

OCORRÊNCIA DE LIMITAÇÃO POLÍNICA EM PLANTAS DE MATA ATLÂNTICA

Leandro Freitas^{1,*}, *Marina Wolowski*² & *Maria Isabel Sigiliano*¹

¹ Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Rua Pacheco Leão 915. Rio de Janeiro, RJ, Brasil. CEP: 22460-030.

² Programa de Pós-Graduação em Botânica, Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Rua Pacheco Leão 2040. Rio de Janeiro, RJ, Brasil. CEP: 22460-030.

E-mails: leandro@jbrj.gov.br, marina.wtorres@gmail.com, mariaisabelsgomes@hotmail.com

RESUMO

A redução do sucesso reprodutivo das plantas decorrente da deposição no estigma de pólen insuficiente ou de pólen inapropriado, denominada de limitação polínica (LP), é um fenômeno disseminado entre as angiospermas. Várias características da história de vida das plantas têm sido associadas à ocorrência de LP. Em outro sentido, modificações ecológicas no processo de polinização, incluindo alterações e perda de polinizadores bióticos, podem resultar em LP crônica, com possíveis conseqüências em nível de população e comunidade. Neste estudo verificamos a ocorrência e a intensidade da LP e sua associação com características de hábito e sistema de incompatibilidade para 85 espécies ocorrentes no domínio da Mata Atlântica. Os dados foram obtidos através de revisão de literatura, a partir de estudos que mediram a taxa de frutificação após polinizações manuais e em condições naturais. Cerca de 58% das espécies não apresentou LP, o que contrasta com outros estudos de revisão, nos quais a LP foi prevalente. Entre as espécies com LP, 20% apresentaram LP extrema (índice de LP > 0,8). A afiliação em dada família influenciou a ocorrência de LP, com predominância de espécies com LP em Orchidaceae e Fabaceae e o oposto para Rubiaceae. A frequência e intensidade da LP foram mais altas para espécies autoincompatíveis, porém não houve diferença entre espécies arbóreas e não arbóreas. A explicação mais disseminada para LP mais baixa em espécies autocompatíveis é que parte de seus óvulos pode ser fertilizada por pólen da própria planta, tanto por mecanismos de autopolinização espontânea como por transferência feita por polinizadores com pouca mobilidade. A menor ocorrência de LP nas espécies de Mata Atlântica em relação aos demais estudos de revisão sugere que a composição, abundância e atividade dos polinizadores, e conseqüentemente o processo de polinização, estão bem preservados nos remanescentes desse ecossistema. Entretanto, o tema LP na Mata Atlântica é caracterizado mais por lacunas de informação básica que por resultados que possibilitem a identificação de padrões claros. Do ponto de vista conservacionista, são prioritários neste tema estudos que forneçam medidas mais acuradas da ocorrência e intensidade da LP, identifiquem os fatores que conduzem à LP extrema e/ou crônica e avaliem os efeitos da LP em outras etapas do ciclo de vida, como na demografia das populações de plantas.

Palavras-chave: Conservação da biodiversidade; interações planta-animal; polinização; sistema reprodutivo; taxas de frutificação.

ABSTRACT

OCURENCE OF POLLEN LIMITATION IN PLANTS OF ATLANTIC FOREST. The reduction in reproductive success of plants due to deposition of insufficient or inappropriate pollen on the stigma, called pollen limitation (LP), is a widespread phenomenon in angiosperms. Several features of the life history of plants have been associated with the occurrence of LP. In another sense, ecological changes in the pollination process, such as reducing or losing of biotic pollinators, may result in chronic LP, with possible consequences at the population and community levels. In this study, we verified the occurrence and intensity of LP and its association with characteristics of habit and incompatibility system for 85 species occurring in the Atlantic Forest. Data were obtained through literature review, from studies that measured fruit set after hand pollinations and under natural conditions. About 58% of species did not present LP, which contrasts with other reviews, in

which the LP was prevalent. Among the species with LP, 20% showed extreme LP (LP index > 0.8). Affiliation to a given family influenced the occurrence of LP, with predominance of species with LP in Orchidaceae and Fabaceae and the opposite for Rubiaceae. Both frequency and intensity of LP were higher for self-incompatible species but there was no difference between trees and non-trees. The most widespread explanation for lower LP in self-compatible species is that some of its ovules can be fertilized by self-pollen, either by mechanisms of spontaneous self-pollination or by pollinators with low mobility. The lower occurrence of LP in Atlantic Forest compared to other reviews suggests that pollinator composition, abundance and activity, and therefore, the process of pollination are well preserved in the remnants of this ecosystem. However, the issue LP in the Atlantic Forest is characterized by gaps of basic information more than by results that allow the identification of consistent patterns. From the viewpoint of conservation, studies that provide more accurate measures of occurrence and intensity of LP are priority, identifying factors that lead to extreme and/or chronic LP and evaluating the effects of LP in other stages of life-cycle, such as the demography of plant populations.

Key-words: Biodiversity conservation; plant-animal interaction; pollination; reproductive system; fruit set.

RESUMEN

OCURRENCIA DE LIMITACIÓN POLÍNICA EN PLANTAS DE MATA ATLÁNTICA. La reducción del éxito reproductivo de las plantas, resultado de la deposición en el estigma de polen insuficiente o de polen inapropiado, denominada limitación polínica (LP) es un fenómeno común en las angiospermas. Varias características de la historia de vida de las plantas han sido asociadas a la ocurrencia de LP. En otro sentido, modificaciones ecológicas en el proceso de polinización, incluyendo alteraciones y pérdida de polinizadores bióticos pueden resultar en LP crónica, con posibles consecuencias para las poblaciones y las comunidades. En este estudio, verificamos la ocurrencia y la intensidad de LP y su asociación con características de hábito y sistema de incompatibilidad para 85 especies presentes en el dominio de la Mata Atlántica. Los datos fueron obtenidos a través de revisión de literatura, a partir de estudios que midieron la tasa de fructificación después de polinizaciones manuales y en condiciones naturales. Cerca de 58% de las especies no presentó LP, lo cual contrasta con otros estudios de revisión en los cuales la LP fue predominante. Entre las especies con LP, 20% presentaron LP extrema (índice de LP > 0,8). La pertenencia a cada familia influenció la ocurrencia de LP, con predominancia de especies con LP en Orchidaceae y Fabaceae y lo contrario para Rubiaceae. La frecuencia e intensidad de la LP fueron más altas para especies autoincompatibles, sin embargo, no hubo diferencias entre especies arbóreas y no arbóreas. La explicación más frecuente para una LP más baja en especies autocompatibles es que parte de sus óvulos puede ser fertilizada por polen de la propia planta, tanto por mecanismos de autopolinización espontánea como por transferencia hecha por polinizadores con poca movilidad. La menor ocurrencia de LP en las especies de Mata Atlántica en relación a los demás estudios de revisión sugiere que la composición, abundancia y actividad de los polinizadores y, consecuentemente, el proceso de polinización, están bien preservados en los relictos de este ecosistema. Mientras tanto, el tema LP en Mata Atlántica está caracterizado más por lagunas de información básica que por resultados que posibiliten la identificación de patrones claros. Desde el punto de vista de conservación, en este tema son prioritarios estudios que suministren medidas más precisas de la ocurrencia e intensidad de la LP, que identifiquen los factores que llevan a LP extrema y/o crónica y evalúen los efectos de la LP en otras etapas del ciclo de vida, como en la demografía de las poblaciones de plantas.

Palabras-clave: Conservación de la biodiversidad; interacciones planta-animal; polinización; sistema reproductivo; tasas de fructificación.

INTRODUÇÃO

O fato de apenas parte das flores de uma planta se converter em frutos bem desenvolvidos com sementes viáveis e intactas é um fenômeno amplamente

disseminado entre as angiospermas; por exemplo, em árvores tropicais com floração em massa, menos de 10% das flores desenvolvem frutos (Bawa 1974). Tal fenômeno é conhecido de longa data, sendo que Phillips (1927) já havia indicado a baixa fertilidade,

polinização insuficiente e ataque por insetos e fungos, como os principais causadores do aborto de flores. Tanto a produção como a manutenção das flores é custosa para as plantas, devido, por exemplo, à produção de recursos florais, respiração e transpiração floral (Schoen & Ashman 1995) e, por isso, se espera que tal 'excesso de flores' expresse limitações no sistema ou, alternativamente, reflita alguma vantagem adaptativa.

Explicações para o aborto de flores podem ser agrupadas, de modo geral, em três tipos. No primeiro grupo, a não-conversão da flor em fruto seria determinada pela interrupção ou por limitações ao seu desenvolvimento, por exemplo, devido à falta de recursos energéticos ou nutricionais; predação e patógenos; ou injúrias causadas pelo vento, tormentas ou geadas (Fernandez-Escobar *et al.* 2008, Inouye 2008, Cascante-Marín *et al.* 2009). Esses parecem ser os casos mais frequentes e, também, constituem as explicações mais intuitivas. Em contraste, um segundo tipo envolve explicações menos parcimoniosas, que propõem que o excesso de flores seria resultado de seleção adaptativa para otimizar o sucesso reprodutivo. Por exemplo, a produção de um grande número de flores disponíveis simultaneamente ampliaria a representação visual e, conseqüentemente, a atração de polinizadores e a transferência de pólen (Willson & Schemske 1980) ou otimizaria a aptidão masculina, expressa pela exportação de grãos de pólen (Kudo & Harder 2005), pois a aptidão feminina (expressa pela fecundação dos óvulos) requereria menor número de visitas de polinizadores para atingir seu máximo (Bell 1985). Por último estão os casos em que o excesso de flores seria reflexo de falhas no processo de reprodução sexual, especificamente devido à limitação polínica (LP), a qual pode ser definida como a redução do sucesso reprodutivo das plantas decorrente da deposição no estigma de pólen insuficiente ou de pólen inapropriado (Larson & Barret 2000, Ashman *et al.* 2004, Knight *et al.* 2005). Assim, a LP tem sido apresentada como a principal explicação para os casos de menor produção de frutos e sementes em condições naturais em relação a flores polinizadas manualmente (Bierzychudek 1981, Stephenson 1981, Young & Young 1992).

A idéia de LP surge em certa medida como oposição à teoria da seleção sexual, a qual assume que o sucesso reprodutivo feminino é limitado pela disponibilidade

de recurso e não pela acessibilidade a cruzamentos (deposição de pólen) (Bateman 1948, Janzen 1977, Wilson *et al.* 1994). Ainda, em parte se contrapõe ao modelo de Haig & Westoby (1988), que prevê que o aumento no investimento para recebimento de pólen é compensado energeticamente pela redução na capacidade de produção de sementes, de tal modo que haveria um ponto ótimo de produção de sementes na interseção das duas curvas (funções de LP e de limitação de recursos). Acima do ponto de equilíbrio, a suplementação de pólen não teria resposta, pois os recursos limitariam a produção de sementes, enquanto a redução experimental na deposição de pólen abaixo do nível de equilíbrio poderia reduzir a produção de sementes (Haig & Westoby 1988).

Segundo Ashman *et al.* (2004) existem ao menos duas causas para a ocorrência de LP: I. a população não está no equilíbrio de Haig & Westoby; e II. a população está em equilíbrio, mas este é determinado por um ambiente estocástico de polinização. Neste segundo caso, a grande variabilidade entre flores na quantidade de pólen depositada no estigma resulta na baixa produção relativa de frutos (Stephenson 1981, Burd 1995). Neste sentido, haveria uma superabundância de óvulos nas flores ou de flores por planta, que poderia ser adaptativa para a chegada ocasional de alta quantidade de pólen de qualidade no estigma de uma flor ou em diferentes flores da planta (Ashman *et al.* 2004). Uma exceção para esta situação são aqueles casos em que a formação de óvulos se dá após a polinização, conhecida para muitas espécies de Orchidaceae (Tsai *et al.* 2008), porém aparentemente não disseminada em outros grupos. Estudos de revisão, alguns destes com meta-análise (Burd 1994, Larson & Barret 2000, Ashman *et al.* 2004, Knight *et al.* 2005, García-Camacho & Totland, 2009) indicam que a LP é freqüente nas angiospermas, uma vez que encontraram que a deposição de pólen é inadequada e limita a fecundidade feminina na maioria das espécies analisadas – porém ver Knight *et al.* (2005) sobre possíveis superestimativas pela tendência à publicação de resultados significativos e escolha da variável resposta.

Modificações ecológicas no processo de polinização e a disponibilidade de recurso no ambiente têm sido associadas à divergência do equilíbrio de Haig & Westoby, que resultam em LP crônica (Ashman *et al.* 2004). Tal limitação pode ter

conseqüências tanto em nível de população como de comunidade. Por exemplo, se o recrutamento for limitado pela produção ou pela qualidade de sementes, a LP pode diminuir o tamanho populacional e afetar a abundância relativa ou absoluta da espécie (Hegland & Totland 2007, Campbell 2008). Em nível de comunidades, a ocorrência e a intensidade da LP podem ser influenciadas pela abundância de espécies sincronopátricas que partilham polinizadores (Feldman *et al.* 2004, Ishii & Higashi 2001, Hegland & Totland 2008) e levar à dominância de uma espécie menos susceptível a esta limitação (Ashman *et al.* 2004). Assim sendo, distúrbios como introdução de espécies exóticas (Parker 1997, Chittka & Schurkens 2001), fragmentação de habitats (Aizen & Feinsinger 1994, Steffan-Dewenter & Tschamtker 1999), diminuição do tamanho populacional (Agren 1996) e redução da disponibilidade de polinizadores nativos (Liu & Koptur 2003) podem resultar em aumento da LP (Ashman *et al.* 2004, Knight *et al.* 2005), com conseqüências para a conservação biológica dos ecossistemas naturais. Além disso, a LP pode também ter efeitos negativos em culturas agrícolas (ver Chacoff *et al.* 2008).

Supostamente, características da história de vida determinam respostas diferentes à LP. Por exemplo, espécies de plantas com polinizadores especialistas, com baixa oferta de recurso, autoincompatíveis ou dióicas devem ser mais vulneráveis a perturbações ecológicas quando essas implicam em aumento do nível de LP e, em contrapartida, espécies com ciclo de vida longo ou que se reproduzem assexuadamente seriam menos vulneráveis (Knight *et al.* 2005). Nesse contexto, avaliar a distribuição e a magnitude da LP em plantas de um determinado ecossistema permite a busca de padrões que reflitam as características físicas e biológicas de cada ambiente, bem como determinar quais são as características reprodutivas e ecológicas associadas à maior susceptibilidade à LP (ex. García-Camacho & Totland 2009).

A Mata Atlântica é um dos ecossistemas terrestres cuja necessidade de conservação é mais proeminente, dada a dimensão da redução de sua cobertura (cerca de 11,4% de sua extensão original), a intensidade do processo de fragmentação (mais de 80% dos remanescentes tem menos de 50 ha) (Ribeiro *et al.* 2009) e a alta riqueza de espécies e número de endemismos em diferentes grupos biológicos

(Myers *et al.* 2000), além de sua importância para a economia nacional. Diversos estudos com abordagem conservacionista têm sido realizados nesse domínio fitogeográfico, porém, o funcionamento de processos ecológicos em escala mais ampla raramente tem sido avaliado (ver Rocha *et al.* 2006).

Neste estudo verificamos a ocorrência e a intensidade da LP e sua associação com características de hábito e sistema de incompatibilidade para 85 espécies ocorrentes no domínio da Mata Atlântica. Nossa expectativa era que a LP seria mais intensa para espécies arbóreas, devido à maior possibilidade de superabundância de óvulos e para plantas com autoincompatibilidade, nas quais o sucesso reprodutivo supostamente é mais dependente dos agentes de polinização.

MÉTODOS

LEVANTAMENTO DE DADOS

O levantamento bibliográfico foi realizado primariamente nas bases de dados 'Scientific Electronic Library Online - SciELO' e na 'ISI Web of Knowledge', sem restrição de datas das publicações presentes nas bases. Os filtros utilizados na base Web of Knowledge foram: *General category: science and technology* e *Subject area: plant sciences*. Os seguintes termos (em português e inglês) foram utilizados para busca de assunto (*topic*): biologia reprodutiva (*reproductive biology*), sistema reprodutivo (*breeding system* e *mating system*), autoincompatibilidade (*self-incompatibility*) e polinização (*pollination*). No caso da Web of Knowledge os termos acima foram cruzados com *Brazil*. Foram adicionados ao levantamento, trabalhos (artigos, dissertações e teses) dos acervos bibliográficos pessoais dos autores.

A seleção dos trabalhos para a revisão seguiu os seguintes critérios: I. estudos com espécies nativas; II. plantas ocorrendo em fisionomias florestais do Domínio Atlântico (de acordo com classificação de Oliveira-Filho & Fontes 2000 para Floresta Atlântica *sensu lato*); III. existência de dados de porcentagem de frutificação após cruzamentos manuais (polinização cruzada) e em condições naturais (flores expostas aos polinizadores). Não foram incluídas as espécies em que a frutificação após a polinização cruzada manual em flores emasculadas foi bem inferior daquela em

condições naturais, possivelmente devido a efeito de manipulação das flores. Não foram incluídas espécies com taxa de formação de frutos por apomixia maior que 15%. Duas espécies de *Croton* formaram frutos por apomixia, porém com sementes inviáveis, de tal modo que não houve efeito da apomixia sobre os resultados da polinização cruzada manual e em condições naturais assim, essas espécies foram incluídas nas análises. Para todas as espécies selecionadas (85), o hábito (arbóreo ou não arbóreo) e os valores de frutificação foram incluídos nas planilhas de dados. Espécies estudadas em mais de um local tiveram uma entrada para cada localidade. Os dois morfos foram tratados indistintamente nas espécies distílicas e para os cálculos foi utilizado o total de flores e frutos produzidos em cada tratamento. Os dados de fecundidade após autopolinização manual foram incluídos quando disponíveis (total de 83 espécies).

CÁLCULOS E ANÁLISES

A fecundidade foi calculada através da razão fruto/flor para cada tratamento (polinização cruzada e autopolinização manual e condições naturais). A autoincompatibilidade em cada espécie foi avaliada por dois métodos: i. Diferença significativa na porcentagem de frutificação entre polinização cruzada e autopolinização manual, verificada através de teste Qui-quadrado (χ^2). As espécies foram classificadas como autoincompatíveis nos casos em que a frutificação após autopolinização manual foi menor; ii. Índice de autoincompatibilidade (ISI), calculado pela divisão da razão fruto/flor após autopolinização manual pela razão fruto/flor após polinização cruzada manual (Zapata & Arroyo 1978). Espécies com valores de ISI abaixo de 0,2 foram classificadas como autoincompatíveis (*sensu* Zapata & Arroyo 1978).

A LP em cada espécie foi avaliada por dois métodos: I. Diferença significativa na porcentagem de frutificação entre polinização cruzada manual e condições naturais, verificada através de teste Qui-quadrado (χ^2). As espécies foram consideradas sob LP nos casos que a frutificação após polinização cruzada manual foi maior; II. Índice de Limitação Polínica [ILP = $1 - (F_c / F_{pc})$], onde F_c é a porcentagem de frutificação em condições naturais e F_{pc} é a porcentagem de frutificação da polinização cruzada manual (Larson & Barret 2000). Valores negativos ou próximos a zero

(aqui estabelecido até 0,2) indicam ausência de LP, com o valor máximo de 1 nos casos de frutificação nula em condições naturais. Consideramos LP extrema os casos com ILP > 0,8. Para o cálculo da média de ILP das espécies, os valores negativos foram substituídos por zero.

As 85 espécies analisadas estão distribuídas em 21 famílias. Dessas, seis famílias englobaram 70% das espécies, a saber: Rubiaceae (12 espécies), Fabaceae (11), Bromeliaceae (dez), Orchidaceae (dez), Melastomataceae (nove) e Malpighiaceae (sete). Para essas famílias foi verificada se a LP é predominante na família, através do teste χ^2 . Também foi verificado se pertencer a dada família influencia a intensidade de LP, através da comparação do ILP pelo teste Kruskal-Wallis (H). As demais famílias representadas no estudo foram Acanthaceae (3 espécies), Apocynaceae (1), Asclepiadaceae (1), Boraginaceae (1), Campanulaceae (2), Clusiaceae (2), Euphorbiaceae (3), Gentianaceae (1), Gesneriaceae (1), Lamiaceae (1), Marantaceae (1), Passifloraceae (4), Rutaceae (3), Solanaceae (1) e Verbenaceae (1).

A ocorrência de LP nas espécies foi comparada em relação às características hábito (arbóreo vs. não arbóreo) e sistema reprodutivo (presença vs. ausência de autoincompatibilidade), através do teste χ^2 . Dessa forma, foi possível verificar se a LP é mais freqüente em espécies com menor possibilidade de autogamia e em espécies arbóreas. O índice de LP das espécies foi comparado em relação às mesmas características através do teste Mann-Whitney (U), a fim de verificar se a intensidade da LP é maior em espécies autoincompatíveis e em arbóreas. Os índices ISI e ILP foram correlacionados (correlação de Spearman) a fim de verificar se havia uma relação positiva entre as intensidades de LP e autoincompatibilidade nas espécies.

Sete espécies foram estudadas em duas localidades, e com exceção de uma delas, não houve diferença na ocorrência ou ausência da LP entre as localidades. A espécie em que houve diferença foi excluída da análise de ocorrência de LP e das análises de comparação de hábito e sistema reprodutivo em relação à LP, através do teste χ^2 , mas mantida na análise de ILP com o teste U. Para essas espécies, o ILP foi calculado como a média das localidades. Dessas sete espécies, duas apresentaram diferença na ocorrência ou não de autoincompatibilidade entre

as localidades. Essas duas espécies foram excluídas da análise de comparação de sistema reprodutivo em relação à LP. Para as sete espécies, o ISI foi calculado como a média das localidades.

Os valores de estatísticas descritivas em todo o texto se referem à média \pm desvio padrão. Os testes estatísticos foram realizados no software STATISTICA 6.0® (STATSOFT).

RESULTADOS

A média do ILP para as espécies foi de $0,39 \pm 0,36$. Cerca de 44% das espécies apresentaram $ILP \leq 0,2$ e em torno de um quinto das espécies apresentou LP extrema ($ILP > 0,8$; Figura 1). Dentre as famílias representadas por sete ou mais espécies, Orchidaceae (80% das espécies, $\chi^2 = 19,78$, $p < 0,001$) e Fabaceae (64%, $\chi^2 = 4,0$, $p < 0,05$) foram as únicas com predominância de LP; opostamente Rubiaceae (17%, $\chi^2 = 24,44$, $p < 0,001$) teve predomínio de espécies sem LP. A distribuição da ocorrência de LP foi equitativa em Bromeliaceae (40%, $\chi^2 = 0,2$, $p = 0,65$), Malpighiaceae (57%, $\chi^2 = 0,98$, $p = 0,32$) e Melastomataceae (25%, $\chi^2 = 1,07$, $p = 0,30$). A afiliação em dada família influenciou a média de LP ($H = 18,44$, $p = 0,0002$) (Figura 2). Não foram observadas diferenças significativas quanto à frequência ($\chi^2 = 0,48$, $p = 0,49$, $n = 84$) e intensidade ($U = 576,50$, $p = 0,78$, $n = 85$) da LP entre espécies arbóreas e não arbóreas ($ILP = 0,42 \pm 0,38$, $n = 18$, $ILP = 0,38 \pm 0,36$, $n = 67$, respectivamente).

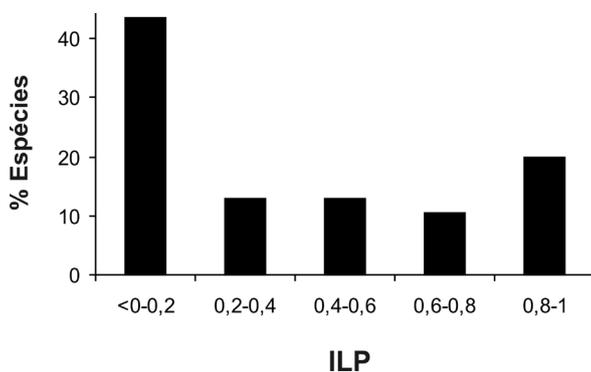


Figura 1. Distribuição de frequências (em porcentagem) do índice de limitação polínica (ILP) de 85 espécies de Mata Atlântica (referências dos estudos incluídos estão listadas no Apêndice). Valores abaixo de 0,2 indicam ausência de limitação polínica e acima de 0,8 indicam limitação polínica extrema.

Figure 1. Distribution of frequencies (in percentage) of pollen limitation index (ILP) of 85 species of Atlantic Forest (references of the included studies are listed in Appendix). Values below 0.2 indicate a lack of pollen limitation and above 0.8 indicate extreme pollen limitation.

A autoincompatibilidade foi detectada através do teste χ^2 em 45 espécies (55,56%) de um total de 81 que dispunham dados de autopolinização manual. Essa porcentagem de autoincompatibilidade foi próxima da encontrada para espécies com valor de $ISI \leq 0,2$ (40 espécies de um total de 83, 48,19%; Figura 3). Os valores de frequência ($\chi^2 = 4,42$, $p = 0,04$, $n = 81$) e intensidade ($U = 572,0$, $p = 0,02$, $n = 81$) da LP foram maiores para espécies autoincompatíveis em relação às autocompatíveis. As três espécies com maiores possibilidades de autogamia ($ISI > 1,5$) foram as que tiveram os valores mais negativos de LP, porém foi observada apenas uma fraca correlação linear negativa entre os valores de ILP e ISI (Figura 4).

DISCUSSÃO

A média do ILP das espécies de Mata Atlântica foi equivalente à registrada na revisão de Larson & Barrett (2000). Porém, menos da metade (42%) das 85 espécies de Mata Atlântica analisadas apresentou aumento significativo na frutificação após polinizações manuais, o que contrasta em certa medida com outros estudos de revisão, nos quais a LP foi prevalente entre as espécies (ver García-Camacho & Totland 2009). Por exemplo, Knight *et al.* (2005) encontraram LP em 63% dos 482 registros de dados (referentes a 306 espécies) que compilaram e Burd (1994) encontrou o mesmo em 62% de 258 espécies analisadas. De forma mais contundente foi detectada LP em 73% de 85 casos em que a suplementação de pólen foi feita em todas as flores da planta, o que minimiza prováveis influências da limitação de recursos nos resultados (Ashman *et al.* 2004). A maioria das espécies dessas revisões prévias ocorre em ambientes temperados e, assim, se poderia supor que a LP é menos frequente nas florestas tropicais. Porém, essa ideia contrasta com as expectativas teóricas e os resultados empíricos encontrados em estudo com 241 espécies (a maioria retirada da base de dados de Burd 1994), feito por Larson & Barrett (2000).

Tais autores predisseram que plantas de áreas abertas seriam menos susceptíveis à LP que espécies que ocorrem em florestas, pois a capacidade de termorregulação pelos insetos e, conseqüentemente, as taxas de visitação às flores, seriam maiores em áreas abertas (Larson & Barrett 2000). A segunda predição

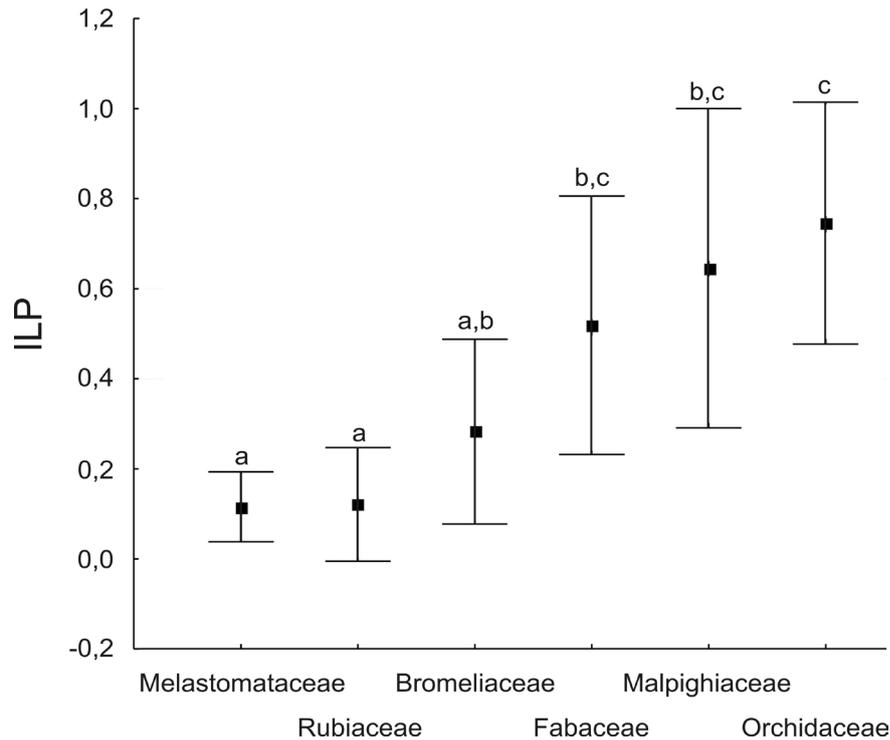


Figura 2. Valores médios (\pm D.P.) do índice de limitação polínica (ILP) das espécies das seis famílias mais bem representadas no estudo. Letras diferentes indicam diferenças significativas pelo teste de Kruskal-Wallis ($p < 0,05$).

Figure 2. Mean values (\pm SD) of pollen limitation index (ILP) of species of six families best represented in the study. Different letters indicate significant differences by Kruskal-Wallis test ($p < 0.05$).

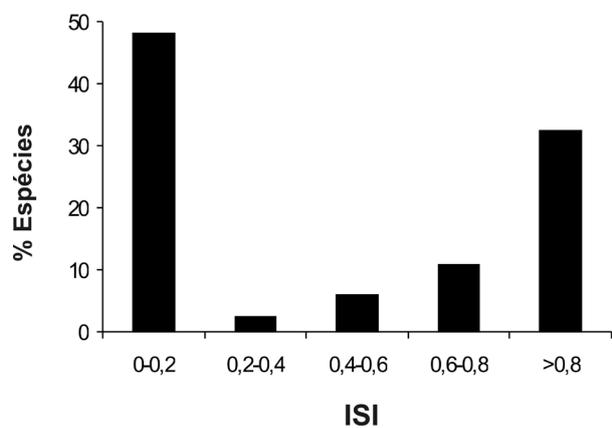


Figura 3. Distribuição de frequências (em porcentagem) do índice de autoincompatibilidade (ISI) de 83 espécies de Mata Atlântica. Valores abaixo de 0,2 indicam autoincompatibilidade.

Figure 3. Distribution of frequencies (in percentage) of self-incompatibility index (ISI) of 83 species of Atlantic Forest. Values below 0.2 indicate self-incompatibility.

feita naquele estudo foi que espécies que ocorrem em biomas temperados exibiram menor LP que aquelas em biomas tropicais, devido ao fato de muitas espécies nos trópicos ocorrerem em baixa densidade, o que levaria a menores taxas de visitação por polinizadores. As análises feitas por esses autores indicaram que

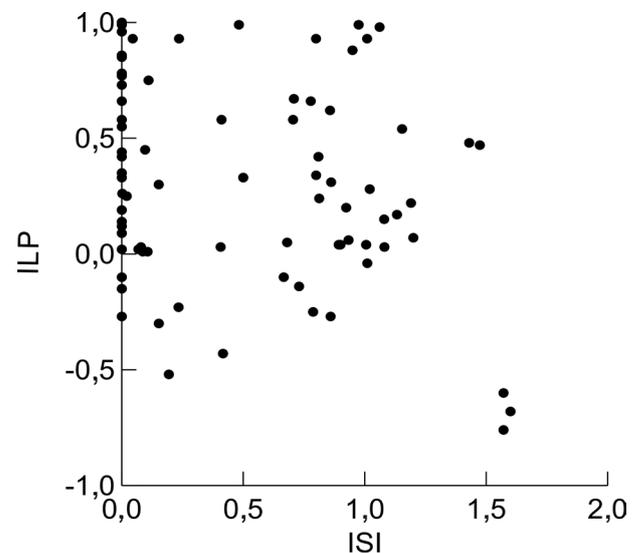


Figura 4. Valores do índice de limitação polínica e do índice de autoincompatibilidade para 83 espécies de Mata Atlântica. Dados são fracamente correlacionados (Spearman: $r = -0,27$, $p = 0,01$).

Figure 4. Index values of pollen limitation and self-incompatibility index for 83 species of Atlantic Forest. Data are weakly correlated (Spearman: $r = -0.27$, $p = 0.01$).

espécies tropicais e, em menor grau, espécies de floresta tiveram valores significativamente superiores de LP, embora a significância passasse a marginal quando se considerou a influência da afinidade filogenética na expressão desta característica, através de análises de contrastes filogenéticos independentes

(Larson & Barrett 2000). O resultado divergente do esperado para a Mata Atlântica (i.e., ambiente tropical com espécies de floresta) pode refletir o fato de que as implicações da LP parecem ser mais bem entendidas em uma escala de tempo evolutivo, como sugerido por Haig & Westoby (1988). A hipótese nesse caso é que nas espécies em que a produção de sementes sofre LP consistente, a seleção natural deve favorecer os indivíduos que alocam mais recursos para recebimento de pólen (Haig & Westoby 1988). Assim, a menor incidência relativa de LP na Mata Atlântica pode ser resultado de progressivo investimento das espécies ao longo do tempo evolutivo para melhor transferência de pólen, que poderia se dar, por exemplo, através de mecanismos específicos de deposição de pólen no corpo dos visitantes; aumento de produção de recursos florais com reflexo na fidelidade de polinizadores; interação com polinizadores que percorrem longas distâncias (linhas de captura); e partilha de recursos (i.e., polinizadores) por meio de separação nas épocas de floração e no estrato ou local de ocorrência. De modo similar, seleção para maior investimento em recebimento de pólen poderia explicar os resultados de outro estudo de revisão, em que as expectativas teóricas não foram alcançadas (García-Camacho & Totland 2009), uma vez que as plantas alpinas, submetidas a um ambiente de polinização altamente estocástico, não apresentaram maiores níveis de LP em relação a plantas de terras baixas. Além disso, muitas espécies de plantas tropicais apresentam padrão de distribuição agregado que pode contrabalancear sua baixa densidade.

Por outro lado, parte expressiva das espécies de Mata Atlântica mostrou valores extremos de LP (ILP > 0,8), sendo que sete das 17 espécies (41,18%) deste grupo pertencem à família Orchidaceae. Espécies dessa família frequentemente figuram entre as plantas com mais baixas taxas de visitação por polinizadores (Neiland & Wilcock 1998), particularmente por ser a família que tem maior número de casos de polinização por engano (Dafni 1984, Johnson 1994), além de mecanismos de polinização complexos que restringem os polinizadores potenciais a poucas espécies, mesmo em espécies que oferecem recursos (van der Pijl & Dodson 1966). Assim, a baixa frequência de polinizadores é a provável 'causa próxima' (*proximate cause*, *sensu* Janzen 1967) da LP extrema das espécies de Orchidaceae da Mata

Atlântica. Afora o padrão observado em relação à Orchidaceae, não foi possível identificar nenhum fator que agrupasse as demais espécies com LP extrema na Mata Atlântica, já que estas apresentam ampla variação de hábito, grau de incompatibilidade, recursos florais, grupo de polinizadores e grupo taxonômico. Várias características da história de vida das plantas e dos polinizadores têm sido indicadas por terem implicações nos níveis de LP (ver Totland 2001, Knight *et al.* 2005). Desse modo, para identificar os fatores relacionados à LP extrema na Mata Atlântica são necessários trabalhos dirigidos especificamente a esta questão, particularmente por se tratar do grupo de espécies que, do ponto de vista deste estudo, desperta maior preocupação conservacionista.

Os resultados de nossa revisão indicam que a família a qual cada espécie pertence é um fator relevante na ocorrência e na intensidade da LP. Esses resultados coincidem com o encontrado por Larson & Barrett (2000), inclusive o resultado dos maiores valores de ILP serem para espécies de Orchidaceae. Entretanto, a variação nos valores de ILP dentro de cada família foi alta na Mata Atlântica, com exceção das duas famílias com menor intensidade de LP, a saber, Melastomataceae e Rubiaceae. Essas duas famílias estão entre os elementos mais abundantes do sub-bosque de florestas neotropicais, inclusive na Mata Atlântica (Lima & Guedes-Bruni 1997a, 1997b), predominando arvoretas e arbustos com alta produção de flores. A combinação de muitas flores por indivíduo e abundância de indivíduos pode estar resultando em maiores taxas de visitação às flores pelos polinizadores, uma vez que a concentração de flores tem sido correlacionada ao aumento de visitas e das taxas de deposição de pólen e frutificação (Calvo & Horvitz 1990, Burd 1994, Corbet 1998). A baixa ocorrência de LP em Melastomataceae também pode ser reflexo da baixa incidência de autoincompatibilidade para espécies da família na Mata Atlântica (Goldenberg & Varassin 2001). Entretanto, em Rubiaceae ocorre predominância de sistemas xenógamos obrigatórios, tanto por dioiccia como por distilia, a qual está presente na maior parte das espécies incluídas nesta revisão e, por outro lado, em Orchidaceae ocorre predominância de autocompatibilidade.

Apesar disso, a menor frequência e intensidade da LP entre espécies autocompatíveis na Mata Atlântica coincidem com as expectativas teóricas

e com os resultados de outras revisões (Burd 1994, Larson & Barret 2000, Ashman *et al.* 2004, Knight *et al.* 2005). A principal explicação para isso deriva do conceito de 'garantia de reprodução' (*reproductive assurance*, *sensu* Lloyd 1992), já que plantas autocompatíveis podem ter parte de seus óvulos fertilizados pelo próprio pólen, tanto por mecanismos de autopolinização espontânea como por transferência feita por polinizadores com pouca mobilidade entre plantas (ver Bond 1994). Apesar disso, a significância estatística deste resultado foi menor na Mata Atlântica em relação aos outros estudos. Desse modo, estudos com maior número de casos e que relacionem a autoincompatibilidade com outros aspectos da história de vida das espécies, assim como análises de contrastes filogenéticos independentes, podem indicar padrões específicos para a Mata Atlântica com implicações para sua conservação (ver comentário acima sobre Rubiaceae e Orchidaceae, como exemplo).

A LP não foi maior entre as espécies arbóreas de Mata Atlântica, ao contrário do que esperávamos. Nossa expectativa tinha como base teórica que características típicas das árvores, tais como alta produção de óvulos, alta frequência de sistema de incompatibilidade e ciclo de vida longo, tornam as plantas mais susceptíveis à LP. Além disso, se sustentava empiricamente na alta incidência de LP encontrada para 26 espécies arbóreas em área de floresta na Costa Rica (Bawa 1974), cujo ILP médio de 0,76 ($\pm 0,30$) é quase o dobro do observado para as 18 espécies arbóreas da Mata Atlântica. Além da ideia discutida anteriormente sobre possível ação de seleção natural para deposição de pólen, é possível que para espécies arbóreas, a disponibilidade de recursos seja um fator limitante mais importante para a produção de sementes de que a LP. Neste sentido, a aparente superabundância de flores poderia estar ligada mais à eficiência do componente masculino do sucesso (i.e., otimização da exportação de pólen que culmine em fecundação de óvulo, preferencialmente de outro indivíduo), que ao componente feminino. Isso está de acordo com a ideia de que em flores hermafroditas as características são selecionadas principalmente pelo componente masculino do sucesso, pois uma ou poucas visitas a uma flor são necessárias para fecundação da maioria dos seus óvulos, enquanto cada nova visita à flor, até o esvaziamento das anteras, resulta em dispersão adicional de pólen (Bell 1985).

De qualquer maneira, tal proposta de explanação não ajuda na compreensão da divergência com os resultados de Bawa (1974), bem como, desconsidera o fato que muitas espécies não arbóreas apresentam ciclo de vida longo, particularmente espécies de Orchidaceae e Bromeliaceae, em que os fragmentos clonais podem ter centenas de anos.

A maior parte dos estudos incluídos nesta revisão foi realizada em Unidades de Conservação (UCs) de Mata Atlântica, mas tais UCs diferem muito em relação à composição de espécies de plantas e polinizadores; formação vegetal, parâmetros estruturais e estágio sucessional; categoria de manejo (por exemplo, uso sustentável vs. proteção integral); e área total, que varia desde pequenos fragmentos isolados com menos de 100ha, a fragmentos médios em torno de 1000ha (por exemplo, as Reservas Santa Genebra em Campinas e Mata do Paraíso em Viçosa e o Parque Dois Irmãos em Pernambuco) e os grandes remanescentes de Mata Atlântica, tais como o Parque Estadual da Serra do Mar em Ubatuba e o Parque Nacional do Itatiaia. O quanto tais características das UCs influenciam a LP é algo que segue praticamente inexplorado para a Mata Atlântica (porém ver Ramos & Santos 2006, Lopes & Buzato 2007). Por exemplo, é esperado que o sucesso reprodutivo seja afetado negativamente pela fragmentação de habitats devido a falhas na polinização (ex. Aizen e Feinsinger 1994), embora respostas neutras ou positivas também tenham sido registradas para várias espécies (Aguilar *et al.* 2006). Devido ao predomínio de pequenos fragmentos na Mata Atlântica como resultado do processo intenso de fragmentação (Ribeiro *et al.* 2009), estudos que avaliem os efeitos de fragmentação na intensidade de LP são importantes para entendimento da susceptibilidade do processo de polinização e da eficiência das ações conservacionistas para este bioma (ver Bond 1994).

Comparações dos resultados de testes entre estudos de revisão impõem limitações tanto pelas diferenças nos procedimentos para coleta dos dados de cada estudo incluído, como pelas distintas análises utilizadas em cada revisão (ver análises mais detalhadas desta questão em Larson & Barrett 2000, Ashman *et al.* 2004, Knight *et al.* 2005, Aizen & Harder 2007, Aguilar 2009). Assim sendo, não é possível propor generalizações robustas neste momento para as espécies de Mata Atlântica, as

quais dependem de novos estudos comparativos no nível de espécies e populações. De qualquer modo, a menor ocorrência de LP nas espécies de Mata Atlântica em relação aos demais estudos de revisão sugere que a composição, abundância e atividade dos polinizadores, e consequentemente o processo de polinização, estão bem preservados nos remanescentes desse ecossistema.

AGRADECIMENTOS: A Isabel Alves-dos-Santos pelo convite para submissão deste trabalho, a dois revisores anônimos pelas sugestões e a Rodrigo Carapina pelo auxílio na organização de planilhas. LF e MIS agradecem ao CNPq pelas bolsas concedidas (PQ e PIBIC-JBRJ, respectivamente) e MW agradece ao CNCFlores-JBRJ pela concessão de bolsa de doutorado.

REFERÊNCIAS

- AGUILAR, R.; ASHWORTH, L.; GALETTO, L. & AIZEN, M.A. 2006. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology Letters*, 9: 968-980.
- AGUILAR, R. 2009. Historical and current approaches of research synthesis in plant sciences. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 44: 209-219.
- AGREN, J. 1996. Population size, pollinator limitation, and seed set in the self-incompatible herb *Lythrum salicaria*. *Ecology*, 77: 1779-1790.
- AIZEN, M.A. & FEINSINGER, P. 1994. Forest fragmentation, pollination and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology*, 75: 330-351.
- AIZEN, M.A. & HARDER, L.D. 2007. Expanding the limits of the pollen-limitation concept: effects of pollen quantity and quality. *Ecology*, 88: 271-281.
- ASHMAN, T.L.; KNIGHT, T.M.; STEETS, J.A.; AMARASEKARE, P.; BURD, M.; CAMPBELL, D.R.; DUDASH, M.R.; JOHNSTON, M.O.; MAZER, S.J.; MITCHELL, R.J.; MORGAN, M.T. & WILSON, W.G. 2004. Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology*, 85(9): 2408-2421.
- BATEMAN, A.J. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, 2: 349-368.
- BAWA, K.S. 1974. Breeding systems of trees species of a lowland tropical community. *Evolution*, 28: 85-92.
- BELL, G. 1985. On the function of flowers. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 224: 223-265.
- BIERZYCHUDEK, P. 1981. Pollinator limitation of plant reproductive effort. *American Naturalist*, 117: 838-840.
- BOND, W.J. 1994. Do mutualisms matter? Assessing the impact of pollinator and disperser disruption on plant extinction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 344: 83-90.
- BURD, M. 1994. Bateman's principle and plant reproduction: the role of pollen limitation in fruit and seed set. *Botanical Review*, 60: 83-139.
- BURD, M. 1995. Ovule packing in stochastic pollination and fertilization environments. *Evolution*, 49: 100-109.
- CALVO, R.N. & HORVITZ, C.C. 1990. Pollinator limitation, cost of reproduction, and fitness in plants: a transition-matrix demographic approach. *American Naturalist*, 136: 499-516.
- CAMPBELL, D.R. 2008. Pollinator shifts and the origin and loss of plant species. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 95(2): 264-274.
- CASCANTE-MARÍN A.; WOLF J.H.D. & OOSTERMEIJER J.G.B. 2009. Wasp florivory decreases reproductive success in an epiphytic bromeliad. *Plant Ecology*, 203:149-153.
- CHACOFF, N.P.; AIZEN, M.A. & ASCHERO, V. 2008. Proximity to forest edge does not affect crop production despite pollen limitation. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 275: 907-913.
- CHITTKA, L. & SCHURKENS, S. 2001. Successful invasion of a floral market. *Nature*, 411: 653.
- CORBET, S.A. 1998. Fruit and seed production in relation to pollination and resources in bluebell, *Hyacinthoides non-scripta*. *Oecologia*, 114: 349-360.
- DAFNI, A. 1984. Mimicry and deception in pollination. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15: 259-278.
- FELDMAN, T.S.; MORRIS, W.F. & WILSON, W.G. 2004. When can two plant species facilitate each other's pollination? *Oikos*, 105: 197-207.

- FERNANDEZ-ESCOBAR, R.; ORTIZ-URQUIZA, A.; PRADO, M. & RAPOPORT, H.F. 2008 Nitrogen status influence on olive tree flower quality and ovule longevity. *Environmental and Experimental Botany*, 64: 113-119.
- GARCÍA-CAMACHO, R. & TOTLAND Ø. 2009. Pollen limitation in the alpine: a meta-analysis. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*, 41: 103-111.
- GOLDENBERG, R. & VARASSIN, I.G. 2001. Sistemas reprodutivos de espécies de Melastomataceae da Serra do Japi, Jundiá, São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 24(3): 283-288.
- HAIG, D. & WESTOBY, M. 1988. On limits to seed production. *American Naturalist*, 131: 757-759.
- HEGLAND, S.J. & TOTLAND, Ø. 2007. Pollen limitation affects progeny vigour and subsequent recruitment in the insect-pollinated herb *Ranunculus acris*. *Oikos*, 116: 1204-1210.
- HEGLAND, S.J. & TOTLAND, Ø. 2008. Is the magnitude of pollen limitation in a plant community affected by pollinator visitation and plant species specialization levels? *Oikos*, 117: 883-891.
- ISHII, R. & HIGASHI, M. 2001. Coexistence induced by pollen limitation in flowering-plant species. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 268: 579-585.
- INOUE, D.W. 2008 Effects of climate change on phenology, frost damage, and floral abundance of montane wildflowers. *Ecology*, 89: 353-362.
- JANZEN, D.H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution*, 21: 620-637.
- JANZEN, D.H. 1977. A note on optimal mate selection in plants. *American Naturalist*, 111: 530-534.
- JOHNSON, S.D. 1994. Evidence for Batesian mimicry in a butterfly-pollinated orchid. *Biological Journal of the Linnean Society*, 53: 91-104.
- KNIGHT, T.M.; STEETS, J.A.; VAMOSI, J.C.; MAZER, S.J.; BURD, M.; CAMPBELL, D.R.; DUDASH, M.R.; JOHNSTON, M.O.; MITCHELL, R.J. & ASHMAN, T.L. 2005. Pollen limitation of plant reproduction: pattern and process. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 36: 467-497.
- KUDO, G. & HARDER, L.D. 2005. Floral and inflorescence effects on variation in pollen removal and seed production among six legume species. *Functional Ecology*, 19(2): 245-254.
- LARSON, B.M.H. & BARRETT, S.C.H. 2000. A comparative analysis of pollen limitation in flowering plants. *Biological Journal of the Linnean Society*, 69: 503-520.
- LIMA, H.C. & GUEDES-BRUNI, R.R. 1997a. Diversidade de plantas vasculares na Reserva Ecológica de Macaé de Cima. Pp. 29-39. In: H.C. de Lima, & R.R. Guedes-Bruni (eds.). Serra de Macaé de Cima: Diversidade Florística e Conservação em Mata Atlântica. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ. 345p.
- LIMA, H.C. & GUEDES-BRUNI, R.R. 1997b. Plantas arbóreas da Reserva Ecológica de Macaé de Cima. Pp. 53-64. In: H.C. de Lima, & R.R. Guedes-Bruni (eds.). Serra de Macaé de Cima: Diversidade Florística e Conservação em Mata Atlântica. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ. 345p.
- LIU, H. & KOPTUR, S. 2003. Breeding system and pollination of a narrowly endemic herb of the Lower Florida Keys: impacts of the urban-wildland interface. *American Journal of Botany*, 90: 1180-1187.
- LLOYD, D.G. 1992. Self and cross-fertilization in plants. II. The selection of self-fertilization. *International Journal of Plant Sciences*, 153: 370-380.
- LOPES, L.E. & BUZATO, S. 2007. Variation in pollinator assemblages in a fragmented landscape and its effects on reproductive stages of a self-incompatible treelet, *Psychotria suterella* (Rubiaceae). *Oecologia*, 154: 305-314.
- MYERS, N.; MITTERMEIER, R.A.; MITTERMEIER, C.G.; FONSECA, G.A.B. & KENTS, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403: 853-858.
- NEILAND M.R. & WILCOCK C. 1998. Fruit-set, nectar reward, and rarity in the Orchidaceae. *American Journal of Botany*, 85: 1657-1671.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T. & FONTES, A.L. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica*, 32(4b): 793-810.
- PARKER, I.M. 1997. Pollinator limitation of *Cytisus scoparius* (Scotch broom), an invasive exotic shrub. *Ecology*, 78: 1457-1470.

- PHILLIPS, J. 1927. Mortality in the flowers, fruits and young regeneration of trees in the Knysna Forests of South Africa. *Ecology*, 8(4): 435-444.
- RAMOS, F.N. & SANTOS, F.A.M. 2006. Floral visitors and pollination of *Psychotria tenuinervis* (Rubiaceae): distance from the anthropogenic and natural edges of an Atlantic forest fragment. *Biotropica*, 39: 383-389.
- RIBEIRO, M.C., METZGER, J.P., MARTENSEN, A.C., PONZONI, F.J., HIROTA, M.M. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological conservation*, 142: 1141-1153.
- ROCHA, C.F.D.; BERGALLO, H.G.; VANSLUYS, M. & ALVES, M.A.S. 2006. *Biologia da Conservação: Essências*. RiMa, São Carlos, SP. 582p.
- SCHOEN, D.J. & ASHMAN, T.L. 1995. The evolution of floral longevity: resource allocation to maintenance versus construction of repeated parts in modular plants. *Evolution*, 49(1): 131-139.
- STEFFAN-DEWENTER, I. & TSCHARNTKE, T. 1999. Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia*, 121: 432-440.
- STEPHENSON, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 12: 432-440.
- TOTLAND Ø. 2001. Environment-dependent pollen limitation and selection on floral traits in an alpine species. *Ecology*, 82: 2233-2244.
- TSAI W.C.; HSIAO Y.Y.; PAN Z.J.; KUOH C.S.; CHEN W.H. & CHEN H.H. 2008. The role of ethylene in orchid ovule development. *Plant Science* 175: 98-105.
- VAN DER PIJL L. & DODSON, C.H. 1966. *Orchid Flowers: Their Pollination and Evolution*. University of Miami Press, Coral Gables, Florida. 214p.
- WILLSON, M.F. & SCHEMSKE, D.W. 1980. Pollinator limitation, fruit production, and floral display in pawpaw (*Asimina triloba*). *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 107(3): 401-408.
- WILSON, P.; THOMSON, J.D. & STANTON, M.L. 1994. Beyond floral Batemanian: gender biases in selection for pollination success. *American Naturalist*, 143: 283-296.
- YOUNG, H.J. & YOUNG, T.P. 1992. Alternative outcomes of natural and experimental high pollen loads. *Ecology*, 73: 639-647.
- ZAPATA, T.R. & ARROYO, K.M.T. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica*, 10: 221-230.

APÊNDICE

Lista dos trabalhos utilizados para análise da limitação polínica das espécies incluídas na revisão.

AGOSTINI, K. 2008. Ecologia da reprodução de duas espécies de *Mucuna* (Leguminosae, Faboideae, Phaseoleae): embriologia, citogenética e variabilidade genética – do litoral norte de São Paulo. *Tese de Doutorado*. Universidade Estadual de Campinas. Campinas, SP, Brasil. 178p.

ALMEIDA, E.M. 2005. Ecologia reprodutiva e comportamento dos visitantes florais e dos frugívoros em uma área de Floresta Atlântica, Ilha Grande, Rio de Janeiro. *Tese de Doutorado*. Universidade Estadual do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro, RJ, Brasil. 102p.

ANDRICH, M. 2008. Sistema reprodutivo e polinização em duas espécies arbóreas e simpátricas de *Bathysa* (Rubiaceae). *Dissertação de Mestrado*. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro, RJ, Brasil. 48p.

ARAÚJO, A.C.; FISCHER, E.A. & SAZIMA, M. 1994. Floração sequencial e polinização de três espécies de *Vriesea* (Bromeliaceae) na região de Juréia, sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 17(2): 113-118.

AXIMOFF, I.A. 2008. Longevidade floral e sucesso reprodutivo de uma espécie ornitófila de *Salvia* (Lamiaceae). *Dissertação de Mestrado*. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro, RJ, Brasil. 49p.

BARRETO, A.A & FREITAS, L. 2007. Atributos florais em um sistema de polinização especializado: *Calathea cylindrica* (Roscoe) K. Schum. (Marantaceae) e abelhas Euglossini. *Revista Brasileira de Botânica*, 30(3): 421-431.

BENEVIDES, C.R. 2006. Biologia floral e polinização de Passifloraceae nativas e cultivadas na Região Norte Fluminense

- RJ. *Dissertação de Mestrado*. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. Campos do Goytacazes, RJ, Brasil. 81p.
- BORGES, L.A.; SOBRINHO, M.S. & LOPES, A.V. 2008. Phenology, pollination, and breeding system of the threatened tree *Caesalpinia echinata* Lam. (Fabaceae), and a review of studies on the reproductive biology in the genus. *Flora*, 204: 111-130.
- CANELA, M.B.F. & SAZIMA, M. 2003. *Aechmea pectinata*: a hummingbird-dependent bromeliad with inconspicuous flowers from the rainforest in south-eastern Brazil. *Annals of Botany*, 92: 731-737.
- CASTRO, C.C.; OLIVEIRA, P.E.A.M. & ALVES, M.C. 2004. Breeding system and floral morphometry of distylous *Psychotria* L. species in the Atlantic Rain Forest, SE Brazil. *Plant Biology*, 6(6): 755-760.
- CASTRO, C.C. & ARAUJO, A.C. 2004. Distyly and sequential pollinators of *Psychotria nuda* (Rubiaceae) in the Atlantic rain forest, Brazil. *Plant Systematics and Evolution*, 244: 131-139.
- SANTOS FILHO, J.F. 2007. Polinização e biologia reprodutiva de três espécies de gênero *Acianthera* Scheidw. (Orquidaceae) em Floresta Ombrófila Mista. *Dissertação de Mestrado*. Universidade Federal do Paraná. Curitiba, PR, Brasil. 32p.
- FRANCO, A.L.M. 1995. Ecologia da polinização e biologia reprodutiva de sete espécies de Phaseoleae (Fabaceae). *Tese de Doutorado*. Universidade Estadual de Campinas. Campinas, SP, Brasil. 122p.
- FRANCO, A.M. 2007. Biologia reprodutiva de três espécies de Melastomataceae (*Tibouchina cerastifolia* Cong., *T. clinopodifolia* Cong. e *T. gracilis* Cong.) nos mananciais da serra, Piraquara, Paraná. *Dissertação de Mestrado*. Universidade Federal do Paraná. Curitiba, PR, Brasil. 45p.
- GOLDENBERG, R. & VARASSIN, I.G. 2001. Sistemas reprodutivos de espécies de Melastomataceae da Serra do Japi, Jundiá, São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 24(3): 283-288.
- KOSCHNITZE, C. & SAZIMA, M. 1997. Biologia floral de cinco espécies de *Passiflora* L. (Passifloraceae) em mata decídua. *Revista Brasileira de Botânica*, 20(2): 119-126.
- LIMA, N.A.S. & VIEIRA, M.F. 2006. Fenologia de floração e sistema reprodutivo de três espécies de *Ruellia* (Acanthaceae) em fragmento florestal de Viçosa, Sudeste brasileiro. *Revista Brasileira de Botânica*, 29(4): 681-687.
- LOPES, A.V. & MACHADO, I.C. 1996. Biologia floral de *Swartzia pickelii* Killip ex Ducke (Leguminosae - Papilionoideae) e sua polinização por *Eulaema* spp. (Apidae - Euglossini). *Revista Brasileira de Botânica*, 19(1): 17-24.
- LOPES, A.V. & MACHADO, I.C. 1998. Floral biology and reproductive ecology of *Clusia nemorosa* (Clusiaceae) in northeastern Brazil. *Plant Systematics and Evolution*, 213: 71-90.
- LOPES, A.V. & MACHADO, I.C. 1999. Pollination and reproductive biology of *Rauvolfia grandiflora* (Apocynaceae): secondary pollen presentation, herkogamy and self-incompatibility. *Plant Biology*, 1(5): 547-553.
- LOPES, L.E. & BUZATO, S. 2005. Biologia reprodutiva de *Psychotria suterella* Muell. Arg. (Rubiaceae) e a abordagem de escalas ecológicas para a fenologia de floração e frutificação. *Revista Brasileira de Botânica*, 28(4): 785-795.
- MACHADO, I.C. & LOIOLA, A.M.I. 2000. Fly pollination and pollinator sharing in two synchronopatric species: *Cordia multispicata* (Boraginaceae) and *Borreria alata* (Rubiaceae). *Revista Brasileira de Botânica*, 23(3): 305-311.
- MACHADO, I.C.S.; SAZIMA, I. & SAZIMA, M. 1998. Bat pollination of the terrestrial herb *Irlbachia alata* (Gentianaceae) in northeastern Brazil. *Plant Systematics and Evolution*, 209: 231-237.
- MARTINELLI, G. 1997. Biologia reprodutiva de Bromeliaceae na Reserva Ecológica de Macaé de Cima. Pp 213-250. In: H.C. Lima & R.R. Guedes-Bruni (eds.). Serra de Macaé de Cima: Diversidade Florística e Conservação em Mata Atlântica. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ. 346p.
- MARTINI, P.; SCHLINDWEIN, M.P. & MONTENEGRO, C.A. 2003. Pollination, flower longevity, and reproductive biology of *Gongora quinquenervis* Ruiz and Pavón (Orchidaceae) in an Atlantic Forest fragment of Pernambuco, Brazil. *Plant Biology*, 5(5): 495-503.
- MELLO, R.B. 2004. Biologia da reprodução de duas espécies de Campanulaceae Jussieu em Nova Friburgo, RJ. *Dissertação de Mestrado*. Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro, RJ, Brasil. 90p.

- MELO, G.F.A. & MACHADO, I.C. 1998. Autoincompatibilidade em *Miconia ciliata* (L.C.Rich) DC. (Miconiaceae-Melastomataceae). *Acta Botanica Brasilica*, 12: 113-120.
- MICKELIUNAS, L.; PANSARIN, E.R. & SAZIMA, M. 2006. Biologia floral, melitofilia e influência de besouros Curculionidae no sucesso reprodutivo de *Grobya amherstiae* Lindl. (Orchidaceae: Cyrtopodiinae). *Revista Brasileira de Botânica*, 29(2): 251-258.
- NETO, C.O.; FREITAS, A.V. & MACHADO, I.C. 2007. Ecologia da polinização de *Inga striata* (Benth.) (Leguminosae-Mimosoideae) em um remanescente de Mata Atlântica no Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biociências*, 5(1): 570-572.
- PANSARIN, E.R. & AMARAL, M.C.E. 2006. Biologia reprodutiva e polinização de duas espécies de *Polystachya* Hook. no Sudeste do Brasil: evidência de pseudocleistogamia em Polystachyae (Orchidaceae). *Revista Brasileira de Botânica*, 29(3): 423-432.
- PANSARIN, E.R. & AMARAL, M.C.E. 2008. Pollen and nectar as a reward in the basal epidendroid *Psilochilus modestus* (Orchidaceae: Triphoreae): A study of floral morphology, reproductive biology and pollination strategy. *Flora*, 203(6): 474-483.
- PANSARIN, E.R. & AMARAL, M.C.E. 2008. Reproductive biology and pollination mechanisms of *Epidendrum secundum* (Orchidaceae). Floral variation: a consequence of natural hybridization? *Plant Biology*, 10: 211-219.
- PANSARIN, E.R.; BITTRICH, V. & AMARAL, M.C.E. 2006. At daybreak - Reproductive biology and isolating mechanisms of *Cirrhaea dependens* (Orchidaceae). *Plant Biology*, 8(4): 494-502.
- PASSOS, L.C. 1995. Fenologia, polinização e reprodução de duas espécies de *Croton* (Euphorbiaceae) em Mata Semidecídua. *Dissertação de Mestrado*. Universidade Estadual de Campinas. Campinas, SP, Brasil. 84p.
- PASSOS, L. & SAZIMA, M. 1995. Reproductive biology of the distylous *Manettia luteo-rubra* (Rubiaceae). *Botanica Acta*, 108(4): 309-313.
- PIEDADE, L.H. & RANGA, N.T. 1993. Ecologia da polinização de *Galipea jasminiflora* Engler (Rutaceae). *Revista Brasileira de Botânica*, 16(2): 151-157.
- PIRES, J.P.A. & FREITAS, L. 2008. Reproductive biology of two tree species of Leguminosae in a Montane Rain Forest in southeastern Brazil. *Flora*, 203(6): 491-498.
- POMBAL, E.C.P. & MORELLATO, L.P.C. 2000. Differentiation of floral color and odor in two fly pollinated species of *Metrodorea* (Rutaceae) from Brazil. *Plant Systematics and Evolution*, 221: 141-156.
- SANMARTIN-GAJARDO, I. & FREITAS, L. 1999. Hummingbird pollination in *Besleria longimucronata* Hoehne (Gesneriaceae) in Southeastern Brazil. *Biociências*, 7: 13-24.
- SANTOS, M.J.L. & MACHADO, I.C. 1998. Biologia floral e heterostilia em *Vismia guianensis* (Aubl.) Choisy (Clusiaceae). *Acta Botanica Brasilica*, 12(2): 451-464.
- ROCCA, M.A. & SAZIMA, M. 2006. The dioecious, sphingophilous species *Citharexylum myrianthum* (Verbenaceae): Pollination and visitor diversity. *Flora*, 201: 440-450.
- SAZIMA, M.; SAZIMA, I & DE CARVALHO-OKANO, R.M. 1985. Biologia floral de *Dalechampia stipulacea* (Euphorbiaceae) e sua polinização por *Euglossa melanotricha* (Apidae). *Revista Brasileira de Botânica*, 45(1/2): 85-93.
- SIGRIST, M.R. & SAZIMA, M. 2002. *Ruellia brevifolia* (Pohl) Ezcurrea (Acanthaceae): fenologia da floração, biologia da polinização e reprodução. *Revista Brasileira de Botânica*, 25(1): 35-42.
- SIGRIST, M.R. & SAZIMA, M. 2004. Pollination and reproductive biology of twelve species of neotropical Malpighiaceae: stigma morphology and its implications for the breeding system. *Annals of Botany*, 94: 33-41.
- TEIXEIRA, L.A.G. & MACHADO, I.C. 2000. Sistema de polinização e reprodução de *Byrsonima sericea* DC. (Malpighiaceae). *Acta Botanica Brasilica*, 14(3): 347-357.
- TEIXEIRA, L.A.G. & MACHADO, I.C. 2004a. Biologia da polinização e sistema reprodutivo de *Psychotria barbiflora* DC. (Rubiaceae). *Acta Botanica Brasilica*, 18(4): 853-862.
- TEIXEIRA, L.A.G. & MACHADO, I.C. 2004b. *Sabicea cinerea* Aubl. (Rubiaceae): distilia e polinização em um fragmento de floresta Atlântica em Pernambuco, Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 27(1): 193-204.
- VERÇOZA, F.C. 2003. Fenologia e biologia reprodutiva de *Dysochroma viridiflora* Miers var. *viridiflora* (Solanaceae). *Oecol. Aust.*, 14(1): 251-265, 2010

Dissertação de Mestrado. Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro, RJ, Brasil. 133p.

VIEIRA, M.F. & GRABALOS, R. 2003. Sistema reprodutivo de *Oxypetalum mexiae* Malme (Asclepiadaceae), espécie endêmica de Viçosa, MG, Brasil, em perigo de extinção. *Acta Botanica Brasilica*, 17(1): 137-145.

VIEIRA, M.F.; ANDRADE, M.R.S.; BITTENCOURT, N.S. & DE CARVALHO-OKANO, R.M. 2007. Flowering phenology, nectary structure and breeding system in *Corymborkis flava* (Spiranthoideae: Tropicdieae), a terrestrial orchid from a Neotropical forest. *Australian Journal of Botany*, 55(6): 635-642.

VIRILLO, C.B.; RAMOS, F.N.; CASTRO, C.C. & SEMIR, J. 2007. Floral biology and breeding system of *Psychotria tenuinervis* Muell. Arg. (Rubiaceae) in the Atlantic rain forest, SE Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 21(4): 879-884.

WENDT, T.; CANELA, M.B.F.; KLEIN, D.E. & RIOS, R.I. 2002. Selfing facilitates reproductive isolation among three sympatric species of *Pitcairnia* (Bromeliaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 232: 201-212.

WOLOWSKI, M. 2009. Biologia reprodutiva e polinização de *Senna multijuga* no Parque Nacional de Itatiaia e na Área de Proteção Ambiental da Serrinha do Alambari. *Dissertação de Mestrado*. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro, RJ, Brasil. 49p.

Submetido em 17/04/2009

Aceito em 15/10/2009