rioclarense* (HRCB) da Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.

Capítulos inteiros e brácteas involucrais destacadas, após fixados, foram submetidos à desidratação em série butílica (55%, 70%, 85%, 100%) e transferidos para uma mistura de butanol e resina líquida (1:1) por 24 horas (pré-infiltração). Posteriormente, foram imersos na solução de infiltração, onde permaneceram por 24 horas, e incluídos em historresina *Leica* [(2-hidroxietil)-metacrilato] (Feder & O'Brien 1968). O material incluído foi seccionado em micrótomo rotativo, com 5-10 µm de espessura. As secções anatômicas foram submetidas à coloração com ácido-periódico-reativo de Schiff (PAS) e azul de toluidina (Feder & O'Brien 1968) e montadas em lâminas permanentes com Entellan.

Realizou-se também a dissociação da epiderme das brácteas involucrais em solução de ácido acético glacial e peróxido de hidrogênio (1:1) (Franklin 1945). Esse material, juntamente com alguns tricomas destacados dos capítulos, foi corado com fucsina e azul de astra (Roeser 1972) e montado em lâminas semi-permanentes com gelatina glicerinada. Os resultados foram documentados com fotomicrografias, feitas em fotomicroscópio *Olympus* BX 40 com projeção da escala micrométrica.

Dados meteorológicos registrados diariamente, às 9h00, 15h00 e 21h00, foram fornecidos pela Estação Meteorológica do Parque Nacional da Serra do Cipó.

A fim de se determinar a influência da umidade no movimento das brácteas involucrais, capítulos foram submetidos, em laboratório, a diferentes gradientes de umidade relativa. Para tanto, estes capítulos foram colocados em frascos fechados de 35ml, com 10ml de solução de ácido sulfúrico em diferentes concentrações. As soluções de ácido sulfúrico variavam de 15% a 98% e resultavam em diferentes umidades relativas dentro de cada frasco (International Standard 1988). O mesmo teste foi repetido em dessecador, cuja umidade relativa foi monitorada com um termohigrômetro. Os resultados obtidos, após 24 horas, foram fotografados.

RESULTADOS

Syngonanthus elegans é uma herbácea terrestre e de pequeno porte (Fig. 1). Seus capítulos, envolvidos por brácteas involucrais (seta), são mostrados em detalhe na figura 2.

Essas brácteas apresentam um movimento diário, fazendo com que os capítulos se abram de manhã, por volta das 9h00 (Fig. 3), e se fechem no final da tarde, por volta das 18h00 (Figs. 4-5).

O movimento realizado por uma bráctea individualizada, destacada do capítulo, é mostrado em detalhe na figura 6. Nota-se que a região mediana da bráctea é a parte responsável pelo movimento.

A figura 7 mostra as regiões onde foram feitas as secções anatômicas das brácteas (Figs. 8-12), que se caracterizam por apresentar epiderme, parênquima de preenchimento e vascularização reduzida.

Em toda a extensão da bráctea, a epiderme é unisseriada, com células da face abaxial de paredes espessadas, constituídas de celulose e lignina, e as células da face adaxial com paredes finas, constituídas de celulose (Figs. 8-12). As células da face abaxial são fibras gelatinosas, com grande quantidade de celulose, principalmente nas camadas mais internas da parede secundária (Fig. 13). Na região mediana da bráctea, região responsável pelo movimento, é encontrada maior quantidade de celulose nessas células (Figs. 10; 13; 19). Por meio da coloração diferencial com ácido-periódico-reativo de Schiff (PAS) e azul de toluidina (rosa para celulose e azul para lignina) foi possível confirmar a constituição dessas fibras (Fig. 13). O mesmo foi verificado utilizando-se safranina e azul de astra (azul para celulose e rosa para lignina) (Fig. 19-seta).

Em vista frontal, as células epidérmicas da região mediana da bráctea (Fig. 17), na face abaxial, diferem das demais células epidérmicas (Fig. 14), pois são mais curtas, mais largas e com maior número de pontuações.

Da região mediana até a região apical da bráctea (Fig. 7-seta), região mais expandida lateralmente, a epiderme da face adaxial apresenta aspecto papiloso (Figs. 8-9). Isso porque essas células perdem o conteúdo e suas paredes periclinais externas tornam-se côncavas e se colapsam com a parede periclinal interna (Figs. 8-9). Na figura 15 as células epidérmicas são vistas em detalhe. A figura 16 mostra detalhe da região basal da bráctea, onde as paredes das células epidérmicas não se colapsam.

Da base para o ápice da bráctea, ocorre redução no número de camadas de células parenquimáticas no mesofilo, bem como das células que constituem o feixe vascular (Figs. 8-

12). Na região basal, as células do mesofilo subjacentes à epiderme da face abaxial tornam-se espessadas (Fig. 12).

Os tricomas, que se localizam no receptáculo do capítulo e nos pedicelos das flores, também são sensíveis às mudanças de umidade do ar e, ao perderem água, sofrem uma torção, favorecendo a abertura dos capítulos (Fig. 18-seta). Esses tricomas são unisseriados, pluricelulares, e suas células apresentam paredes com espessamento não uniforme no sentido longitudinal, sendo que regiões mais espessadas alternam-se com regiões menos espessadas (Fig. 20).

Os resultados obtidos nos testes de umidade estão apresentados nas figuras 21-24. Observa-se que, conforme diminui a umidade relativa do ar de dentro dos frascos, as brácteas involucrais dos capítulos se abrem (Figs. 22-23), confirmando que a água é o fator abiótico responsável pelo movimento. Os mesmos resultados foram obtidos com capítulos colocados dentro de um dessecador, com a umidade relativa monitorada através de termohigrômetro (Fig. 24).

Os dados de temperatura e umidade relativa do ar, durante o período de floração de *Syngonanthus elegans* (fevereiro a julho), no ano de 2005, estão representados graficamente na figura 25. Observa-se que há grande variação desses fatores ao longo do dia, sendo que a temperatura chegou a variar, num mesmo dia, de 19°C para 10°C e a umidade relativa do ar de 100% para 52%. Ao longo desses quatro meses, a temperatura era baixa de manhã, aumentava durante o dia e diminuía novamente no final da tarde. Já a umidade relativa do ar era alta pela manhã, diminuía durante o dia e aumentava no final da tarde, num padrão diário.

DISCUSSÃO

As brácteas involucrais de *Syngonanthus elegans* apresentam movimento diário que leva à abertura e ao fechamento dos capítulos e, através de testes laboratoriais, verificou-se que esse movimento é influenciado pela umidade relativa do ar. Isso porque, como demonstrado no estudo anatômico, na face abaxial da epiderme estão presentes fibras gelatinosas, cujas paredes se expandem ao absorver água da umidade do ambiente, fazendo com que as brácteas se curvem.

Segundo Scatena & Dias (2003), as fibras gelatinosas são freqüentemente vivas, pobres em lignina e possuem grande quantidade de alfa-celulose na porção mais interna da parede secundária, que absorve água. Segundo Côté & Day (1962) e Scurfield & Silva (1969), na ultraestrutura, as paredes das fibras gelatinosas mostram-se porosas e, de acordo com Bailey & Kerr (1937), são altamente higroscópicas.

Na literatura, as fibras gelatinosas são comumente relatadas em lenhos de tensão (Fisher 1985; Yoshida et al. 2002; Jourez & Avella-Shaw 2003) e em estruturas subterrâneas de eudicotiledôneas, como raízes e xilopódios, nos quais provavelmente exercem a função de armazenamento de água (Paviani 1972, 1974, 1977; Milanez & Moraes-Dallaqua 2003).

Em *Brasilia sickii* (Asteraceae) (Paviani 1972, 1977) e em *Plathymenia reticulata* (Fabaceae) (Paviani 1974), ambas espécies de cerrado, foram observadas fibras gelatinosas em diferentes órgãos como raiz, xilopódio e folha e, segundo a autora, essa presença pode estar associada com o armazenamento de água.

Marcatti et al. (2001), em um estudo anatômico comparando o lenho de *Copaifera langsdorffii* (Fabaceae) de floresta e do cerrado, afirmaram que as fibras gelatinosas estão presentes em maior quantidade nos indivíduos que ocorrem no cerrado. Esses autores também relacionaram a ocorrência dessas fibras com o armazenamento de água, uma vez que a retenção hídrica no cerrado é menor quando comparada com a da floresta.

Em todos esses trabalhos, no entanto, as fibras gelatinosas ocorrem associadas ao tecido vascular e, portanto, originam-se do procâmbio e/ou do câmbio vascular. Em *Syngonanthus elegans*, as fibras gelatinosas têm origem protodérmica, uma vez que se estabelecem na epiderme.

Segundo Fahn & Werker (1972), células de paredes espessadas e com grande capacidade de absorção de água foram observadas na epiderme de estruturas reprodutivas, como brácteas, sépalas e pericarpo (frutos), nas quais estão associadas à dispersão das sementes pelo mecanismo de embebição. Quando as paredes dessas células embebem ou perdem água, elas se expandem ou se contraem, respectivamente, resultando num movimento de curvatura ou torção do órgão. Tal mecanismo de embebição também é responsável pelo movimento das brácteas involucrais de algumas espécies de Asteraceae, que crescem em condições áridas (Fahn & Werker 1972).

Em *Asteriscus pygmaeus* (Asteraceae), as brácteas involucrais dos capítulos fecham-se em condições secas e abrem-se em condições úmidas (Gutterman & Ginott 1994). Seus representantes crescem em regiões desérticas e a floração ocorre no período mais úmido (inverno), quando as brácteas involucrais encontram-se abertas. Segundo Gutterman & Ginott (1994), esse movimento ocorre devido à presença de tecido especializado na face adaxial da epiderme das brácteas involucrais. A absorção de água e consequente expansão desse tecido em condições úmidas faz com que os capítulos se abram e sua contração em condições secas faz com que os capítulos se fechem.

Esse mecanismo de abertura e fechamento das brácteas involucrais de *Asteriscus pygmaeus* é exatamente o contrário do que acontece em *Syngonanthus elegans*, cujos capítulos fecham-se em condições úmidas e abrem-se em condições secas. Essa diferença deve-se à posição das células especializadas no movimento, que estão localizadas na face adaxial da epiderme em *A. pygmaeus* e na face abaxial da epiderme em *S. elegans*.

Em vista frontal, observou-se que as fibras gelatinosas presentes na região mediana da bráctea involucral, que é a parte responsável pelo movimento, apresentam-se mais curtas e mais largas quando comparadas com as células epidérmicas das outras regiões, além de apresentarem maior quantidade de pontoações. Essa diferença morfológica provavelmente está relacionada com a função motora que essas fibras exercem na bráctea.

Células epidérmicas semelhantes a essas, curtas, largas e com numerosas pontoações, em vista frontal, foram observadas em folhas de *Syngonanthus* sect. *Thysanocephalus* por Scatena & Menezes (1993), que relacionaram a quantidade de pontoações com a resposta da planta ao estresse hídrico. De acordo com Scatena & Menezes (1993), as pontoações são mais numerosas nas células epidérmicas das espécies cujas folhas se enrolam quando perdem água e são em menor número naquelas folhas que não perdem água e não se enrolam. Pontoações numerosas favorecem a intensa movimentação de água entre as células (Scatena & Menezes 1993) de forma semelhante ao que ocorre nas brácteas de *Syngonanthus elegans*.

Por meio de observações da epiderme da bráctea involucral de *Syngonanthus elegans*, desde a região mediana até a apical, verifica-se que a parede periclinal externa das células epidérmicas da face adaxial torna-se côncava, quase dobrada. Segundo Fleurat-Lessard (1988), a formação de dobras nas paredes de células vegetais é rara e, quando ocorre,

geralmente está associada a movimento. No caso de *S. elegans*, essa modificação na forma das células epidérmicas adaxiais também deve estar relacionada ao movimento das brácteas.

Outra estrutura presente no interior dos capítulos e que também contribui para a abertura e fechamento dos mesmos são os tricomas, que se distribuem entre as flores nos capítulos. Conforme observado no laboratório, sob estereomicroscópio, esses tricomas são sensíveis a ligeiras mudanças de umidade e, ao perderem água, sofrem um processo de torção, empurrando as flores e as brácteas involucrais internas para fora, o que favorece a abertura dos capítulos.

Esse processo de torção dos tricomas se dá pelo mesmo mecanismo de embebição descrito para as brácteas involucrais. Segundo Fahn & Werker (1972), os tricomas presentes em diásporos dispersos pelo vento, como de espécies de *Tamarix* (Tamaricaceae), *Anemone* (Ranunculaceae) e *Dryas* (Rosaceae), entre outras, também apresentam esse mecanismo de embebição. Nessas espécies, os tricomas ficam agregados quando úmidos e se separam em condições secas, favorecendo a dispersão dos diásporos pelo vento.

Em *Syngonanthus elegans*, os tricomas presentes nos capítulos separam-se em condições secas e sofrem um processo de torção. Isso porque, como demonstrado nos resultados, suas células apresentam espessamento heterogêneo nas paredes, com regiões mais espessadas alternando-se com regiões menos espessadas em toda a sua extensão. Esse espessamento diferencial das paredes celulares dos tricomas faz com que eles se enrolem quando as células se contraem, ao perderem água.

Durante a floração de *Syngonanthus elegans*, os capítulos só se abrem por volta das 9h00 e se fecham por volta das 18h00. Assim, as flores ficam protegidas pelas brácteas involucrais durante a noite e, durante o dia, ficam expostas aos visitantes florais. O período em que os capítulos ficam abertos coincide com a alta temperatura, que é quando os insetos estão mais ativos.

Como visto no capítulo anterior, no estudo sobre a biologia da polinização de *Syngonanthus elegans*, a polinização por diversos pequenos insetos é a que contribui de forma mais efetiva para o sucesso reprodutivo da espécie. Embora os polinizadores de *S. elegans* tenham apresentado diferenças nos horários de atividade ao longo do dia, os picos de visitação foram semelhantes, coincidindo com alta temperatura e alta intensidade luminosa e com baixa

umidade relativa do ar, que é quando os capítulos estão abertos ao máximo. A relação positiva entre número de visitas e temperatura também foi verificada em *Metrodorea stipularis* (Rutaceae) (Pombal & Morellato 2000) e em *Casearia glandiflora* (Flacourtiaceae) (Machado & Oliveira 2000).

Ao se fecharem, os capítulos servem de abrigo a pequenos coleópteros, como *Brachiacantha* sp. (Coccinellidae), considerado polinizador efetivo de *Syngonanthus elegans*, e Eumolpini (Chrysomelidae), considerado polinizador eventual. Observou-se, durante o trabalho de campo, que representantes dessas duas espécies passam o dia sobre os capítulos, retirando néctar das flores, copulando, ou pousados sobre as brácteas involucrais. No final da tarde, os mesmos ficam parados sobre as flores, até que os capítulos se fechem. Assim, durante o dia, esses coleópteros promovem a polinização de *S. elegans*, e, durante a noite, permanecem protegidos dentro dos capítulos, numa provável relação de mutualismo.

REFERÊNCIAS

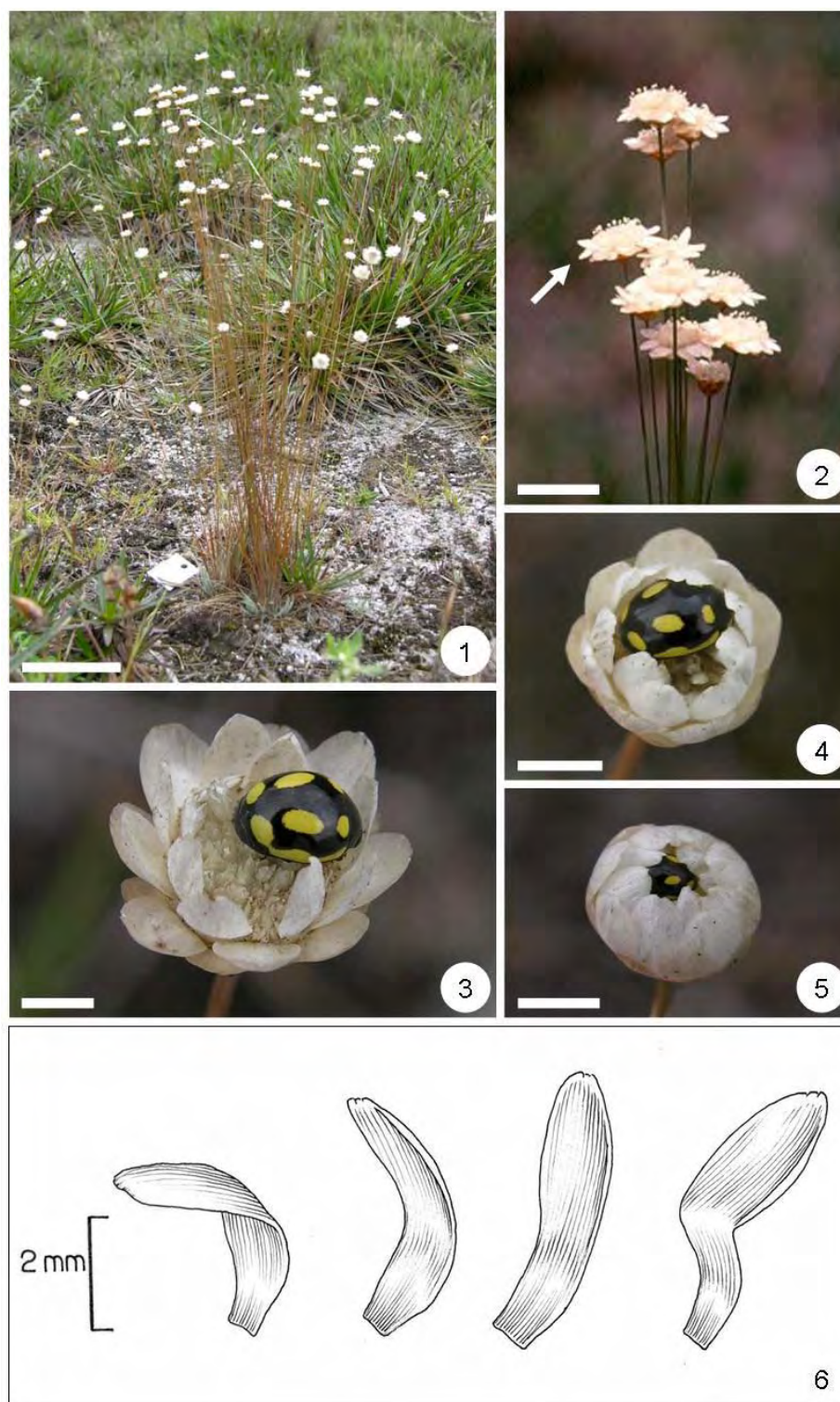
- Bailey, I.W. & Kerr, T. 1937. The structural variability of the secondary wall as revealed by “lignin” residues. *Arnold Arboretum Jour.* 18: 261-272.
- Bonfim, M.C.P. 1993. Distribuição flavonoídica das seções *Eulepis* Bong. e *Thysanocephalus* Koern. e a taxonomia de *Syngonanthus* Ruhl. (Eriocaulaceae). Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo.
- Côté, W.A. Jr. & Day, A.C. 1962. The G layer in gelatinous fiberselectron microscope studies. *Forest. Prod. Journ.* 12: 333-338.
- Eichler, A.W. 1875. *Blütendiagramme*. Leipzig: Wilhelm Engelmann.
- Fahn, A. & Werker, E. 1972. Anatomical mechanisms of seed dispersal. In Kozlowski, T.T. (ed.). *Seed biology*. p. 152-221. London: Academic Press.
- Feder, N. & O'Brien, T.P. 1968. Plant microtechnique: some principles and new methods. *Amer. J. Bot.* 55: 123-142.
- Fisher, J.B. 1985. Induction of reaction wood in *Terminalia* (Combretaceae): roles of gravity and stress. *Ann. Bot.* 55: 237-248.

- Fleurat-Lessard, P. 1988. Structural and ultrastructural features of cortical cells in motor organs of sensitive plants. *Biol. Rev.* 63: 1-22.
- Franklin, G. 1945. Preparation of thin sections of synthetic resins and wood-resin composites and a new macerating method for wood. *Nature* 155: 51.
- Giulietti, A.M. & Hensold, N. 1990. Padrões de distribuição geográfica dos gêneros de Eriocaulaceae. *Acta bot. bras.* 4: 133-159.
- Giulietti, A.M., Menezes, N.L., Pirani, J.R., Meguro, M. & Wanderley, M.G.L. 1987. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: caracterização e lista das espécies. *Bol. Bot. Univ. S. Paulo* 9: 1-151.
- Gutterman, Y. & Ginott, S. 1994. Long-term protected 'seed bank' in dry inflorescences of *Asteriscus pygmaeus*; achene dispersal mechanism and germination. *J. Arid Env.* 26: 149-163.
- Hensold, N. 1988. Morphology and systematics of *Paepalanthus* subgenus *Xeractis* (Eriocaulaceae). *Syst. Bot. Monographs* 23: 1-150.
- International Standard. 1988. ISO 483: Plastics – Small enclosures for conditioning and testing using aqueous solutions to maintain relative humidity at constant value. p. 1-6.
- Johansen, D.A. 1940. *Plant microtechnique*. New York: Mc Graw-Hill Book Co.
- Jourez, B. & Avella-Shaw, T. 2003. Effect of gravitational stimulus duration on tension wood formation in young stems of poplar (*P. euramericana* cv 'Ghoy'). *Ann. For. Sci.* 60: 31-41.
- Mabberley, D.J. 1987. *The plant book*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Machado, A.O. & Oliveira, P.E.A.M. 2000. Biologia floral e reprodutiva de *Casearia glandiflora* Camb. (Flacourtiaceae). *Rev. Bras. Bot.* 23: 283-290.
- Marcatti, C.R., Angyalossy-Alfonso, V. & Benetati, L. 2001. Anatomia comparada do lenho de *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae-Caesalpinoideae) de floresta e cerrado. *Rev. Bras. Bot.* 24: 311-320.
- Milanez, C.R.D. & Moraes-Dallaqua, M.A. 2003. Ontogênese do sistema subterrâneo de *Pachyrhizus ahipa* (Weddi.) Parodi (Fabaceae: Faboideae). *Rev. Bras. Bot.* 26: 415-427.

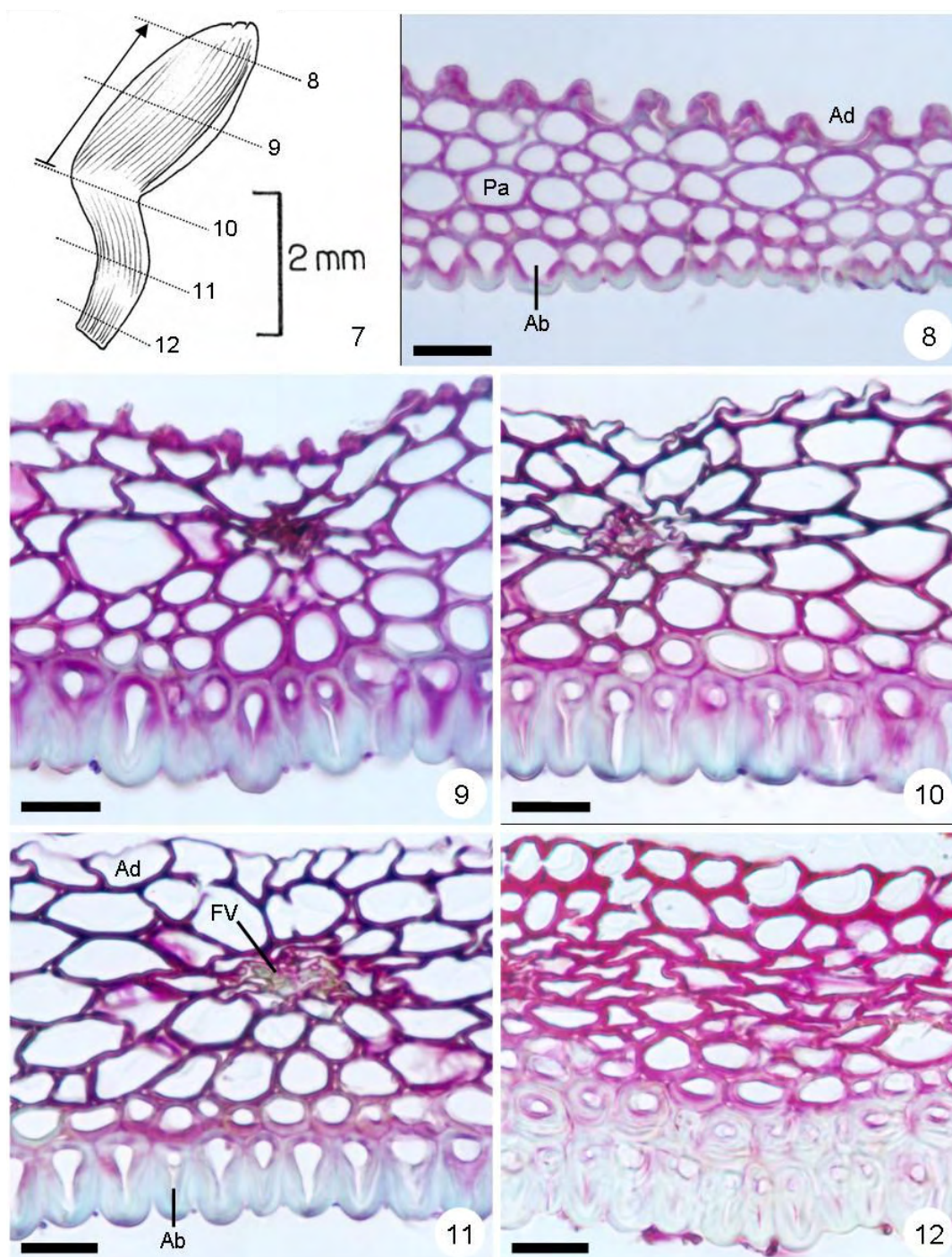
- Oliveira, P.G. & Garcia, Q.S. 2005. Efeitos da luz e da temperatura na germinação de sementes de *Syngonanthus elegantulus* Ruhland, *S. elegans* (Bong.) Ruhland e *S. venustus* Silveira (Eriocaulaceae). *Acta. bot. bras.* 19: 639-645.
- Parra, L.R. 1995. *Syngonanthus* Ruhland (Eriocaulaceae) na Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo.
- Parra, L.R. 1998. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: *Syngonanthus* Ruhland (Eriocaulaceae). *Bol. Bot. Univ. S. Paulo.* 17: 219-254.
- Parra, L.R. 2000. Redelimitação e revisão de *Syngonanthus* sect. *Eulepis* (Bong. ex Koern.) Ruhland – Eriocaulaceae. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo.
- Paviani, T.I. 1972. Estudo morfológico e anatômico de *Brasilia sickii* G.M. Barroso. *Rev. Bras. Biol.* 32: 451-472.
- Paviani, T.I. 1974. Sobre a ocorrência de fibras gelatinosas em *Plathymenia reticulata* Benth. *Ciênc. Cult.* 26: 783-786.
- Paviani, T.I. 1977. Estudo morfológico e anatômico de *Brasilia sickii* G.M. Barroso. II. Anatomia da raiz, do xilopódio e do caule. *Rev. Bras. Biol.* 37: 307-324.
- Pombal, E.C.P. & Morellato, P.C. 2000. Differentiation of floral color and odor in two fly pollinated species of *Metrodorea* (Rutaceae) from Brazil. *Plant Syst. Evol.* 221: 141-156.
- Roeser, K.R. 1972. Die Nadel der Schwarzkiefer-Massenprodukt und Kunstwert der Natur. *Mikrokosmos* 61: 33-36.
- Scatena, V.L. & Menezes, N.L. 1993. Considerações sobre a natureza da câmara subestomática e das células epidérmicas das folhas de *Syngonanthus* Ruhl. secção *Thysanocephalus* Koern. – Eriocaulaceae. *Rev. Bras. Bot.* 16: 159-165.
- Scatena, V.L. & Menezes, N.L. 1995. Aspectos morfológicos e anatômicos do caule em espécies de *Syngonanthus* Ruhl. Eriocaulaceae. *Bol. Bot. Univ. S. Paulo* 14: 91-107.
- Scatena, V.L. & Menezes, N.L. 1996a. Anatomia de escapos e folhas de *Syngonanthus* Ruhl. (Eriocaulaceae) de campos rupestres. *Rev. Bras. Biol.* 56: 327-332.
- Scatena, V.L. & Menezes, N.L. 1996b. Anatomia de raízes de *Syngonanthus* Ruhl. (Eriocaulaceae). *Rev. Bras. Biol.* 56: 333-343.

- Scatena, V.L. & Dias, E.S. 2003. Parênquima, colênquima e esclerênquima. In Appezzato-da-Glória, B. & Carmello-Guerreiro, S.M. (eds.). *Anatomia vegetal*. p. 109-128. Viçosa: UFV.
- Scatena, V.L., Lemos-Filho, J.P. & Lima, A.A.A. 1996. Morfologia do desenvolvimento pós-seminal de *Syngonanthus elegans* e *S. niveus* (Eriocaulaceae). *Acta bot. bras.* 10: 85-91.
- Scatena, V.L., Lima, A.A.A. & Lemos-Filho, J.P. 1997. Aspectos fenológicos de *Syngonanthus elegans* (Bong.) Ruhl. (Eriocaulaceae) da Serra do Cipó – MG, Brasil. *Arq. Biol. Tecnol.* 40: 153-167.
- Scatena, V.L., Vich, D.V. & Parra, L.R. 2004. Anatomia de escapos, folhas e brácteas de *Syngonanthus* sect. *Eulepis* (Bong. ex Koern.) Ruhland (Eriocaulaceae). *Acta bot. bras.* 18: 825-837.
- Scurfield, G. & Silva, S. 1969. The structure of reaction wood as indicated by scanning electron microscopy. *Aust. J. Bot.* 17: 391-402.
- Yoshida, M., Ohta, H. & Okuyama, T. 2002. Tensile growth stress and lignin distribution in the cell walls of black locust (*Robinia pseudoacacia*). *J. Wood Sci.* 48: 99-105.

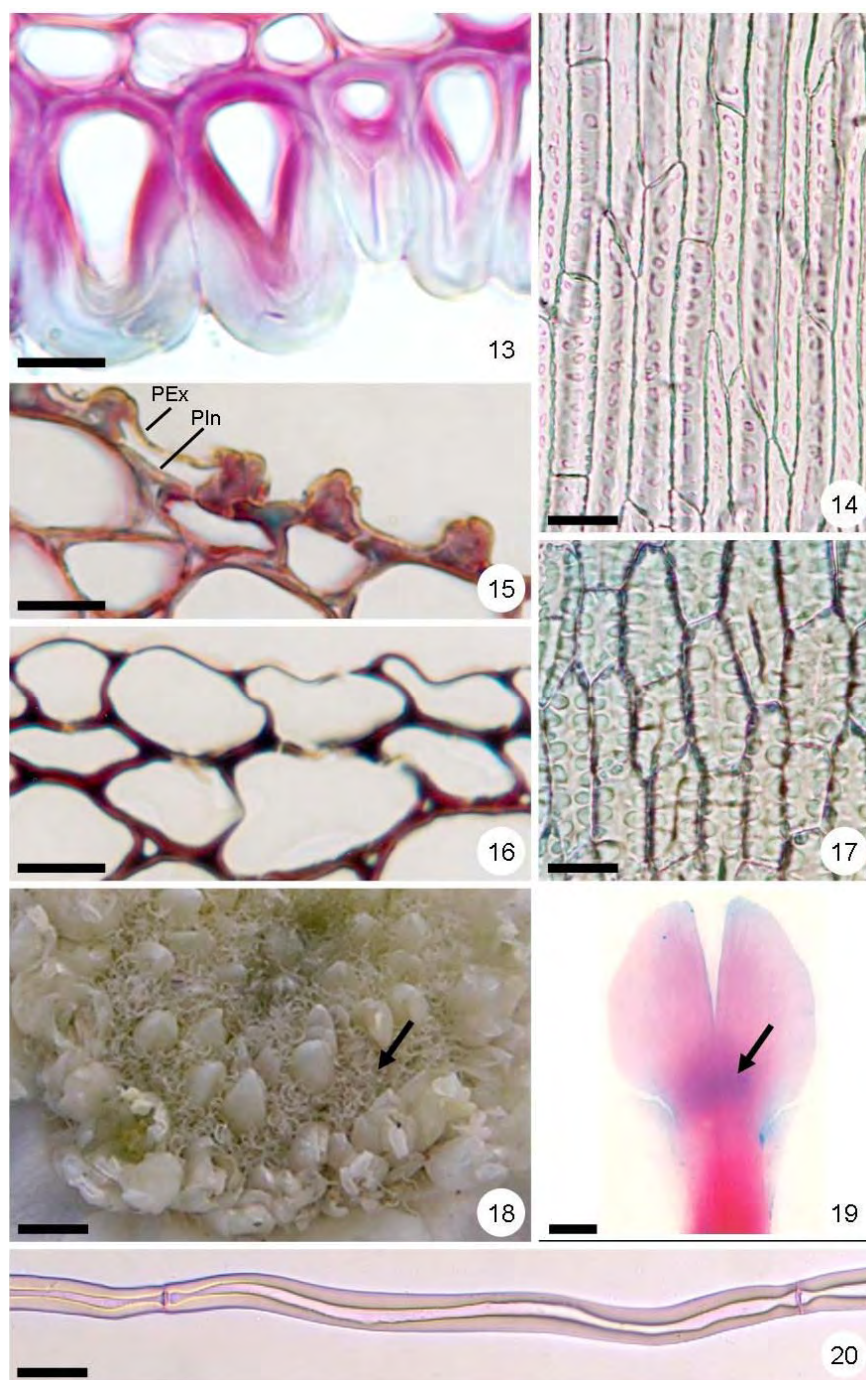
FIGURAS



Figuras 1-6 – 1. Hábito de *Syngonanthus elegans* (Bong.) Ruhland. 2. Detalhe dos capítulos (seta: brácteas involucrais). 3-5. Abertura e fechamento do capítulo, com um representante de *Brachiacantha* sp. (Coccinellidae, Coleoptera). 6. Representação esquemática do movimento de uma bráctea involucral destacada do capítulo. Barras: Fig. 1 = 7cm; Fig. 2 = 13mm; Figs. 3-5 = 3mm.



Figuras 7-12 – 7. Esquema da bráctea involuclral do capítulo de *Syngonanthus elegans* (Bong.) Ruhland, mostrando as regiões onde foram feitas as secções anatômicas (seta: região da bráctea expandida lateralmente). **8-12.** Secções anatômicas do ápice à base da bráctea (Ab: epiderme da face abaxial; Ad: epiderme da face abaxial; FV: feixe vascular; Pa: parênquima). Barras = 20µm.



Figuras 13-20 – **13.** Detalhe das fibras gelatinosas da epiderme da face abaxial das brácteas de *Syngonanthus elegans* (Bong.) Ruhland, em secção transversal. **14.** Vista frontal da epiderme da face abaxial da bráctea (região correspondente a de nº 9 da Fig. 7). **15.** Detalhe da epiderme da face adaxial, na região apical da bráctea, em secção transversal (PEx: parede periclinal externa; PIn: parede periclinal interna). **16.** Detalhe da epiderme da face adaxial, na região basal da bráctea, em secção transversal. **17.** Vista frontal da epiderme da face abaxial da bráctea (região correspondente a de nº 10 da Fig. 7). **18.** Detalhe do capítulo (seta: tricomas torcidos). **19.** Bráctea destacada do capítulo (seta: região com maior concentração de celulose, responsável pelo movimento). **20.** Detalhe do tricoma, mostrando o espessamento diferencial da parede celular. Barras: Figs. 13; 15-16 = 10µm; Figs. 14; 17 = 20µm; Fig. 18 = 500µm; Fig. 19 = 400µm; Fig. 20 = 50µm.



Figuras 21-24 – Testes laboratoriais para verificar a influência da umidade relativa do ar no movimento das brácteas involucrais dos capítulos de *Syngonanthus elegans* (Bong.) Ruhland (seta: capítulo).

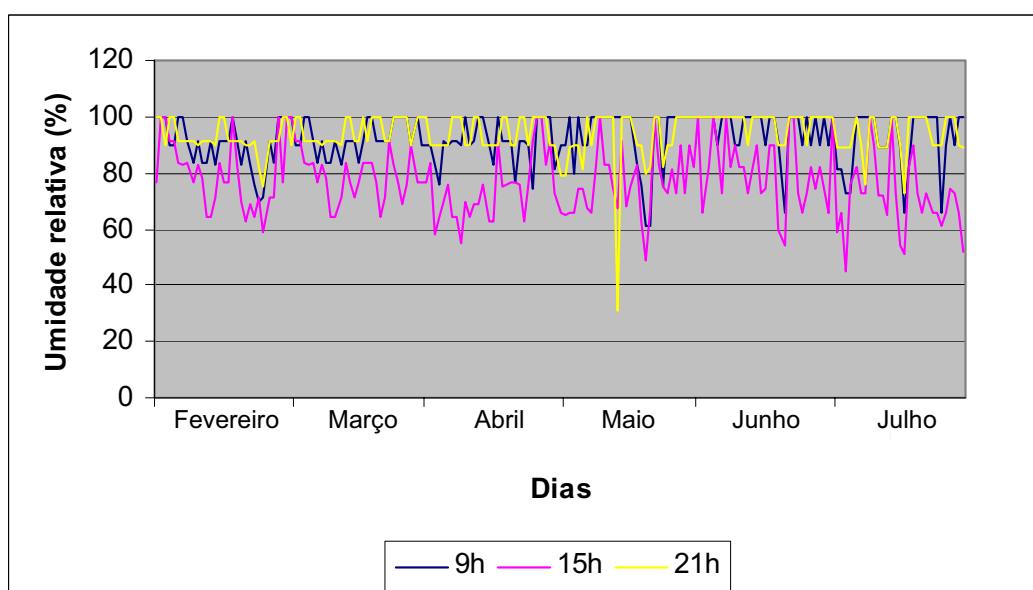
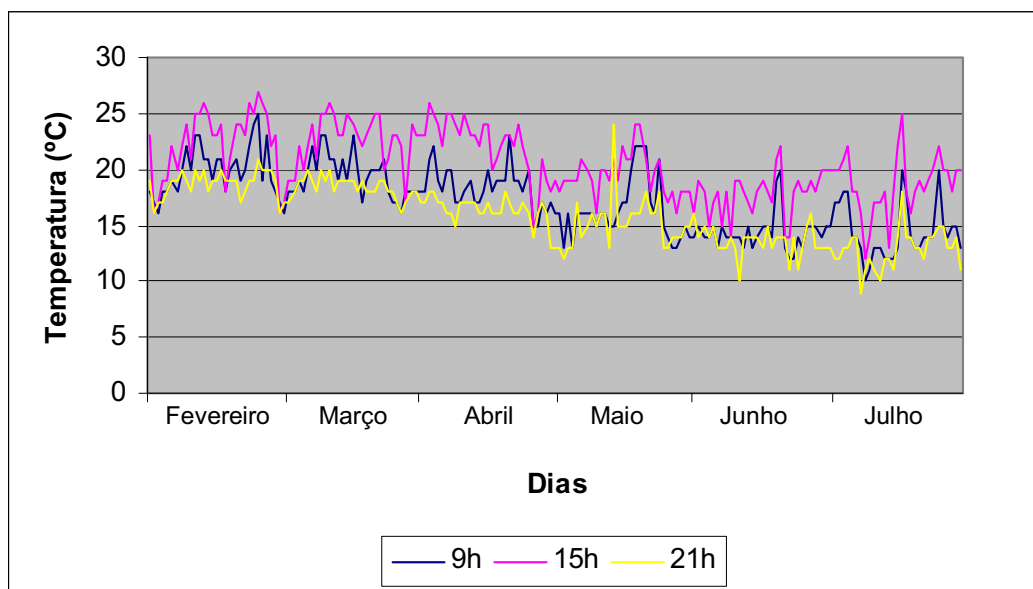


Figura 25 – Variação da temperatura e da umidade relativa do ar durante os meses de fevereiro a julho de 2005, na área de estudo (dados registrados diariamente pela Estação Meteorológica do Parque Nacional da Serra do Cipó, às 9h00, 15h00 e 21h00).

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Como considerações finais são respondidas as perguntas levantadas no início da dissertação:

- As flores de *Syngonanthus elegans* não apresentam características morfológicas especializadas a um determinado tipo de vetor. Estruturas nectaríferas são facilmente acessíveis e atraem grande diversidade de visitantes florais.

- Os visitantes florais são pequenos insetos de diferentes ordens, que utilizam principalmente o néctar como recurso alimentar. Como as estruturas nectaríferas localizam-se abaixo das anteras e dos estigmas, os insetos são forçados a tocá-los e, com isso, polinizam as flores.

- Além dos pequenos insetos, o vento pode atuar como vetor de pólen de *Syngonanthus elegans*. Ocorre também formação de sementes por autopolinização espontânea.

- Dentre os sistemas de polinização de *Syngonanthus elegans*, a polinização por insetos é a que contribui de forma mais efetiva para o sucesso reprodutivo da espécie, pois capítulos em condições naturais apresentaram maior quantidade de sementes, com maior taxa de germinação e as plântulas são mais vigorosas.

- O movimento de abertura e fechamento dos capítulos de *Syngonanthus elegans* pode ser explicado pela presença de fibras gelatinosas na epiderme da face abaxial das brácteas involucrais. Essas fibras absorvem água do ambiente e se expandem, fazendo com que os capítulos se fechem em condições úmidas.

- No caso da Serra do Cipó (MG), esse movimento ocorre diariamente, acompanhando a variação da umidade relativa do ar. As flores ficam expostas somente em condições de baixa umidade relativa, que coincide com alta temperatura e, portanto, com o período de maior atividade dos insetos.