



UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS
NATURAIS

JULIANA RODRIGUES DE SOUSA

**ANTESE DE FLORES-DE-PÓLEN EM DEPENDÊNCIA DE CHUVA OU
SECA NO SEMI-ÁRIDO**

FORTALEZA - CEARÁ

2010

JULIANA RODRIGUES DE SOUSA

ANTESE DE FLORES-DE-PÓLEN EM DEPENDÊNCIA DE CHUVA OU
SECA NO SEMI-ÁRIDO

Dissertação submetida à Coordenação do Curso de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais

Linha de Pesquisa: Ecologia Terrestre

Projeto da Linha de Pesquisa: Interações reprodutivas entre as plantas e os seus polinizadores e dispersores

Orientador: Prof. Dr. Christian Westerkamp

FORTALEZA - CEARÁ

2010

S697a Sousa, Juliana Rodrigues de
Antese de flores-de-pólen em dependência de chuva ou seca no semi-
árido / Juliana Rodrigues de Sousa, Fortaleza, 2010.
62 f. ; il. color. enc.

Orientador: Prof. Dr. Christian Westerkamp
Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais
Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Ceará, Centro de
Ciências, Depto. de Biologia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e
Recursos Naturais, Fortaleza, 2010.

1. Fenologia vegetal. 2. Caatinga. 3. Flores. 4. Polinologia. I.
Westerkamp, Christian (orient.). II. Universidade Federal do Ceará –
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais. III. Título.

CDD 577

JULIANA RODRIGUES DE SOUSA

ANTESE DE FLORES-DE-PÓLEN EM DEPENDÊNCIA DE CHUVA OU
SECA NO SEMI-ÁRIDO

Dissertação submetida à Coordenação do Curso de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Avaliado em 06/08/2010

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Christian Westerkamp (ORIENTADOR)
Universidade Federal do Ceará – UFC

Prof(a). Dra Arlete Aparecida Soares
Universidade Federal do Ceará – UFC

Prof. Dr. Christiano Franco Verola
Universidade Federal do Ceará - UFC

Aos meus pais, minha tia, meu irmão e sobrinhos, que apesar de não estarem sempre comigo, representam a base, a alegria, a razão e a motivação de minha vida;

Dedico

AGRADECIMENTOS

A Deus, por iluminar os meus caminhos, me fazendo capaz de superar os obstáculos impostos.

A minha família, meu pai Francisco, minha mãe Ozemita e a minha tia Maria Simião, pelo amor, carinho, incondicional apoio e incentivo em todos os momentos da minha vida.

A meu irmão Leonardo pela preocupação, auxílio, incentivo e exemplo. E também pelas broncas, ajudando-me a ter objetivos e força para seguir em frente.

Ao Álvaro, meu sobrinho querido, por iluminar tanto minha vida com seu jeito sapeca e suas demonstrações de carinho. E à Ávila, minha lindinha, por seus encantos e serenidade.

À Alessandra, Moacir Jr., Moacir e Luzia, pela amizade, carinho e consideração, com que sempre me receberam e me hospedaram em sua residência.

As minhas quase irmãs Poliana, Gabriella e Germana Rafaela que, mesmo distantes, sempre são uma forte fonte de apoio em todos os momentos da minha vida.

A todos os meus amigos que me apoiaram e me incentivaram durante esta etapa da minha vida, pela calorosa amizade e descontrações quando possíveis. Em especial a Eudinho, Allan, Wyara, Joana, Leydiane, Monalisa e o casal Nil e Nanda, meus companheiros pra todas as horas, principalmente quando mais precisei.

À Rachel, pelo apoio, descontração e valiosa ajuda no desenvolvimento das atividades de campo.

Ao Antonio Gentil, por sempre nos transportar nas viagens de campo e por nos auxiliar com seu conhecimento popular.

À Ana Paula de Assis Oliveira Westerkamp, pelo apoio, presteza e auxílio no desenvolvimento desta pesquisa.

Ao Prof. Dr. Christian Westerkamp pela orientação, amizade e incentivo em todas as fases deste estudo, contribuindo para minha formação profissional, e pelos valiosos ensinamentos, conselhos e apoio que ele me concedeu durante esta jornada.

A todos os meus colegas que cursaram juntamente comigo várias disciplinas do PPGERN, pelo companheirismo sempre, dividindo momentos alegres e de muito trabalho, e pela amizade e consideração que me dedicam. Em especial Ileana, Alípio, Aline, Katiane, Eugênio e Sidarta, pela amizade, conselhos e apoio nos momentos difíceis.

Aos parceiros da Disciplina de Campo (Caatinga), pelo companheirismo, dedicação e apoio durante nossa estadia na Reserva Natural Serra das Almas (Crateús - CE), e pela descontração, quando possível.

Aos taxonomistas do Herbário EAC (UFC), pela identificação do material botânico, principalmente a Edson Paula Nunes e Afrânio Fernandes (UFC).

Aos membros da banca examinadora, Prof(a). Dra. Arlete Aparecida Soares e Prof. Dr. Christiano F. Verola, pelas contribuições e sugestões para o enriquecimento da versão final deste trabalho.

À FUNCAP e à Capes pelas Bolsas de Mestrado concedidas.

"A sabedoria da natureza é tal que não produz nada de supérfluo ou inútil."
(Nicolau Copérnico)

RESUMO

A maioria das flores evoluíram uma dependência de abelhas como polinizadores. Se por um lado as abelhas necessitam de pólen para nutrição de sua prole, as espécies que possuem flores polinizadas por abelhas apresentam mecanismos para assegurar pelo menos parte do seu pólen para a polinização. As flores-de-pólen possuem apenas pólen como chamariz para atrair os polinizadores. De um modo geral, ele encontra-se em anteras poricidas, de onde só pode ser retirado por certas abelhas que conseguem vibrar a flor. Para esse mecanismo funcionar o pólen precisa estar seco. Em contraste, para que ocorra a floração as plantas precisam de água. Para verificar a relação entre a precipitação e a floração nas flores que apresentam apenas pólen como chamariz, observamos a fenologia de seis espécies de flores-de-pólen da Caatinga no Cariri, Sul do Ceará. Como pressuposto, a produção de flores para a maioria das espécies observadas ocorreu durante a estação seca. Em *Senna acuruensis*, *Cochlospermum vitifolium* e *Chamaecrista curvifolia* o pico de floração foi na estação seca, enquanto em *Senna spectabilis* unicamente no período chuvoso. *Solanum paniculatum* apresentou floração na estação seca mas também apresenta uma pequena produção floral na estação chuvosa. A exótica *Senna siamea* apresentou picos em todas as estações. Em todas as espécies foi possível observar uma elevada sincronia (acima de 60%) e uma longa duração na produção floral. Como a antese por muitos meses destas flores-de-pólen não se enquadre nos padrões descritos por Gentry (1974), atribuímos a ela a denominação “macropedosa” (do grego μακρός = de longa duração e παιδοῦς = com muitos filhos, responsável por muita prole durante muito tempo). Apenas em *S. spectabilis* e *S. siamea* a floração foi positivamente correlacionada com a precipitação. Nas outras espécies apresentaram-se negativamente relacionadas, exceto *Senna acuruensis* que não mostrou grau de correlação. A presença de abelhas vibrando estas flores ocorreu durante intervalos secos. Com isso, concluímos que as condições de umidade necessárias para o buzzing das flores-de-pólen foram proporcionadas de forma independente da estação seca ou chuvosa.

Palavras-chave: Fenologia. Caatinga. Semi-árido. Flores-de-pólen. Buzzing. Macropedosa.

ABSTRACT

The majority of flowers evolved a dependence of bees as pollinators. While on one side the bees need pollen as brood food, species with flowers pollinated by bees show mechanisms to safeguard at least part of their pollen for pollination. Pollen-only flowers possess just pollen to attract pollinators. It is generally contained in poricidal anthers from where it can be removed exclusively by certain bees able to sonicate the flower. For this mechanism to function pollen has to be dry. To flower, however, the plants need water. To understand the relation between precipitation and blooming of pollen-only flowers, we observed the flowering phenology of six caatinga species in the Cariri, southern Ceará. As presupposed, flower production occurred during the dry season in the majority of the observed species. *Senna acuruensis*, *Cochlospermum vitifolium* and *Chamaecrista curvifolia* had their peaks in the dry season, while *Senna spectabilis* flowered exclusively in the rainy part of the year. *Solanum paniculatum* had its main peak in the dry season but produced a minor one also in the wet season. The exotic *Senna siamea* showed blooms year-round. All species demonstrated an elevated (>60%) percentage of flowering synchrony. As the antheses for many months did not fit the patterns described by Gentry (1974) for nectar flowers, we coined the term “macropedosity” (from greek μακρός = of long duration and παιδοῦς = with abundant children; responsible for much offspring during long time) for this behaviour. Only in *S. spectabilis* and *S. siamea*, flowering was positively related to precipitation. In the other species, it was negatively related, except *S. acuruensis*, that demonstrated no correlation at all. Visits of vibrating bees occurred during dry spells. We thus conclude that the dry conditions necessary for buzzing in pollen-only flowers are met with independently of dry or wet season.

Keywords: Phenology, Caatinga, Semi-Arid, Pollen-only Flowers, Buzzing, Macropedosity.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Antese de flores-de-pólen em dependência de chuva ou seca no Semi-Árido

	Pág.
Figura 1 - Precipitação no ano de 2009, relacionada com a média mensal dos últimos trinta e cinco anos para o posto de Crato-CE (FUNCEME, 2010).....	16
Figura 2 - Precipitação anual nos últimos trinta e seis anos para o posto de Crato-CE (FUNCEME, 2010).....	24
Figura 3. Espécies estudadas. A - <i>Senna spectabilis</i> ; B - <i>Senna acuruensis</i> ; C - <i>Chamaecrista curvifolia</i> ; D - <i>Senna siamea</i> ; E - <i>Cochlospermum vitifolium</i> ; F - <i>Solanum paniculatum</i>	25
Figura 4. Floração de <i>Senna spectabilis</i> em relação aos índices pluviométricos diários (1-4: Gisélia Pinheiro; 5-8: Pinto Madeira; 9-10: Bela Vista)	27
Figura 5. Floração de <i>Senna acuruensis</i> em relação aos índices pluviométricos diários (1-5: Muriti; 6-10: Bela Vista)	29
Figura 6. Floração de <i>Senna siamea</i> em relação aos índices pluviométricos diários (1-10: Vila São Bento)	30
Figura 7. Floração de <i>Chamaecrista curvifolia</i> em relação aos índices pluviométricos diários (1-5: Bela Vista; 6-10: Lagoa Encantada)	31
Figura 8. Floração de <i>Cochlospermum vitifolium</i> em relação aos índices pluviométricos diários (1-5: Muriti; 6-10: Bela Vista)	33
Figura 9. Floração de <i>Solanum paniculatum</i> em relação aos índices pluviométricos diários (1-10: Gisélia Pinheiro)	35
Figura 10. Período e intensidade de floração das espécies estudadas em relação à precipitação diária	36

LISTA DE TABELAS

Antese de flores-de-pólen em dependência de chuva ou seca no Semi-Árido

	Pág.
<p>Tabela 1: Lista das espécies estudadas, as suas localizações, com as alturas acima do nível do mar e os números de incorporação ao acervo do Herbário EAC (Prisco Bezerra) da UFC</p>	21
<p>Tabela 2: Síntese dos dados gerais de floração observados nas espécies estudadas, a Sincronia de produção com seus índices de atividade, as correlações com os dados pluviométricos e a duração em semanas.....</p>	36
<p>Tabela 3: Gêneros de abelhas observados visitando as espécies de flores-de-pólen estudadas, com os respectivos intervalos de umidade e temperatura nos quais foram visualizados.....</p>	37
<p>Tabela 4: Períodos de frutificação observados nas espécies estudadas durante o período de observações. Considerando apenas a presença ou ausência de frutos para cada mês.....</p>	38

SUMÁRIO

	Pág.
RESUMO	vi
ABSTRACT	vii
LISTA DE ILUSTRAÇÕES	viii
LISTA DE TABELAS	ix
1 INTRODUÇÃO	5
2 REVISÃO DE LITERATURA	7
2.1 Interações flores-polinizadores	7
2.2 Como abelhas coletam pólen	8
2.3 Flores-de-pólen	10
2.4 Fenologia na Caatinga	12
2.5 Estratégias de floração	16
3 MATERIAIS E MÉTODOS	19
3.1 Área de estudo e espécies incluídas	19
3.2 Fenologia de floração e visitantes	22
3.3 Condições ambientais	23
3.4 Avaliação estatística	24
4 RESULTADOS	26
4.1 <i>Senna spectabilis</i>	26
4.2 <i>Senna acuruensis</i>	28
4.3 <i>Senna siamea</i>	29
4.4 <i>Chamaecrista curvifolia</i>	31
4.5 <i>Cochlospermum vitifolium</i>	33
4.6 <i>Solanum paniculatum</i>	34
4.7 Flores-de-pólen	35
5 DISCUSSÃO	39
6 CONCLUSÕES	46
REFERÊNCIAS	47

1 INTRODUÇÃO

As plantas com flores dependem de muitos fatores ambientais – bióticos (p. ex., polinizadores) e abióticos (p. ex., clima favorável a floração e à polinização) para o sucesso da sua reprodução (SCHAIK; TERBORGH; WRIGHT, 1993). Nas Angiospermas existem diversas síndromes de polinização (ex. zoofilia, anemofilia), e, dentre elas, a melitofilia (polinização por abelhas) é a mais comum (WESTERKAMP, 2007). Para que a interação entre plantas e abelhas ocorra, ambas têm que estar presentes e funcionando, e para isso precisam de um clima favorável (WESTERKAMP, com. pess.).

Enquanto a maior diversidade de plantas é encontrada nas florestas úmidas (MUTKE; BARTHLOTT, 2005), a maior diversidade de abelhas ocorre nos ambientes secos (MICHENER, 1979). Dados de Janzen (1967) indicam a estação seca como a principal para a floração (em árvores da Costa Rica) quando também há uma alta atividade de abelhas. A coleta de pólen por abelhas, em geral, também depende de um ambiente seco (WESTERKAMP, 1987). Isso é ainda mais importante nas flores-de-pólen que, acionadas pela vibração das abelhas, produzem um jato de grãos secos (WESTERKAMP, 2004).

As plantas, por outro lado, precisam de água suficiente para o seu desenvolvimento, isso inclui também a produção de flores. As chuvas podem danificar as flores, pois o contato direto do pólen com a água danifica os grãos de pólen, isso prejudica a função das flores e a ação dos polinizadores (SPRENGEL, 1793; KEARNS; INOUE, 1984; GOTTSBERGER; SILBERBAUER-GOTTSBERGER, 2006; MAO; HUANG, 2009). A umidade do ar elevada também interfere na liberação de polén das anteras poricidas, as gotas de água podem prejudicar o voo das abelhas (WESTERKAMP, com. pess.). Aguiar (2003), no entanto, aponta uma associação da atividade de abelhas na Caatinga com a estação úmida. Em outros trabalhos, a estação úmida também é apontada como principal período de floração neste ambiente (MACHADO; BARROS; SAMPAIO, 1997; ARAÚJO; CASTRO; ALBUQUERQUE, 2007).

Variações nas características de vida dos organismos são analisadas pela teoria da história de vida, e o seu estudo é necessário para compreender a ação da seleção natural e as relações com taxa de crescimento da população, adaptações e limitações (STEARNS, 1992). Os traços peculiares dos organismos estão fortemente associados com as condições ambientais, e, baseado na estrutura da teoria da história de vida, tais condições podem limitar estratégias reprodutivas (RICKLEFS, 1990).

A polinização é uma área restrita dentro da história de vida das plantas, susceptível à influência de fatores externos (ex. bióticos e abióticos). As características das flores também influenciam muitos aspectos da reprodução das plantas (como os tipos de flores e recursos ofertados e o tipo de visitantes atraídos; ASHMAN, 2006). As mudanças sazonais podem modular a época de floração, mas as características da produção floral serão basicamente as mesmas, como os padrões de duração e a quantidade de flores produzidas (GENTRY, 1974). Estes padrões podem ser diferentes dentro de uma mesma família como descrito por Gentry (1974) para Bignoniaceae na América Central. No entanto, a classificação de padrões em “big bang” (grande explosão), cornucópia, “steady state” (estado estacionário) e “multiple bang” (múltipla explosão) se restringiu às flores de néctar.

A reprodução é de suma importância para a sobrevivência e para a manutenção das espécies, então esperamos que as plantas com flores-de-pólen concentrem a sua antese durante a estação seca; assim, elas podem desempenhar melhor a sua função. Com base nisso, observamos a fenologia da floração em flores-de-pólen na Caatinga e a presença ou ausência de abelhas coletoras para identificar se a floração está correlacionada com os períodos chuvoso e seco. Utilizamos gêneros diferentes e uma espécie exótica (*S. siamea*) para posterior comparação da estratégia, período e duração da floração.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Interação flores-polinizadores

A falta de mobilidade das plantas gera obstáculos físicos para sua dispersão, desta forma, necessitam de auxílio externo para a sua polinização e dispersão de sementes. Estes obstáculos têm sido aliviados através da formação do mutualismo com animais que transportam, de forma involuntária, os grãos de pólen entre anteras e estigmas de flores de uma mesma espécie, e que dispersam as sementes (HERRERA; PELLMYR, 2004).

Cerca de 90% das Angiospermas atuais, estimadas em 250.000 espécies, são polinizadas por animais (KEARNS; INOUE; WASER, 1998, HERRERA; PELLMYR, 2004). Devido à grande variedade de tamanhos, formas, cores, odores e outras características (OLLERTON; DAFNI, 2005), as flores podem atrair uma grande variedade de animais, como por exemplo, pássaros, morcegos, pequenos mamíferos e especialmente insetos (KEARNS; INOUE; WASER, 1998). Estes animais são atraídos por uma série de chamarizes (KRENN; PLANT; SZUCSICH, 2005, WESTERKAMP, 2007), que se encontram divididos em dois grupos bem distintos: um refere-se à subsistência do animal e o outro a sua reprodução e da sua próxima geração. Na subsistência, a parte mais importante é a busca por nutrientes, onde a matéria mais procurada é o néctar. Alguns animais buscam também por pólen, ou por tecidos alimentares oferecidos pelas flores, e alguns machos de abelhas solitárias buscam por abrigo noturno durante os seus poucos dias de vida adulta (WESTERKAMP, 2007). Relacionados com a reprodução existe uma grande quantidade de chamarizes, desde a busca por parceiros até o cuidado com a prole. Algumas flores oferecem perfume, locais para acasalamento, substratos diversos para nidificação (ex.: pétalas, pêlos, cera, resina) e substratos para criação da prole, principalmente pólen, néctar e óleo para as abelhas (WESTERKAMP, 2007).

Em florestas tropicais a maioria das espécies é polinizada por insetos, como abelhas, borboletas, besouros e moscas (BAWA, 1990). Dentre os insetos, as abelhas se destacam como grupo de polinizadores mais numeroso, diverso e importante (WESTERKAMP, 2007, BAWA, 1990). Pássaros e alguns grupos de insetos visitam flores apenas para o seu reabastecimento de energia, na forma de néctar (FELICOLI; KRUNIC; PINZAUTI, 2004). As abelhas, além de néctar para seu abastecimento de energia, buscam também o pólen como fonte protéica indispensável à produção da sua prole

(WESTERKAMP, 2007). A quantidade mínima de visitas florais necessárias por uma abelha para nutrição de suas larvas varia de acordo com o tamanho do corpo da espécie de abelha e também com a qualidade do pólen oferecido pela planta (MÜLLER *et al.*, 2006). Como demonstrado em estudos recentes por Müller e colaboradores (2006), algumas espécies exigem mais de 1000 visitas a flores para formação de uma única célula de cria. Por necessitarem do pólen para a nutrição de sua prole, as abelhas dependem totalmente das flores para a sua reprodução.

A dependência existente entre flores e abelhas faz com que ambos recorram aos mesmos (geralmente poucos) grãos de pólen para sua reprodução (WESTERKAMP, 1997b), resultando em disputa pelo pólen. A produção de grãos de pólen é algo limitado, pois além de requerer nitrogênio, a quantidade de células-mães desses grãos é fixa. Por isto, existe um número fixo de grãos de pólen a ser produzido durante a vida floral. Por outro lado, a produção de néctar é teoricamente ilimitada, por ser uma secreção que pode ser produzida continuamente pela flor (WESTERKAMP, 1997b). A importância do pólen leva as flores a responderem evolutivamente para defenderem pelo menos parte destes grãos contra o esgotamento total pelas abelhas (WESTERKAMP, 1997b).

2.2 Como abelhas coletam pólen

Quando se refere à coleta de pólen por abelhas, geralmente se reflete apenas a sua última etapa, que é o transporte para o ninho. Mas esta fase não inclui a retirada de pólen das flores. Entre a extração do pólen da flor e o transporte para o ninho, ocorre a transferência do pólen, dos órgãos de retirada para os órgãos de transporte (WESTERKAMP, 2007).

Precisamos separar também a contaminação involuntária (que pode resultar em polinização) da retirada ativa. Geralmente as abelhas pousam sobre os órgãos que expõem o pólen e na retirada deste, elas usam especialmente as mandíbulas e as pernas dianteiras (WESTERKAMP, 2007). Em suas visitas às flores, durante a retirada ativa de pólen ou de outros chamarizes, as abelhas podem receber mais pólen em outras regiões do seu corpo, que não estejam diretamente ligados à coleta (WESTERKAMP, 2004). Dependendo de onde esse pólen é depositado, a abelha poderá recolhê-lo ou não.

Na maioria das espécies melitófilas (especializadas na polinização por abelhas), as flores se enquadram em uma das três formas funcionais: flores-com-quilha, flores bilabiadas

(com néctar como chamariz) e flores vibráveis (com pólen como chamariz); cada uma destas apresenta uma forma diferente de proteção dos recursos, induzindo uma maneira característica de coletar pólen (WESTERKAMP, 1997a).

Nas flores-com-quilha, as anteras estão escondidas na quilha (WESTERKAMP, 1997a). Para a extração do néctar, a abelha emprega todas as suas pernas forçando a quilha para baixo, expondo o pólen. Desta maneira, a abelha não consegue retirar o pólen ativamente, pois nenhuma das suas pernas fica livre para isso (WESTERKAMP, 1997a). Quando as abelhas procuram por néctar em flores bilabiadas, as anteras depositam o pólen no seu dorso, de onde não é retirado (WESTERKAMP; CLASSEN-BOCKHOFF, 2007). As flores vibráveis (WESTERKAMP, 2007) contêm pólen dentro de suas anteras poricidas, de onde pode ser retirado apenas através da vibração, internacionalmente chamada de “buzzing” (BUCHMANN 1983, WESTERKAMP, 2007). A vibração é uma forma de coleta de pólen que se enquadra entre a retirada ativa e a contaminação. Muitas abelhas, mas não todas, são hábeis a vibrarem quando acionam seu corpo com auxílio dos seus músculos indiretos de voo, e com as suas asas em repouso (BUCHMANN, 1983). Elas geram uma vibração forte do seu corpo durante as visitas às flores, com frequências de vibração mais altas que as de voo (BUCHMANN, 1983, KING, 1993). Esta forma única de coletar pólen já foi observada e descrita (onomatopoeticamente) por Hildebrand em 1865, que destacou os tons diferentes que uma abelha emite quando voa (tom mais grave, 250 Hz) e coleta (vibrando, buzzing; tom mais agudo, 1000 Hz; BUCHMANN, 1983).

As abelhas se agarram com as suas pernas ou mandíbulas em órgãos florais (BUCHMANN, 1983), onde a energia da vibração é transferida para as flores, especialmente para as anteras e para os grãos de pólen nelas contidos (BUCHMANN; HURLEY, 1978). Os grãos acumulam energia quando se chocam entre si ou com as paredes da teca e assim se movem cada vez mais velozes (BUCHMANN; HURLEY, 1978). Finalmente, todos os grãos são acelerados em direção ao poro e por ele deixam a antera (BUCHMANN; HURLEY, 1978) em forma de um pequeno jato (WESTERKAMP, 2004).

Para que o pólen saia na forma de jato é necessário que ele esteja seco (WESTERKAMP, 1987). Logo depois da deiscência, o pólen dentro da antera seca, aos poucos para a ejeção (KING; BUCHMANN, 1996). Por isso, existe a necessidade de um ambiente seco, para que o “buzzing” (vibração) aconteça (KING; BUCHMANN, 1996). A chuva inviabiliza o voo das abelhas, os poros de certas anteras fecham (GOTTSBERGER; SILBERBAUER-GOTTSBERGER, 2006), e o pólen úmido torna-se pegajoso, consequentemente, inviabilizando sua coleta (WESTERKAMP, 1987).

A chuva pode agravar o processo de perda do pólen em muitas espécies, pois o contato direto com a água reduz a sua viabilidade (MAO; HUANG, 2009). Então, algumas estruturas florais seriam uma proteção para o pólen nestas espécies susceptíveis a danos da chuva. Um exemplo seria a morfologia das flores bilabiadas (de néctar) que permitem uma proteção aos seus órgãos reprodutores e chamarizes (MAO; HUANG, 2009). Mao e Huang (2009) estimaram a capacidade de uma flor de proteger o pólen contra a água, através das respostas das flores à chuva. A partir de suas observações, eles classificaram as espécies em três tipos: (1) as com flores sem proteção, nas espécies onde as anteras são totalmente expostas à chuva, (2) as flores com proteção parcial, nas espécies onde o perianto está parcialmente protegendo o pólen, dependendo da intensidade da chuva e do ângulo das flores, e (3) as flores com proteção completa, nas espécies em que o perianto abrange totalmente os órgãos férteis e protegem o pólen da chuva (MAO; HUANG, 2009).

2.3 Flores-de-pólen

As flores-de-pólen não exibem outros chamarizes, como néctar, óleo, perfume, etc. Nestas flores encontramos apenas o pólen, elas geralmente possuem anteras poricidas, que se abrem por um pequeno poro apical (BUCHMANN, 1983). A deiscência de anteras por pequenas fendas ou poros está presente em pelo menos 544 gêneros de 72 famílias das angiospermas (BUCHMANN, 1983), entre elas, Caesalpiniaceae (WESTERKAMP, 2004), Solanaceae (TAURA; LAROCA, 2004) e Ochnaceae (NADIA; MACHADO, 2005). Em Caesalpiniaceae, esse tipo de abertura apical é uma característica eminente em espécies dos gêneros *Cassia*, *Senna* e *Chamaecrista* pertencentes à subtribo Cassiinae (IRWIN; BARNEBY, 1981, GOTTSBERGER; SILBERBAUER-GOTTSBERGER, 1988). Esta subtribo possui grande número de espécies na vegetação de caatinga e do cerrado do semi-árido brasileiro (IRWIN; BARNEBY, 1982a).

Em 1978, Vogel descreveu mais de cem exemplos de flores-de-pólen de famílias diferentes, incluindo casos cantarófilos (especializadas em besouros) e especialmente melitófilos. Nestas flores, a disputa entre abelhas e flores pelos grãos de pólen é mais acentuada (WESTERKAMP, 1997b) resultando no surgimento de uma divisão de função entre as anteras de uma mesma flor (MÜLLER; MÜLLER, 1883, VOGEL, 1978), que possuem diferenças em qualidade de pólen, forma, tamanho e cores (heteranteria). Algumas

espécies (ex. *Chamaecrista* e *Solanum*) apresentam cores diferentes de anteras, no entanto, as selecionadas para este estudo não apresentam esta característica. Quanto à forma e ao tamanho, em uma única flor podem ser encontradas até 4-5 anteras diferentes (MARAZZI; CONTI; ENDRESS, 2007). O pólen de anteras distintas vai para regiões diferentes da abelha visitante, possuindo também funções diferentes. Em algumas Cassiinae, por exemplo, enquanto as abelhas vibram a flor, algumas anteras (em algumas *Sennas* as centrais) depositam parte do pólen na região ventral, onde estão as pernas coletoras e, por isso, este pólen está destinado a reprodução do polinizador. Outra porção de pólen de anteras distintas é ricocheteado para o dorso da abelha, área de difícil auto-limpeza por esse inseto. Isto assegura a transferência dos grãos para outra flor da mesma espécie, geralmente é nesta região que toca o estigma, possibilitando a polinização (WESTERKAMP, 2004).

As diversas formas florais possuem uma eminente significância biológica (ENDRESS, 2001, WESTERKAMP, 2000). De acordo com a simetria, existem três tipos de flores (ENDRESS, 2001): polissimétricas (actinomorfa, com vários planos), monossimétricas (zigomórfica, com um plano) e assimétrica (sem nenhum plano). A assimetria direita-esquerda, conhecida como enantiomorfia ou enantiostilia, é referente ao polimorfismo sexual. Neste tipo de polimorfismo, o estigma (geralmente longo) curva-se para direita ou esquerda do centro da flor, tendo oposto a ele (de menor tamanho) uma antera (ENDRESS, 2001, JESSON; BARRETT, 2002, JESSON; BARRETT, 2003). Esta característica pode ser observada em flores que apresentam ricochete de pólen (forma de apresentação secundária), pois o pólen depositado de um lado em uma flor toca o estigma em outra flor com assimetria oposta e vice-versa (WESTERKAMP, 2004).

A enantiostilia é um dos vários tipos de polimorfismo sexual nas angiospermas, que é encontrado em diversas espécies e associado com zigomorfismo (JESSON; BARRETT, 2003). Flores com essa característica ocorrem principalmente em espécies que são polinizadas por vibração, estando também presentes em famílias não relacionadas como Solanaceae e Caesalpinaceae (JESSON; BARRETT, 2002, JESSON; BARRETT, 2003). Muitas espécies que apresentam enantiostilia têm outras características florais em comum, como por exemplo: flores sem néctar e anteras com deiscência poricida. Estas características podem ser observadas nas flores-de-pólen (MÜLLER; MÜLLER, 1883, VOGEL, 1978).

2.4 Fenologia na Caatinga

A ocorrência de eventos biológicos repetitivos, suas causas em relação às forças seletivas bióticas e abióticas e a inter-relação entre as fases caracterizadas por estes eventos, dentro de uma mesma ou de diferentes espécies é denominada fenologia (MACHADO, 1996). Dentre as fenofases temos brotamento, queda foliar, floração e frutificação. O período de floração é considerado como a iniciação do broto floral, seu desenvolvimento, o florescimento (antese) e a persistência floral (BORCHERT, 1983). Para Rathcke e Lacey (1985), este período é geralmente limitado à fase de antese, que é o tempo para a polinização. Desta maneira, fatores abióticos que com frequência são correlacionados com o período de floração podem limitar a estação de floração diretamente, por afetar a capacidade para produzir flores, ou indiretamente, por afetar os vetores de pólen (RATHCKE; LACEY, 1985).

A coleta dos dados fenológicos depende da escala do estudo, dos parâmetros escolhidos pelos pesquisadores e dos objetivos da pesquisa e dos tipos de análises (OLLERTON; DAFNI, 2005). Eventos como período, duração, intensidade e frequência da floração são determinados pela interação entre o ambiente físico e biótico (OLLERTON; DAFNI 2005). As variações fenológicas permitem explicar muitas das reações das plantas às condições ambientais (FRANKIE; BAKER; OPLER, 1974), considerando que as interações bióticas podem modular a seleção em fenologia de floração (ELZINGA *et al.*, 2007). Desta forma, alterações nas características fenológicas em uma determinada espécie são importantes para o entendimento da dinâmica das comunidades vegetais (FOURNIER, 1974).

A época em que ocorrem os eventos reprodutivos nas plantas é determinante para o sucesso de uma população, ao assegurar a sobrevivência e o estabelecimento dos indivíduos jovens (RATHCKE; LACEY, 1985). Contudo, existem fatores diversos e complexos que controlam o comportamento fenológico de espécies vegetais (MACHADO; BARROS; SAMPAIO, 1997, BULHÃO; FIGUEIREDO, 2002). Dentre eles a sazonalidade climática provavelmente é o fator mais importante (WRIGHT; SCHAIK, 1994, MACHADO; BARROS; SAMPAIO, 1997, BULHÃO; FIGUEIREDO, 2002). Ela expõe as plantas à mudanças regulares e periódicas na qualidade e abundância de recursos (LIEBERMAN, 1982). A sazonalidade é um mecanismo bem conhecido da diversificação fenológica na produção de flores, porque muitas plantas, tropicais e temperadas, produzem flores no período característico do ano (GENTRY, 1974).

Em ambientes tropicais ocorrem variações, de acordo com a época, em temperatura, umidade, precipitação, velocidade do vento e comprimento do dia (LIEBERMAN, 1982, MARQUES; OLIVEIRA, 2004). Embora a amplitude da variação possa ser pequena, todos estes fatores influenciam, sozinhos ou em combinação, a ativação de mudanças fenológicas em plantas tropicais (LIEBERMAN, 1982, MARQUES; OLIVEIRA, 2004).

Nas florestas tropicais, a ocorrência dos eventos fenológicos tende a ser sazonal (TALORA; MORELLATO, 2000). Como neste tipo de vegetação a precipitação tem distribuição relativamente constante, o desencadeamento dos eventos pode estar relacionado a outras variáveis climáticas, como variações do fotoperíodo (BORCHERT *et al.*, 2005) e da temperatura (MORELLATO *et al.*, 2000). A fenologia pode também estar relacionada às interações bióticas, como a presença de polinizadores, dispersores, herbívoros e predadores (SCHAIK; TERBORGH; WRIGHT, 1993). Pois quando os eventos fenológicos reprodutivos ocorrem de forma sazonal e sincronizada podem representar vantagens adaptativas para muitas espécies (PEDRONI; SANCHEZ; SANTOS, 2002). Assim, florescer sincronizadamente favorece a atração de polinizadores, facilita o fluxo de pólen e a reprodução cruzada (MARQUIS, 1988). Da mesma maneira, a produção sincronizada de frutos pode saciar os predadores de sementes (TAPPER, 1992) e aumentar a atratividade de frugívoros necessários para a dispersão delas (SMYTHE, 1970).

De acordo com as distâncias entre as espécies, as interações entre elas podem variar à medida que outros competidores e polinizadores mudam (RATHCKE; LACEY, 1985). Estas diferentes interações podem selecionar florações únicas, iniciadas pelas diferentes condições ambientais (RATHCKE; LACEY, 1985). Para árvores tropicais que florescem em resposta à precipitação, as chuvas locais podem causar uma floração altamente ímpar e assincrônica entre espécies diferentes ou dentro de uma mesma espécie (BORCHERT, 1983).

Fatores como tempo, duração e grau de sincronia das fases fenológicas têm importantes implicações sobre a quantidade e qualidade dos recursos disponíveis para os organismos consumidores (polinizadores, dispersores e predadores; WILLIAMS *et al.*, 1999, OLLERTON; DAFNI, 2005, ELZINGA *et al.* 2007). Estes fatores também influenciam a estrutura, o funcionamento e a regeneração das comunidades (WILLIAMS *et al.*, 1999).

Em florestas sazonalmente secas, a precipitação é o principal fator desencadeador dos eventos fenológicos (RIVERA; BORCHERT, 2001, BARBOSA; BARBOSA; LIMA, 2003). Entretanto, outros estudos mostram que a ocorrência dos eventos fenológicos, em

algumas espécies, não é determinada primariamente pela chuva e sim pela disponibilidade hídrica para a planta (RIVERA; BORCHERT, 2001). Estes autores explicam que plantas com raízes profundas ou com armazenamento de água podem apresentar padrões fenológicos independentes da precipitação. Portanto, em ambientes sazonalmente secos podem ser encontrados diferentes padrões fenológicos para as espécies, determinados primariamente pela presença ou ausência de chuva, dependendo da capacidade da planta obter ou armazenar água (SCHAIK; TERBORGH; WRIGHT, 1993, RIVERA; BORCHERT, 2001, BULHÃO; FIGUEIREDO, 2002).

Nas plantas lenhosas da Caatinga, as estratégias fenológicas reprodutivas estão mais relacionadas com a dependência da disponibilidade de água no solo (BARBOSA; BARBOSA; LIMA, 2003). As espécies da Caatinga sofrem influência predominante do clima, encontrando-se subordinada à elevada deficiência hídrica, que é originada pela baixa pluviosidade e grande evapotranspiração, associadas à má distribuição das chuvas ao longo do ano e à baixa capacidade de retenção de água dos solos (FREIRE *et al.*, 2003). Esses fatores trazem como consequência um clima quente, marcado por uma longa estação seca (sete a nove meses) e uma estação chuvosa curta (três a cinco meses; FERNANDES; BEZERRA, 1990). Esta pluviosidade acompanhada com a pronunciada irregularidade na sua distribuição no tempo e no espaço pode determinar chuvas torrenciais (FERNANDES, 2006).

Em regiões semiáridas, como por exemplo o carrasco, a maioria das espécies floresce quando se inicia a estação chuvosa, frutificando logo em seguida (VASCONCELOS, 2006). Na Caatinga é possível observar dois picos de floração e frutificação, um na estação chuvosa, com maior intensidade, e outro menos intenso durante a estação seca (BARBOSA; BARBOSA; LIMA, 2003).

Para Janzen (1967) a floração na estação seca pode ser vista como uma estratégia para tornar as flores mais aparentes para os polinizadores, devido às interações entre estes organismos serem definidas pela abundância ou escassez na oferta de recursos florais (MARTINS, 1994). A forte sazonalidade e a vida solitária, observada nas espécies de abelhas que predominam em áreas mais secas (ZANELLA, 2000), favorecem especializações nas relações entre flores e abelhas (WESTERKAMP, 1987). Provavelmente, a precipitação determina a co-fenologia entre flores e abelhas no mesmo período do ano. Da mesma forma, a força da co-fenologia entre espécies de plantas contribui para atrair polinizadores (ELZINGA *et al.*, 2007). Contudo, a ocorrência de diferentes espécies de plantas florescendo no mesmo período pode também ocasionar competição pelos “serviços” de polinização (ELZINGA *et al.*, 2007). Para solucionar os possíveis conflitos por polinizadores, as plantas podem florescer

diariamente ou sazonalmente, parâmetro comumente observado em frequência de floração (OLLERTON; DAFNI, 2005). Sampaio (1995) ressalta que as variações diárias de temperatura na Caatinga podem ser de 5 ° C até 10 ° C e que a média de umidade relativa é de 50%. No entanto, as oscilações de umidade acompanham as de temperatura durante o dia, podendo apresentar grandes flutuações do início ao fim do dia (ex. 7:00 h - 79,4% e 15:00 h - 44,9%). Estas variações caracterizam as mudanças das condições climáticas durante o dia (Tageszeitenklima; TROLL, 1943).

É importante ressaltar que além de todos os fatores anteriormente mencionados, fenômenos de grande escala como El Niño e La Niña têm interferência direta nas condições meteorológicas (JACÓBSEN, 2002) que estão relacionadas com os padrões fenológicos.

O El Niño corresponde ao aquecimento e o subsequente resfriamento das águas do Oceano Pacífico. Geralmente apresenta duração de 12 a 18 meses, iniciando em meados de um ano, atingindo sua máxima intensidade durante os meses de novembro e dezembro e terminando na metade do ano seguinte (JACÓBSEN, 2002). Contrariamente, o fenômeno La Niña é o resfriamento anômalo das águas superficiais no Oceano Pacífico (JACÓBSEN, 2002). Em geral, o episódio começa a se desenvolver em meados de um ano, atinge sua intensidade máxima no final daquele ano e dissipa-se em meados do ano seguinte (JACÓBSEN, 2002, MARENGO; OLIVEIRA, 2009). Assim como o El Niño, o La Niña pode variar em intensidade (JACÓBSEN, 2002), demonstrando uma maior variabilidade da precipitação e temperatura.

As alterações de temperatura da superfície do Oceano Pacífico produzidas durante episódios El Niño e La Niña, são acompanhadas de alterações climáticas globais. Estas alterações provocam mudanças na circulação atmosférica e na precipitação pluvial em escala global e regional (GRIMM; TEDESCHI, 2009). Nestes eventos existem uma tendência a comportamentos opostos no caso de anomalias de chuvas mensais e sazonais, o que demonstra o forte componente de linearidade no impacto destes eventos sobre a precipitação (GRIMM; TEDESCHI, 2009).

O El Niño provoca diminuição na quantidade de chuvas no Nordeste, principalmente durante a estação chuvosa de fevereiro a maio (JACÓBSEN, 2002). Este fenômeno pode variar em intensidade (JACÓBSEN, 2002) e apresenta um padrão consistente (MARENGO; OLIVEIRA, 2009). Com relação aos principais efeitos do La Niña observados sobre o Brasil tem-se a chegada das frentes frias até a Região Nordeste e possibilidade de chuvas acima da média sobre a região semi-árida do Nordeste (JACÓBSEN, 2002).

Para o ano de estudo (agosto 2008 -setembro de 2009) o padrão de precipitação observado sobre o Brasil pelo NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration – U.S Department of Commerce) é consistente com um complexo La Niña. Desta forma, as observações foram realizadas durante um período com características do fenômeno La Niña, com valores de precipitação acima das médias normais para a região Nordeste (Figura 1). Além disso, de acordo com os dados pluviométricos da FUNCEME (Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos) observamos um mês de precipitação a mais do que comumente é registrado para a região no ano de 2009.

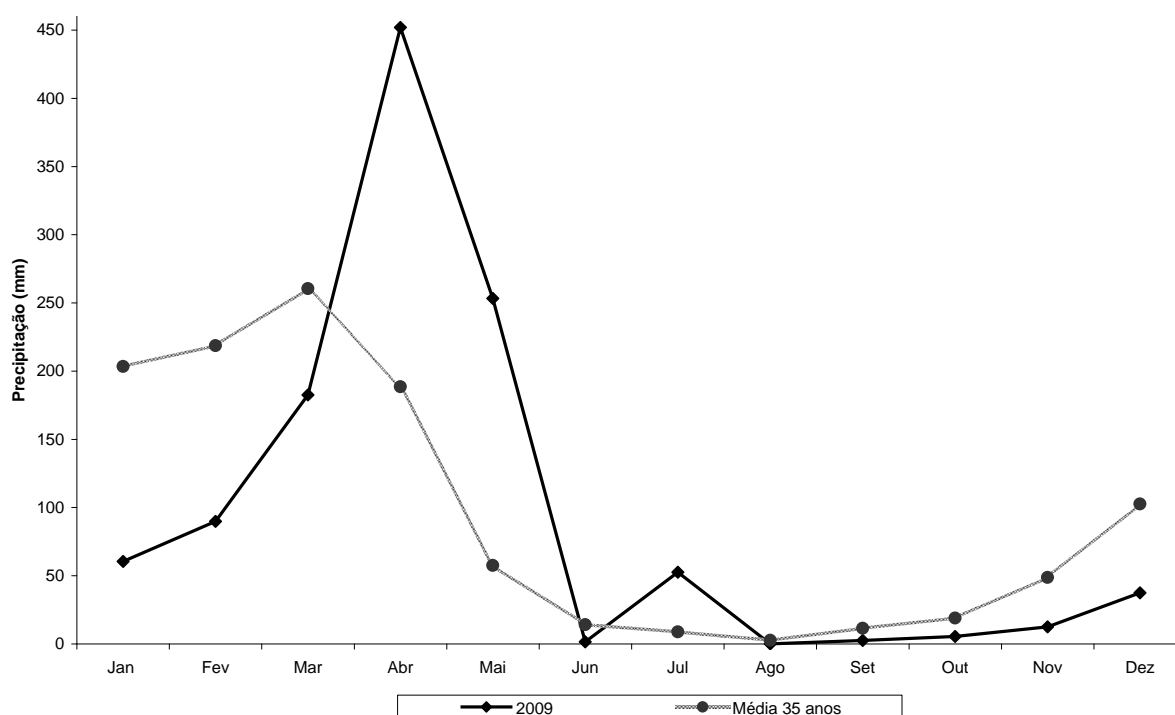


Figura 1 - Precipitação no ano de 2009, relacionada com a média mensal dos últimos trinta e cinco anos para o posto de Crato-CE (FUNCEME, 2010).

2.5 Estratégias de floração

Os mecanismos mais conhecidos da diversificação fenológica são a sazonalidade e a duração da produção floral (GENTRY, 1974). A extensão e intensidade da seca sazonal pode diferir com a localização geográfica dos trópicos secos (SING; KUSHWAHA, 2005). E a duração pode ser definida em vários níveis, como a flor individual, inflorescência, planta, população e espécies (PRIMACK, 1985). Em florestas tropicais encontra-se uma grande

diversidade nos padrões fenológicos e ampla variação inter-anual, particularmente no nível de indivíduo (SING; KUSHWAHA, 2005).

Distintos padrões de fenologia da floração são observados em espécies vegetais. Gentry (1974) observou em espécies de um mesmo gênero (Bignoniaceae, *Arrabidaea* da America Central) a produção de flores durante a estação seca, estação úmida, e nas transições seca-úmida e úmida-seca. As espécies por ele analisadas apresentaram flor durante diferentes estações do ano, com picos de floração nas diferentes estações.

As flores-de-pólen apresentam morfologia onde os órgãos reprodutores encontram-se parcialmente expostos, sem proteção. Em algumas espécies, como *Senna acuruensis* e *Senna multijuga*, existe uma proteção parcial das anteras feita pela morfologia curvada de uma das pétalas (WESTERKAMP, com. pess.). Flores com anteras expostas tornam-se então mais susceptíveis a fatores ambientais, como, por exemplo, a ação da água da chuva, que pode impedir a liberação dos grãos de pólen ou, até mesmo, danificá-los (SPRENGEL, 1793; KEARNS; INOUE, 1984; GOTTSBERGER; SILBERBAUER-GOTTSBERGER, 2006; MAO; HUANG, 2009). Como este tipo de flores necessita de condições secas para funcionar, uma floração durante a estação chuvosa prejudicaria o seu funcionamento.

Mudanças sazonais de precipitação em áreas tropicais podem modular a época de ocorrência da floração, mas as características da produção floral serão basicamente as mesmas, como os padrões na duração e quantidade de flores produzidas (Gentry, 1974). No entanto, devido à competição por polinizadores os padrões fenológicos podem ser diferenciados dentro de uma mesma família, como descrito por Gentry (1974) para Bignoniaceae. Este mesmo autor classificou os padrões de floração para as flores de néctar em certas categorias.

Plantas com o padrão cornucópia produzem um grande número de flores sobre um espaço de tempo de várias semanas atraindo uma ampla variedade de potenciais polinizadores (GENTRY, 1974). Segundo Endress (1994), as florações cornucópia acontecem fortemente ao longo de um período de três a oito semanas, onde as flores permanecem por apenas um dia.

Em estado “steady state” (contínuo), as plantas produzem poucas flores diariamente, que duram apenas um dia. Esta produção ocorre durante um período estendido de tempo (frequentemente mais de um mês; GENTRY, 1974; ENDRESS, 1994). Muitas espécies com este padrão dependem da polinização por “trapliners” de grandes abelhas, onde uma vez aprendida a localização de uma determinada planta em floração, a abelha irá visitá-la todos os dias como parte de uma seqüência padrão, geralmente percorrendo longas distâncias

(GENTRY, 1974). Considerando que os polinizadores só são atraídos depois de certa densidade de indivíduos ou flores abertas (ELZINGA *et al.*, 2007), exposições maciças de flores por um breve período podem atrair diversos polinizadores (BAWA; KANG; GRAYUM, 2003).

As curtas florações em “big bang” (grande explosão) ocorrem somente na estação seca (GENTRY, 1974). Estas florações encontram-se associadas com uma surpreendente sincronização precisa em diferentes plantas individuais, de modo que o período de floração de uma espécie pode ser apenas alguns dias por ano (GENTRY, 1974). Esta estratégia depende do comportamento oportunista dos potenciais polinizadores, que podem abandonar o seu forrageamento regular para aproveitar de uma notável e generosa, embora passageira, fonte de néctar (GENTRY, 1974).

Os padrões de floração podem também relacionar-se com o grau de decíduidade das plantas. Em árvores da floresta tropical úmida, a característica decídua não é comum, no entanto, em florestas secas esta característica é comumente encontrada. Em algumas espécies que florescem em massa o caráter decíduo associa-se à floração e aumenta a visibilidade das flores aos visitantes (ENDRESS, 1994).

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Áreas de estudo e espécies incluídas

As observações foram realizadas na região Sul do Ceará, na microrregião do Cariri, em áreas localizadas na Zona de Pediplano.

As espécies e suas localizações foram definidas através de observações prévias. No estudo foram avaliadas as espécies de flores-de-pólen mencionadas na tabela 1. Esta tabela também traz as áreas selecionadas para cada uma das espécies. As plantas selecionadas para as observações foram localizadas através de sistema GPS (Garmin eTrex H; Tabela 1).

Foram escolhidas plantas da Caatinga (através de QUEIROZ; CONCEIÇÃO; GIULIETTI, 2006) de diferentes famílias e hábitos para comparar suas estratégias de floração. Na Caatinga, *Senna* e *Chamaecrista* são dois gêneros que representam uma grande parcela do número de espécies (QUEIROZ, 2006). Estes gêneros estão incluídos nas Cassiinae que apresentam como característica frequente flores apenas de pólen.

De acordo com a diversidade das Cassiinae (*Cassia*, *Senna*, *Chamaecrista* - Caesalpiniaceae) na região do Cariri, selecionamos espécies pertencentes a três dos oito cladogramas (I - VIII) identificados recentemente por Marazzi (2007) em *Senna*, e também uma espécie de *Chamaecrista*.

Senna spectabilis (DC.) H.S. Irwin & Barneby (clado III, Caesalpiniaceae; Figura 1A) é uma espécie que ocorre desde o México até a Argentina (IRWIN; BARNEBY, 1982). Conhecida popularmente como canafístula, é uma leguminosa arbórea decídua de 5-7 m de altura. Para esta espécie foram selecionados três locais de observações. Em Gisélia Pinheiro e Pinto Madeira quatro indivíduos foram marcados em cada um, enquanto em Bela Vista dois foram escolhidos para análise.

Senna acuruensis (Benth.) H.S. Irwin & Barneby (clado VI, Caesalpiniaceae; Figura 1B) é uma espécie de leguminosa arbustiva arborescente de 2-5 m de altura; pecíolos e eixos de inflorescências cobertas de pêlos glandulares que os deixam grudentos (IRWIN; BARNEBY, 1982). Os indivíduos foram marcados em duas áreas distintas: Muriti e Bela Vista, ambas com cinco exemplares.

Senna siamea (Lam.) H.S. Irwin & Barneby (clado I, Caesalpiniaceae; Figura 1D) é uma leguminosa perene, originária da Tailândia e amplamente cultivada como ornamental

nas regiões tropicais da América (IRWIN; BARNEBY, 1982). São árvores de pequeno a médio porte, que podem crescer de 4-7 m até 15-20 m de altura, com tronco curto, baixa ramificação e copa alta. As observações desta espécie foram realizadas em apenas uma área na Vila São Bento, onde todos os indivíduos para registro foram marcados.

Chamaecrista curvifolia (Vogel) Afr. Fern. & E. Nunes (Caesalpinaceae; Figura 1C) é um subarbusto distribuído pelo Norte e Nordeste do Brasil que pode chegar a até 1,5 m de altura. Observações foram realizadas em dois locais: Bela Vista e Lagoa Encantada, ambas com cinco exemplares. A forma abreviada usada nesta espécie foi *Ch. curvifolia* para diferenciar de *Cochlospermum*.

Cochlospermum vitifolium (Willd.) Spreng. (Bixaceae; Figura 1E), conhecida popularmente como pacoté, é uma árvore decídua que cresce de 7 m a 12 m de altura. Esta é uma espécie pioneira de crescimento rápido, que toma conta ligeiramente de ambientes perturbados e com muita insolação. Mesmo assim, esta árvore pode crescer bastante no seu ecossistema florestal nativo, onde muitas vezes atinge a camada do dossel da vegetação (CIRNARU, 2010). Em *C. vitifolium* as observações foram realizadas em duas localidades distintas: Muriti e Bela Vista, cada uma com cinco indivíduos.

Solanum paniculatum L. (Solanaceae; Figura 1F), vulgarmente conhecido como jurubeba, é uma espécie que ocorre em toda América Tropical. Suas plantas são perenes, arbustivas, atingindo até 2 m de altura. Esta espécie é considerada uma planta com capacidade de colonizar rapidamente ambientes abertos, ocupando assim os mais variados tipos de solo (FORNI-MARTINS; MARQUES; LEMES, 1998). Para as observações desta espécie foi considerada apenas a área no Gisélia Pinheiro, onde todos os indivíduos para registro foram marcados. A forma abreviada usada nesta espécie foi *So. paniculatum* para diferenciar de *Senna*.

Tabela 1: Lista das espécies estudadas, as suas localizações, com as alturas acima do nível do mar e os números de incorporação ao acervo do Herbário EAC (Prisco Bezerra) da UFC.

Espécie	Família	Local	Coordenadas	Altura (m)	Número de Herbário	Número de Coletor (Sousa,J.R.)
<i>Senna spectabilis</i>	Caesalpinaceae	Pinto Madeira	S 7° 14' 16,6" W 39° 24' 25,9"	448	44845	79
		Gisélia Pinheiro	S 7° 13' 22,6" W 39° 25' 16,2"	425		
		Bela Vista	S 7° 10' 19,7" W 39° 23' 29,9"	430		
<i>Senna acuruensis</i>	Caesalpinaceae	Lagoa Encantada	S 7° 11' 54,8" W 39° 23' 8,9"	423	44163	69
		Muriti	S 7° 13' 48,3" W 39° 22' 11,4"	434		
<i>Senna siamea</i>	Caesalpinaceae	Vila São Bento	S 7° 12' 16" W 39° 23' 19,7"	407	45874	82
<i>Chamaecrista curvifolia</i>	Caesalpinaceae	Lagoa Encantada	S 7° 11' 54,8" W 39° 23' 8,9"	423	44166	66
		Bela Vista	S 7° 10' 19,7" W 39° 23' 29,9"	430		
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	Bixaceae	Lagoa Encantada	S 7° 11' 54,8" W 39° 23' 8,9"	423	44159	73
		Muriti	S 7° 13' 48,3" W 39° 22' 11,4"	434		
<i>Solanum paniculatum</i>	Solanaceae	Gisélia Pinheiro	S 7° 13' 06" W 39° 25' 36,8"	441	44168	78

3.2 Fenologia de floração e visitantes

Foram realizadas viagens quinzenais ao campo para acompanhar a antese das flores-de-pólen. A identificação das espécies foi feita com a literatura especializada (p. ex., IRWIN; BARNEBY, 1982, LEWIS, 1987, FERNANDES; NUNES, 2005), através de comparações com espécimes do acervo do Herbário EAC (Prisco Bezerra) da UFC e por consulta a especialistas.

Para cada espécie selecionada previamente para o estudo marcamos dez indivíduos com placas de alumínio numeradas. Em cada placa foi impresso o número atribuído à espécie e o número do indivíduo dentro da mesma. Durante as visitas de campo foi registrada a intensidade de floração. Além disso, foram feitas anotações referentes à visão geral dos indivíduos não marcados de todas as espécies analisadas.

A intensidade da floração foi estimada individualmente através de uma escala semi-quantitativa de cinco categorias (0 – 4), com intervalos de 25% entre elas (FOURNIER, 1974).

O grau de sincronia foi calculado posteriormente à coleta dos dados. Para estimar a sincronia foi utilizado o índice de atividade. Este índice é a porcentagem que indica a proporção de indivíduos em floração por espécie. A classificação adotada para a sincronia foi a de Bencke e Morellato (2002), segundo a qual o evento é considerado assincrônico quando a proporção de indivíduos é menor que 20%, pouco sincrônica quando é de 20% a 60% e altamente sincrônico quando é maior que 60%.

Observou-se também a presença ou ausência de abelhas coletoras, e se estas estavam realizando a vibração. A produção ou não de frutos também foi registrada, mas sem quantificar.

O material botânico foi coletado e herborizado de acordo com as técnicas usuais (MORI *et al.*, 1989); e incorporado ao acervo do Herbário EAC (Prisco Bezerra) da UFC (Número de Herbário na Tabela 1) .

3.3 Condições ambientais

Durante as viagens de campo foram medidas a temperatura e a umidade relativa do ar perto das flores com um termo-higrômetro eletrônico (Instruterm, HT-260). Estes dados foram ligados à presença ou ausência de abelhas coletoras.

Os dados pluviométricos durante o período de estudo foram obtidos através do monitoramento da Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos (FUNCEME, 2008, 2009) para o posto de Crato. Os índices pluviométricos podem ser muito variáveis entre os anos (Figura 2). No entanto, a região apresenta chuvas localizadas, indicando que os dados de precipitação obtidos neste posto podem não ser os mesmos para todas as áreas analisadas. Os dados pluviométricos foram observados diariamente para analisar se ocorre uma dependência entre chuvas isoladas e antese. As coletas foram realizadas durante os dias onde as viagens de campo foram possíveis. No Nordeste brasileiro são comuns períodos de estiagem ocorrendo durante os períodos chuvosos, estes intervalos com dias de muito sol e calor são denominados de veranicos (diminutivo de verão).

De acordo com os índices diários (FUNCEME), a área de estudo apresenta grande irregularidade pluviométrica, chegando a ter intervalos de sete a nove dias entre as chuvas. No período de observação também são bastante altas as variações de temperatura (oscilando em até 11 ° C) e umidade durante o dia.

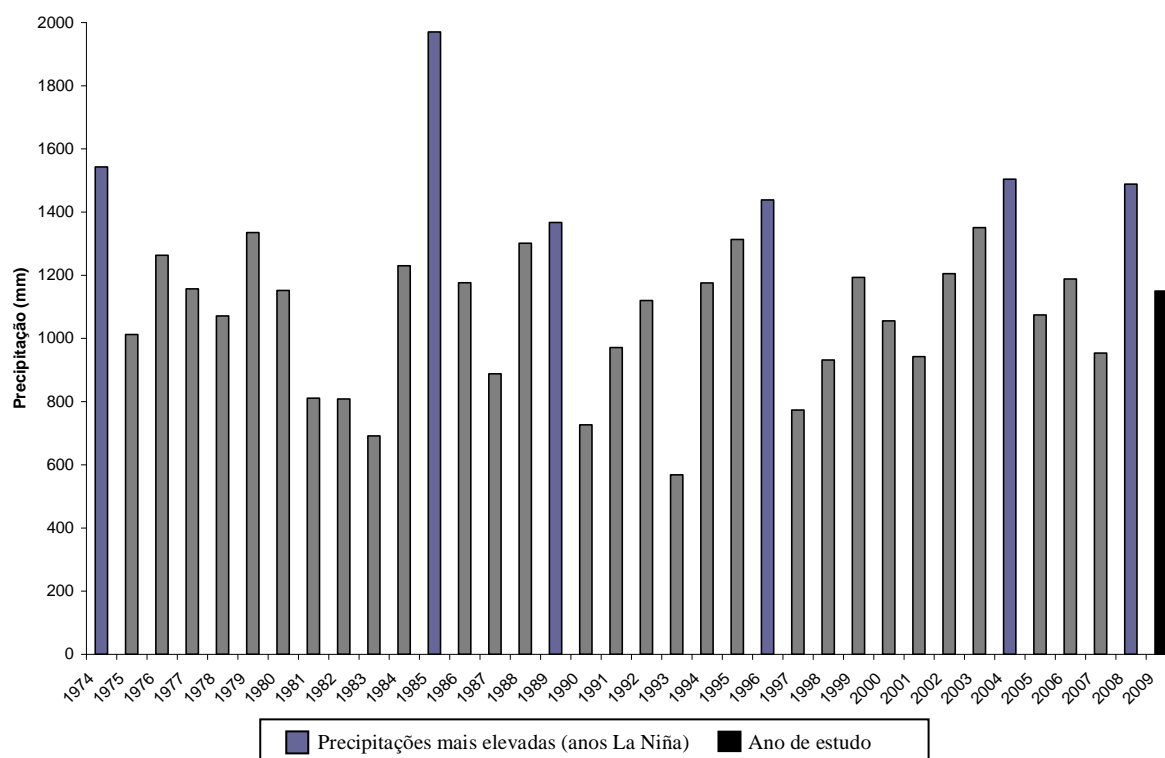


Figura 2 - Precipitação anual nos últimos trinta e seis anos para o posto de Crato-CE (FUNCEME, 2010).

3.4 Análise estatística

Para investigar se existe uma relação entre fatores climáticos (precipitação e temperatura) e floração foi utilizada a análise de correlação de Spearman (Spearman's rank; SIEGEL, 1975, ZAR, 1984, SANTOS; TAKAKI, 2005). Os cálculos foram realizados com auxílio do Programa BioEstat 5.0.

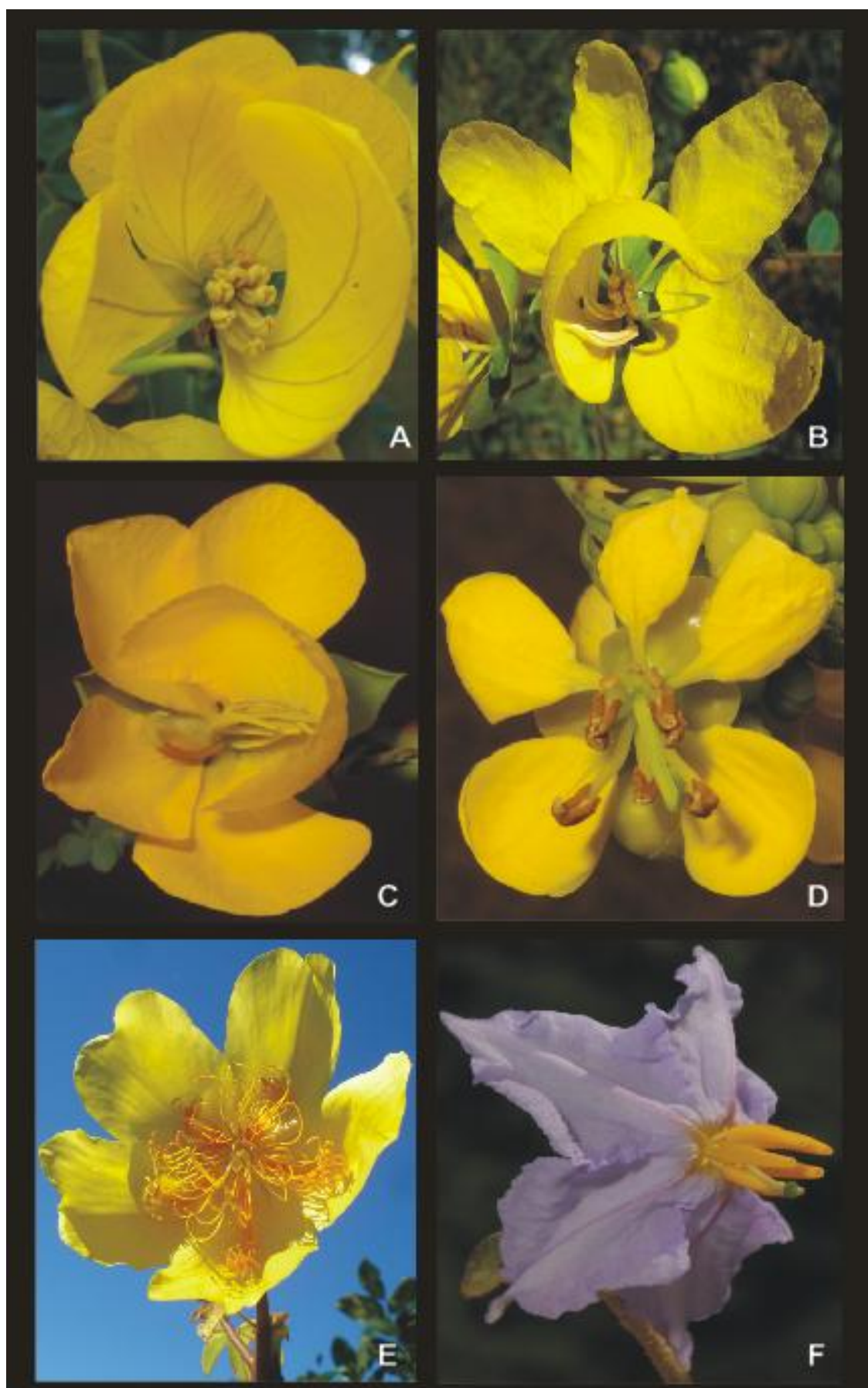


Figura 3 - Espécies estudadas. A - *Senna spectabilis*; B - *Senna acuruensis*; C - *Chamaecrista curvifolia*; D - *Senna siamea*; E - *Cochlospermum vitifolium*; F - *Solanum paniculatum*.

4 RESULTADOS

4.1 *Senna spectabilis*

As flores (Figura 3A) enantiostílicas, de cor amarelo-gema, possuem três pétalas superiores iguais que se sobrepõem parcialmente, formando assim um estandarte comum. Possuem uma pétala inferior cuculada extremamente assimétrica, e a outra pétala inferior é em forma de colher, acompanhando o pistilo.

A floração em *S. spectabilis* é iniciada após as primeiras precipitações no início da estação chuvosa (Figura 4). Na segunda semana de janeiro foi observada uma produção pouco intensa ($F = 2$) de flores em pequena parcela dos indivíduos (30%), mesmo com a baixa precipitação observada nos dias anteriores (máx.: 11mm). Na semana após a primeira precipitação elevada (25,6mm) ocorre um grande aumento no número de inflorescências dentro da espécie. Os indivíduos que começaram a produzir flores antes desse evento intensificam a produção, enquanto outros começam a produzir aos poucos. Os dois exemplares observados na localidade de Bela Vista apresentam atividade floral basicamente durante o mesmo período, no entanto, com níveis de intensidade diferentes. Nos outros dois locais, a variação entre intensidade produtiva de flores e o período de floração torna-se mais evidente entre os indivíduos, mas ainda com sobreposição de picos entre aqueles que se encontram na mesma área (Figura 4). De forma geral, o pico produtivo para essa espécie ocorre durante os meses com maiores índices de precipitação (fevereiro a abril). Em 2010, duas a três semanas depois das primeiras chuvas também era possível observar alguns indivíduos (30%) em plena floração.

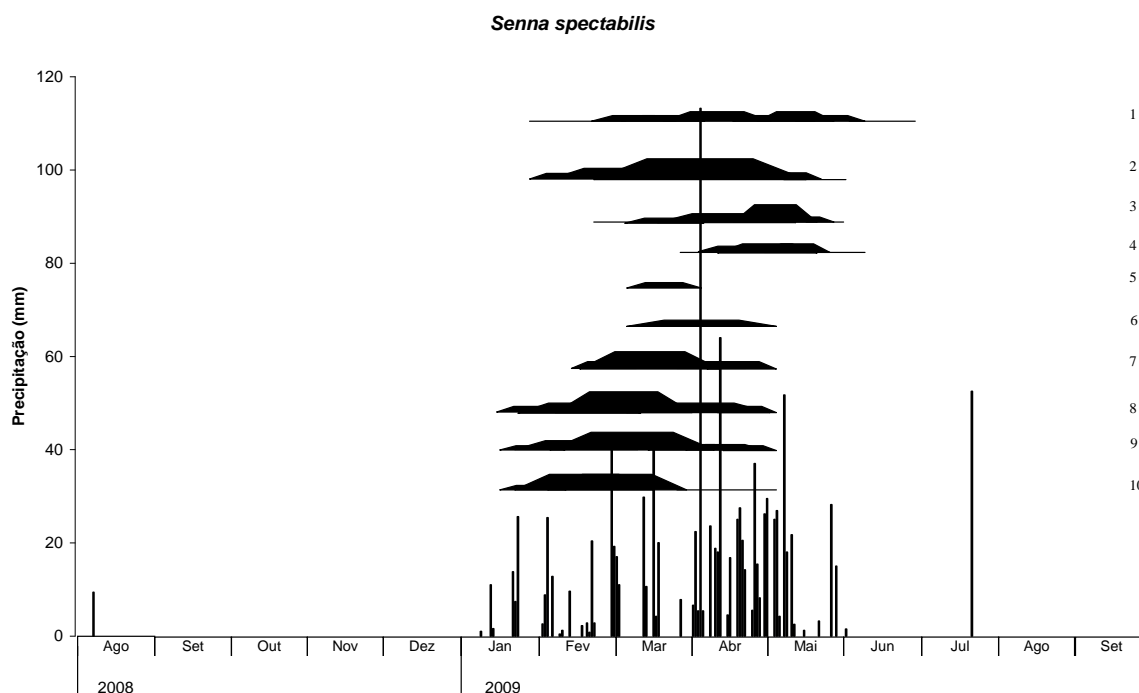


Figura 4 - Floração de *Senna spectabilis* em relação aos índices pluviométricos diários (1-4: Gisélia Pinheiro; 5-8: Pinto Madeira; 9-10: Bela Vista).

Senna spectabilis apresentou duração da produção floral constante em 80% dos indivíduos (Tabela 2), sendo que para os outros podem apresentar um período mais curto (8 semanas) ou mais longo (20 semanas).

A intensidade individual de flores produzidas aumenta gradativamente, com maior produção de flores dentro do período com índices pluviométricos entre 40mm e 120mm. É possível observar que com a ocorrência das chuvas observadas em abril ocorre um aumento na produção floral de alguns indivíduos (20%) logo na semana seguinte. Estes indivíduos também tiveram sua produção de flores iniciada mais tardiamente em relação aos demais. De maneira geral, à medida que o índice pluviométrico decai, a intensidade produtiva diminui até cessar totalmente. A floração acaba com o fim das chuvas.

Senna spectabilis apresentou pico de floração apenas durante a estação chuvosa (Figura 2), durante intervalos com características mais secas. Com isso, foi possível observar muitas abelhas visitando e vibrando as flores desta espécie. A maior atividade de abelhas foi vista durante a intensa floração, em períodos com umidade do ar inferiores a 60% e temperaturas acima de 29°C (Tabela 3). Estes intervalos com características de clima seco foram observados pela manhã (a partir das 7:00 h) e também durante a tarde (entre 14:00 h e

17:00 h) . Após dias chuvosos não observamos a produção de frutos pelas flores que estavam expostas à chuva, posteriormente, quando os dias tornam-se secos, as visitas são retomadas ocorrendo formação de frutos das flores em antese nesse período. De modo geral, a produção de frutos também foi observada na estação chuvosa e estende-se até o início da estação seca (Tabela 4).

4.2 *Senna acuruensis*

As flores (Figura 3B) enantiostílicas de cor amarelo-limão possuem três pétalas vexilares com unhas bem desenvolvidas e são levemente viradas para o lado feminino da flor. A pétala cuculada, quase sem unha, é fortemente encurvada, formando uma espécie de teto sobre o centro da flor. A outra pétala inferior possui unha e lâmina bem desenvolvidas e a posição mediana serve como área de pouso para polinizadores.

Senna acuruensis (Figura 5) iniciou sua produção de flores no final de março (terceiro mês chuvoso). Esta espécie apresenta uma pequena intensidade na produção floral ($F = 1$) durante o início de abril, período onde ocorrem os maiores índices de precipitação. Posteriormente, tal produção é intensificada com a diminuição das chuvas e o pico de floração é atingido após a estação chuvosa. As últimas chuvas provavelmente não mostram uma interferência direta na quantidade de flores de nenhum dos indivíduos (Figura 5).

Durante o início da estação seca, esta espécie atinge seu máximo tanto em número de indivíduos como em intensidade individual de floração, apresentando assim seu pico produtivo neste período. Entre os indivíduos é possível observar uma leve variação no período e intensidade da atividade floral, que não aparenta relação com a localização. Pois a variação mais significativa observada ocorre dentro de uma mesma área (Bela Vista).

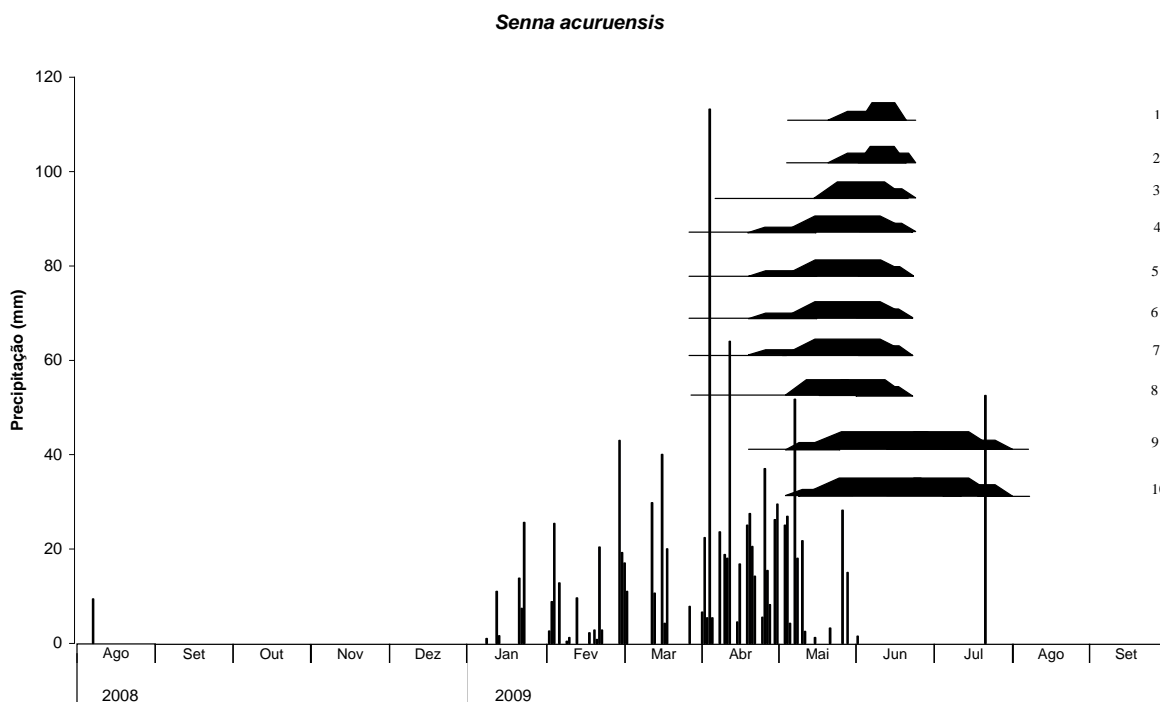


Figura 5 - Floração de *Senna acuruensis* em relação aos índices pluviométricos diários (1-5: Muriti; 6-10: Bela Vista).

A floração inicia-se praticamente ao mesmo tempo nos indivíduos desta espécie, e cessa de forma gradativa praticamente ao mesmo tempo para todos os exemplares, exceto para alguns que iniciaram essa fase mais tardiamente. Para 70% dos indivíduos, a elevada produção de flores ($F = 4$) foi observada por cinco semanas durante o início da estação seca.

Observações aleatórias nesta fase mostraram abelhas coletando pólen no fim da tarde e em períodos com umidade do ar favoráveis ($< 60\%$) (Tabela 3). As visitas são mais frequentes no período de maior produtividade floral. Nesta espécie é observada uma produção de frutos que condiz com o total de flores (Tabela 4).

4.3 *Senna siamea*

Todas as cinco pétalas da flor enantiofítica de *S. siamea* (Figura 3D) possuem uma unha curta e são iguais, dando a flor uma aparência radial, deixando as anteras expostas.

A exótica *S. siamea* (originária do Sul Asiático) permaneceu em floração durante todo o período de observação, com vários picos durante as duas estações (seca e chuvosa;

Figura 4). Apesar de todos os exemplares observados encontrarem-se em um mesmo local, é observada uma grande variação produtiva entre eles, principalmente na intensidade de flores.

Os indivíduos desta espécie apresentaram uma distribuição da produção de flores por longos períodos (Figura 6), mudando o grau de intensidade no tempo. A produção máxima de flores foi observada em 70% dos exemplares e concentrada em até nove semanas. Exceto para um deles que apresentou poucas flores ($F = 2$) por apenas quatro semanas do estudo. O pico de floração ocorreu pelo menos em dois dos indivíduos em períodos semelhantes (Figura 4).

No início da estação seca de 2009 foi observada uma grande intensidade na produção de flores ($F = 2$ e $F = 3$) em 80% dos exemplares. A maior intensidade de floração ($F = 4$) acontece por um período mais extenso durante a estação seca. As muitas oscilações tanto na intensidade como em número de indivíduos com flores afetou o grau de sincronia da floração (Figura 6).

Nesta espécie só observamos *Trigona spinipes* como visitante (Figura 3), e apesar deste inseto danificar as anteras nas flores que visita, observou-se uma produção de frutos correspondente com a alta produção de flores por inflorescência (Tabela 4).

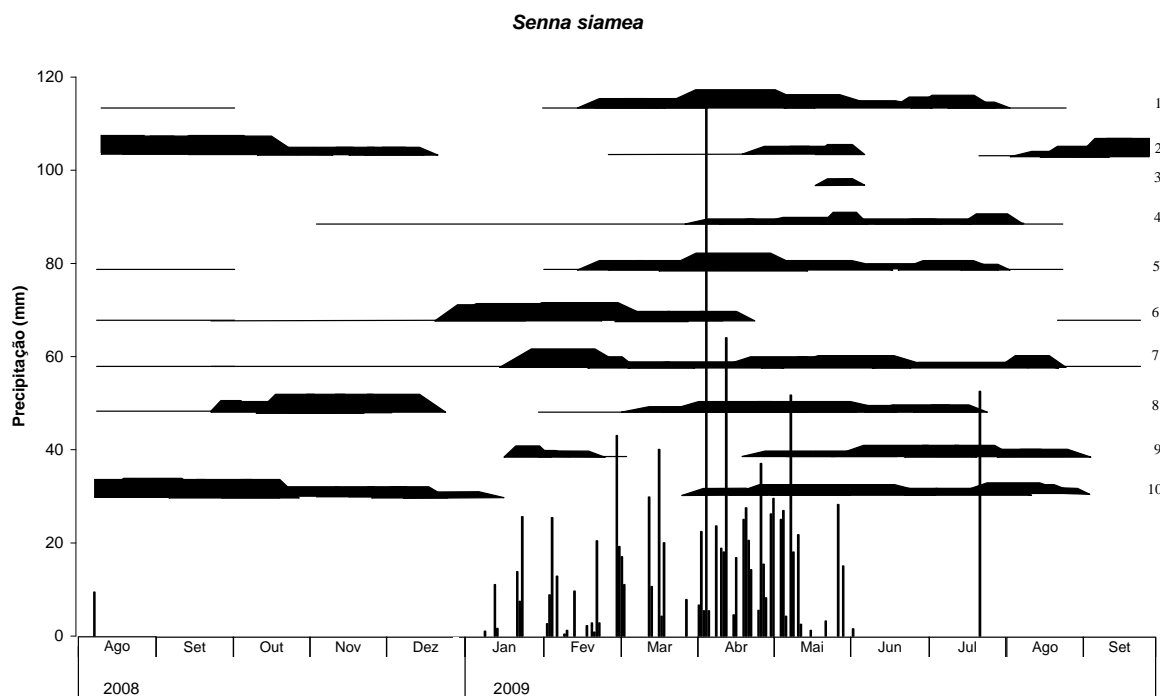


Figura 6 - Floração de *Senna siamea* em relação aos índices pluviométricos diários (1-10: Vila São Bento).

4.4 *Chamaecrista curvifolia*

Nas flores enantiostílicas de *Ch. curvifolia* (Figura 3C) as três pétalas superiores são de tamanho igual e levemente viradas para o lado feminino da flor. A pétala cuculada é encurvada para ambos os flancos, alcançando uma forma semicircular lateralmente e no ápice. A outra pétala inferior assume a linha mediana.

Chamaecrista curvifolia apresentou floração durante a estação seca (Figura 7). Para 70% dos exemplares foi observada uma baixa intensidade ($F = 1$ e $F = 2$) no período de agosto a dezembro de 2008. Em um dos indivíduos marcados e para cerca de 40% da população, a produção floral se estendeu também em baixa intensidade ($F = 1$) até o início do período chuvoso do ano seguinte.

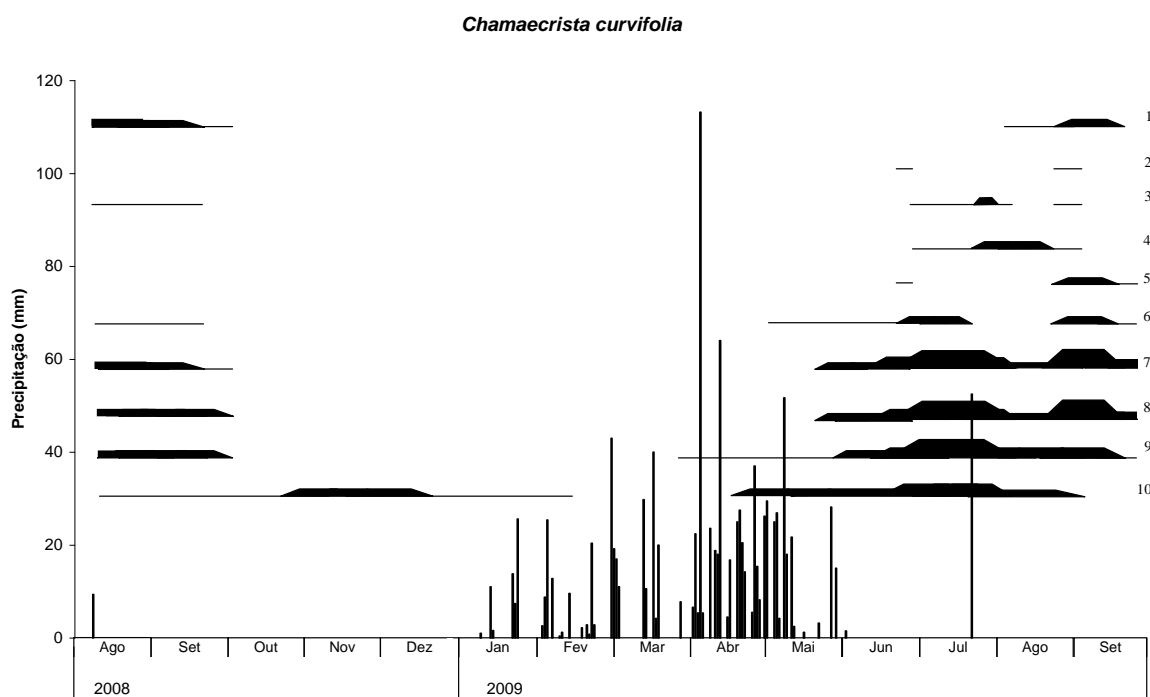


Figura 7 - Floração de *Chamaecrista curvifolia* em relação aos índices pluviométricos diários (1-5: Bela Vista; 6-10: Lagoa Encantada).

Alguns dos exemplares (20%) tiveram sua produção floral iniciada em meio ao período de chuvas, mas apresentaram intensidade e duração de floração maiores no período seco. Estes se encontravam na mesma área de Lagoa Encantada. Foi possível observar, também, que, durante o período seco, alguns indivíduos (20% dos marcados) apresentaram dois picos de floração ($F = 4$). Após uma precipitação elevada (52,5mm), o primeiro pico

decai, posteriormente após quatro semanas sem nenhuma chuva observamos uma nova elevação na intensidade da produção de flores, levando ao segundo pico produtivo.

Os indivíduos da área de Bela Vista só apresentaram flores durante a estação seca. Em Bela Vista, os exemplares apresentaram baixa produção de flores ($F = 1$ e $F = 2$) por curtos períodos (duas a quatro semanas) e depois cessavam a produção, reiniciando após certo período (variável entre eles). A intensificação da floração aconteceu após cerca de três a quatro semanas depois de fortes chuvas.

Entre as áreas de Lagoa Encantada e Bela Vista (distantes três quilômetros uma da outra) foram observadas diferenças bastante significativas. Na Lagoa Encantada, a duração da floração entre os indivíduos variou de quatro a seis meses, enquanto na Bela Vista a duração foi de duas a sete semanas (Tabela 2). A intensidade também variou muito entre eles para cada período em ambas as áreas e estas variações foram mais perceptíveis em Lagoa Encantada. De maneira geral, considerando a comunidade como um todo, *Ch. curvifolia* apresentou dois picos de floração ($F = 4$) dentro da estação seca, durante períodos sem precipitação.

Em *Ch. curvifolia* a floração inicia-se de forma assincrônica, mas se torna sincrônica na Lagoa Encantada, durante o início da estação seca. Enquanto em Bela Vista ela continua assincrônica. De certa forma, esta espécie indicou uma relação positiva com a seca (Tabela 2).

Durante o período de estudo esta espécie apresentou indivíduos, em ambas as áreas, que mesmo em meio aos outros em plena atividade, por razões conhecidas (maturidade), não produziram flores.

O número de visitantes foi maior em Lagoa Encantada, provavelmente devido a maior produtividade de flores, e também pela sincronia da produção. Observações de abelhas vibradoras (Tabela 3) nesta espécie só foram possíveis das 7:00 h a 9:00 h, pois encontramos uma grande quantidade de *Trigona spinipes* visitando e danificando, por completo, as anteras destas flores logo pela manhã (até as 10:00 h). Como resultado, observamos que a produção de frutos por indivíduo não condizia com a intensa produção floral. A produção de frutos ocorre junto com a floração na estação seca (Tabela 4). No mês de maio foi possível observar frutos nos exemplares que iniciaram a floração primeiro, e à medida que foram produzidas mais flores, novos frutos também eram produzidos, em consequência das visitas efetuadas no início das manhãs.

4.5 *Cochlospermum vitifolium*

As flores amarelo-gema de *C. vitifolium* (Figura 3E) possuem pétalas livres e iguais, distalmente incisos e dão uma aparência radial.

Em *C. vitifolium*, a floração teve início no final da estação chuvosa, ainda durante período com altos índices de precipitação (Figura 8). No entanto, é intensificada gradativamente, à medida que as chuvas cessam, atingindo seu pico após sete semanas sem precipitação. Seu pico produtivo durante o período seco é afetado pela chuva (52,3mm) esporádica do início desse período. Duas semanas após esta precipitação é possível observar a intensificação produtiva em 50% dos exemplares. Desta forma, a floração nesta espécie relacionou-se de maneira positiva com a seca.

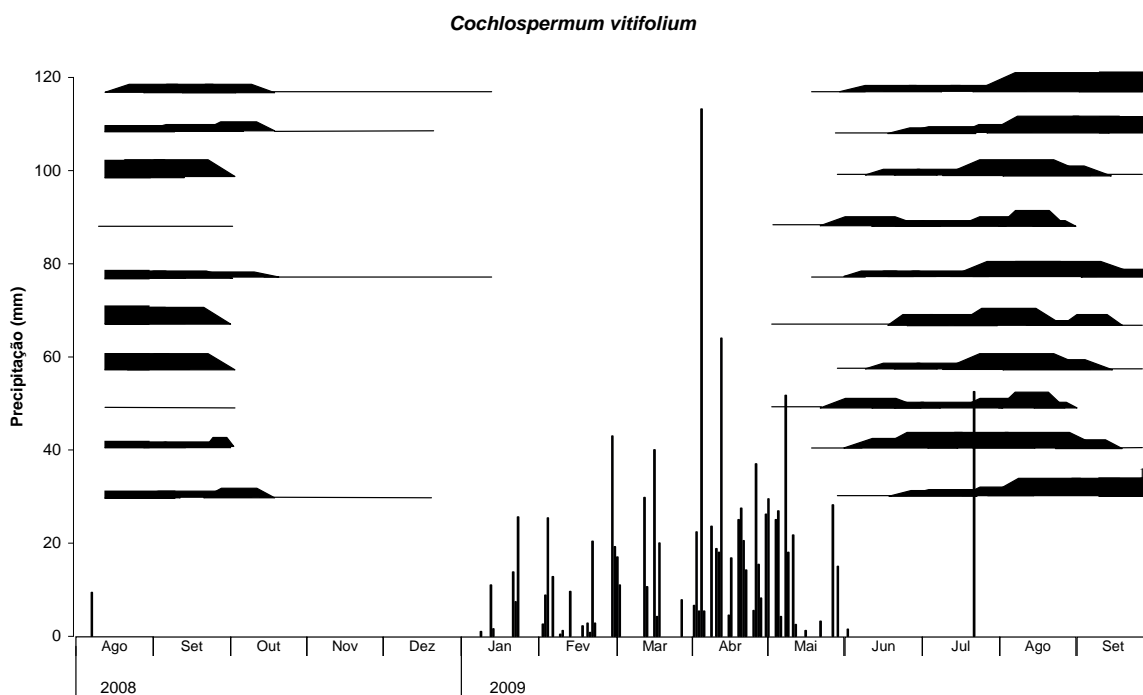


Figura 8 - Floração de *Cochlospermum vitifolium* em relação aos índices pluviométricos diários (1-5: Muriti; 6-10: Lagoa Encantada).

Em *C. vitifolium*, o fim da floração também aconteceu de forma gradativa e sincronizada. As variações observadas na intensidade e período de floração entre os indivíduos desta espécie não mostraram diferenças de padrões entre as duas áreas analisadas (Muriti e Lagoa Encantada).

A produção individual de flores é grande e cada flor dura poucos dias. Nestas flores foi possível observar atividade de algumas abelhas (Tabela 3), que ocorreu distribuída durante todo o dia. De maneira geral, as visitas ocorreram durante períodos com condições de umidade relativa do ar inferiores a 72% e temperaturas acima de 24°C. Com isto, nas flores onde visualizamos abelhas vibradoras foram produzidos frutos (Tabela 4).

Esta espécie é caracterizada pela perda das folhas durante o período de floração. Porém, dois indivíduos permaneceram com folhas verdes durante todo o seu período produtivo em ambos os anos. Apenas as folhas próximas às flores tinham as extremidades amareladas ou avermelhadas. Estes exemplares encontravam-se na mesma área (Muriti).

4.6 *Solanum paniculatum*

A flor pentâmera de *So. paniculatum* (Figura 3F) tem a corola simpétala e radialmente simétrica, de um leve azul com as nervuras medianas destacadas em vermelho. Os estames, inclusive os filetes, são de cor amarelo-gema e são coniventes ou ligeiramente afastados.

Foram observados quatro períodos de floração, um na estação chuvosa e três na estação seca (Figura 9). As floradas durante o período seco são mais prolongadas e com quantidades maiores de flores, geralmente tendo início cerca de oito a onze dias após uma precipitação elevada. A irregularidade pluviométrica provoca os chamados “veranicos”, que são os intervalos de dias (sete a nove) sem precipitação dentro da estação chuvosa. A produção de flores inicia-se ainda na estação chuvosa, no entanto, naquelas semanas sem nenhum registro de chuva.

Em 70% dos indivíduos ocorre um aumento na produção de flores quando a intensidade de precipitação diminui dentro da estação chuvosa, desta forma, algumas plantas (30%) apresentam um curto pico ainda durante esta estação. Quando acontece o aumento dos índices pluviométricos observa-se uma suspensão da produção de flores, que só é reiniciada com a diminuição das chuvas. Novamente a floração aumenta de forma gradativa sincrônica até atingir seu pico, cerca de duas semanas após a última precipitação. Este pico dura em torno de duas semanas, terminando de forma abrupta. Um novo período de floração tem início cinco ou seis semanas depois e uma semana após uma elevada precipitação (52,3mm), sendo que o seu pico só ocorre quatro semanas depois, mas geralmente o principal período produtivo é longo (Tabela 2).

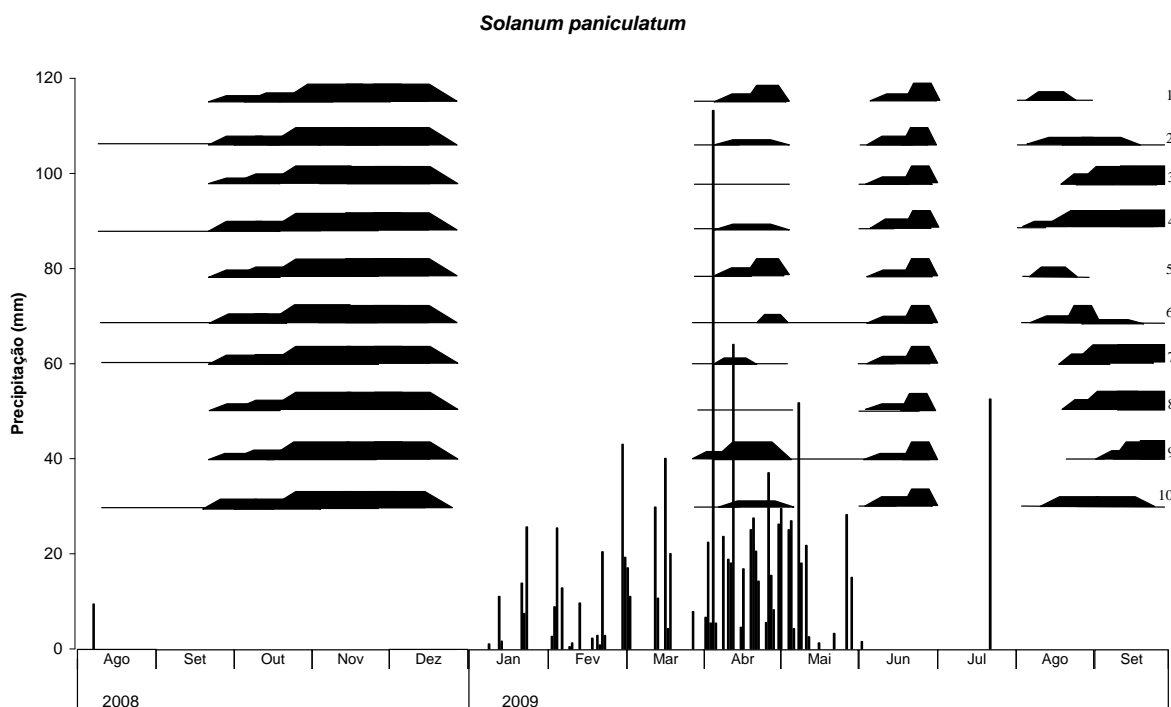


Figura 9 - Floração de *Solanum paniculatum* em relação aos índices pluviométricos diários (1-10: Gisélia Pinheiro).

Esta espécie também apresentou indivíduos que mesmo em meio aos outros em plena atividade não produziram flores.

Foi observado apenas um tipo visitante em *So. paniculatum* (Tabela 3), mesmo com a grande produção de flores e com a alta sincronia desta espécie. Visualmente a produção de frutos (Tabela 4) foi reduzida em comparação à grande produção floral.

4.7 Flores-de-polén

Senna acuruensis, *Cochlospermum vitifolium* e *Chamaecrista curvifolia* apresentaram pico de floração apenas na estação seca, enquanto *Senna spectabilis* unicamente no período chuvoso. *Solanum paniculatum* apresenta uma pequena floração na estação chuvosa, no entanto, seu pico é observado na estação seca. A exótica *Senna siamea* apresentou pico em ambas as estações (Figura 10). Com isso, percebemos que a maioria das espécies de flores-de-pólen analisadas na Região do Cariri cearense florescem durante a estação seca, com uma sincronia elevada e geralmente durante longos períodos (Tabela 2).

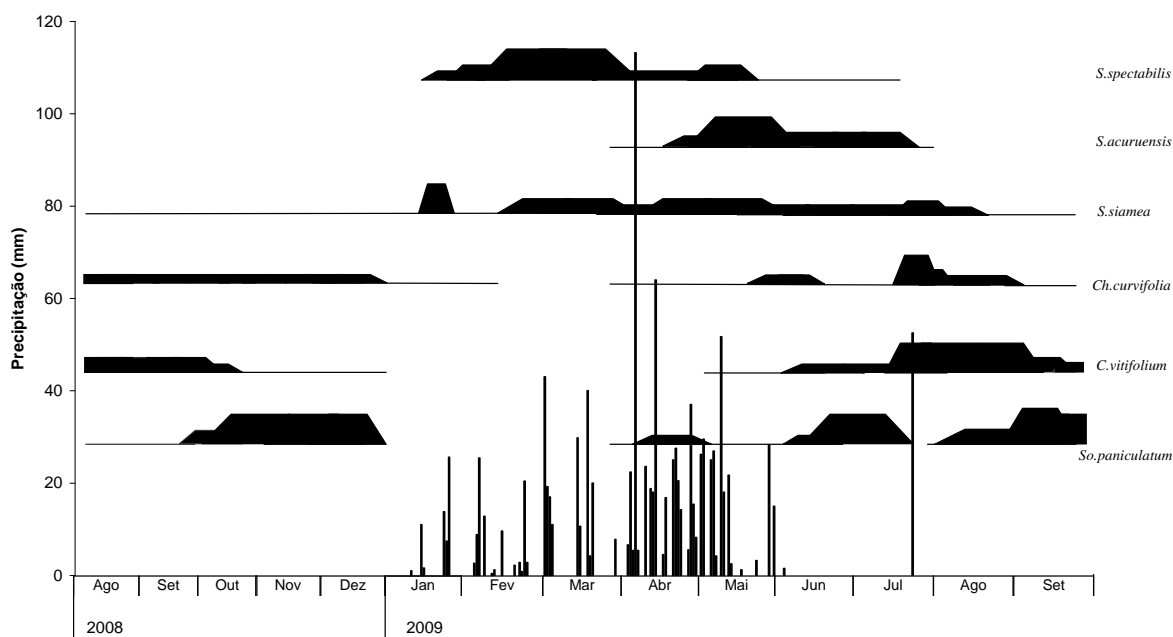


Figura 10 - Período e intensidade de floração das espécies estudadas em relação aos índices pluviométricos diários.

Tabela 2: Síntese dos dados gerais de floração observados nas espécies estudadas, a Sincronia de produção com seus índices de atividade, as correlações com os dados pluviométricos e a duração em semanas.

Espécie	Sincronia (índice de atividade)	Correlação com precipitação (Spearman r_s)	Duração (Média em semanas)
<i>Senna spectabilis</i>	Alta (> 60%)	Positiva ($r_s = 0,79$; $p = 0,05$)	12 a 20
<i>Senna acuruensis</i>	Alta (> 80%)	Sem correlação ($r_s = 0,17$; $p = 99$)	12 a 16
<i>Senna siamea</i>	Baixa (< 50%)	Positiva ($r_s = 0,57$; $p = 0,5$)	12 a 56
<i>Chamaecrista curvifolia</i>	Baixa (< 50%)	Negativa ($r_s = 0,66$; $p = 0,05$)	2 a 24
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	Alta (> 80%)	Negativa ($r_s = 0,73$; $p = 0,05$)	16 a 20
<i>Solanum paniculatum</i>	Alta (> 60%)	Negativa ($r_s = 0,41$; $p = 2,5$)	6 a 28

Observamos visitantes florais nestas flores apenas durante períodos secos, com condições de baixa umidade relativa do ar, mesmo nas espécies com floração no período chuvoso. Nestes momentos, as condições necessárias para a realização do “buzzing” são

atendidas. No entanto, não foram visualizadas abelhas visitando estas flores durante chuvas ou logo após elas, assim, nestas condições úmidas, a realização do “buzzing” não seria possível. Geralmente as visitas ocorreram com valores de umidades baixas (< 50%) e com altas temperaturas (> 24°C), mas foi possível observar abelhas vibrando em umidades de até 70%.

Tabela 3: Gêneros de abelhas observados visitando as espécies de flores-de-pólen estudadas, com os respectivos intervalos de umidade e temperatura nos quais foram visualizados.

Espécie	Visitantes	Médias	
		Umidade (%)	Temperatura (°C)
<i>Senna spectabilis</i>	<i>Centris ssp. 1</i>	34,6	29,6
	<i>Xylocopa ssp. 1</i>	51,0 a 64,5	26,5 a 33,1
	<i>Xylocopa ssp. 2</i>	67,1 a 70,3	29,5 a 33,4
	<i>Xylocopa grisescens</i>	46,4	35,1
	<i>Centris ssp. 2</i>	52,3 a 58,7	29,5 a 33,2
	<i>Trigona spinipes</i>	73,9	29,6
<i>Senna acuruensis</i>	<i>Xylocopa grisescens</i>	46,5 a 49,1	25,7 a 34,8
	<i>Xylocopa ssp. 1</i>	60,8 a 63,9	30,3 a 33,7
	<i>Centris ssp.1</i>	55,9 a 67,6	25,7 a 30,2
<i>Senna siamea</i>	<i>Trigona spinipes</i>	46,7 a 74,1	29,8 a 31,2
<i>Chamaecrista curvifolia</i>	<i>Centris ssp. 1</i>	47,2 a 72,3	26,5 a 34,3
	<i>Centris ssp. 2</i>	47,2	27,4
	<i>Xylocopa ssp.1</i>	46,5 a 52,4	29,6 a 35,9
	<i>Trigona spinipes</i>	49,6 a 50,1	26,8 a 37,8
	<i>Apis mellifera</i>	47,2	27,4
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	<i>Xylocopa ssp.1</i>	46,5 a 49,1	25,7 a 34,8
	<i>Xylocopa grisescens</i>	60,8 a 63,9	30,3 a 33,7
	<i>Centris ssp.1</i>	55,9 a 67,6	25,7 a 30,2
<i>Solanum paniculatum</i>	<i>Centris ssp. 1</i>	58,0 a 71,3	28,2 a 31,3

5 DISCUSSÃO

Pressupomos que a produção floral das espécies de flores-de-pólen aconteceria na estação seca, proporcionando o seu funcionamento, e as espécies que florescem em plena estação chuvosa têm períodos secos suficientes para o funcionamento de suas flores. Esta suposição é confirmada pelos resultados obtidos, que demonstraram que a maioria das espécies de flores-de-pólen observadas floresceram no período seco.

A maioria das espécies florescendo durante a estação seca é uma característica bem conhecida em outras florestas secas tropicais (MCLAREN; MCDONALD, 2005; FRANKIE *et al.*, 1974; LIEBERMAN, 1982).

Observamos que em *S. acuruensis* a floração começa um pouco antes da estação seca, durante um intervalo sem chuvas dentro da estação chuvosa, o chamado veranico, mesmo assim permanece com produção floral inferior a 60% por indivíduo. No entanto, percebemos que somente no início da estação seca é que a produção máxima de flores é alcançada, tornando os indivíduos bastante atrativos aos polinizadores. Então, presumimos que durante a estação seca as condições ambientais foram adequadas para o funcionamento destas flores.

Outra espécie de Cassiinae que apresentou floração apenas na estação seca foi a *Ch. curvifolia*. Nesta espécie, as observações realizadas mostraram diferenças bastante significativas no padrão de floração apresentado entre os indivíduos de Lagoa Encantada e Bela Vista. Isto pode ser uma resposta às condições locais.

Cochlospermum vitifolium floresceu apenas na estação seca. As suas grandes flores de cor amarelo intenso em meio à estação seca funcionam como um atrativo que aumenta sua visibilidade aos polinizadores. Em *Ch. curvifolia*, *S. acuruensis* e *S. spectabilis* as flores chamativas também atraem um grande número de visitantes. O *C. vitifolium* apresenta caule suculento que possibilita o armazenamento de água para a manutenção das suas fenofases durante períodos secos (FALLAS-CEDEÑO *et al.*, 2010). Em relação as outras espécies não temos conhecimento de uma fonte de armazenamento de água.

Solanum paniculatum floresceu por longos períodos durante a estação seca. O veranico observado no final de março de 2009 provavelmente estimula o início de uma floração ainda dentro do período chuvoso. No entanto, tal produção floral permanece baixa para a maioria dos indivíduos e é interrompida após cerca de quatro semanas. Este comportamento pode indicar que as chuvas impedem a floração nesta espécie. Quando as

chuvas cessam, um novo evento de floração tem início, este atinge o máximo de produtividade de forma altamente sincrônica, tornando a população bastante atrativa aos visitantes. Um novo evento de produção floral intenso e sincrônico começa alguns dias após uma precipitação elevada durante a estação seca, isto pode ser provavelmente uma resposta as mudanças nas condições ambientais (temperatura e umidade). As variações em temperatura e umidade relativa do ar são acentuadas e evidentes entre dias chuvosos ou não. Então, quando o ambiente retorna às condições secas, pode estimular os indivíduos de *So. paniculatum* a reiniciarem uma nova floração.

No Sul asiático *S. siamea* apresenta floração principalmente na estação seca, mas o período de floração é relativamente longo (TUN, 2010). No entanto, Benthall (1933) registrou que esta espécie floresce entre junho e janeiro em Kalkutta (é durante este período que são registradas as maiores precipitações de 133mm a 385mm) na região. Na Índia, esta espécie apresenta um longo período de floração, onde as flores podem ser encontradas durante várias estações (HASSAIN, 1999). Já na América Latina, *S. siamea* produz flores e frutos durante qualquer período do ano, devido à variedade de ambientes em que esta espécie cresce. Em cada área ambiental, especialmente nas secas, esta espécie apresenta sincronia na produção de flores e frutos. Nas nossas observações *S. siamea* apresentou picos de floração tanto na estação seca como na chuvosa. No entanto, o maior número de indivíduos em flor é observado durante o período seco. É também dentro dos intervalos mais secos que se pode observar as maiores intensidades na sua produção floral, assim como esperado para este tipo de flores. Sua produção floral ocorreu com baixa sincronia (menor que 50% de índice de atividade) para todo o período de estudo. De uma maneira geral, a floração distribuída por todo o ano nas nossas observações é semelhante ao padrão observado em seu habitat de origem, onde a produção de flores permaneceu ao longo do ano inclusive no período chuvoso.

Contrariamente *S. spectabilis* floresceu apenas durante a estação chuvosa. A atividade de abelhas aconteceu em intervalos secos dentro do período chuvoso. Os veranicos observados são típicos da Caatinga, que em meio ao período chuvoso pode apresentar intervalos de dias sem precipitação devido a má distribuição de chuvas. As variações ambientais observadas dentro de um único dia também contribuem para o funcionamento das flores de *S. spectabilis*. Os veranicos e as variações diárias de temperatura estariam de certa forma permitindo a intensificação da produção floral desta espécie, e também possibilitando aos visitantes as condições ambientais necessárias a sua atividade. Semelhantemente em *Senna multijuga*, que também floresce na estação chuvosa na floresta atlântica, é possível observar grandes abelhas visitando e vibrando intensamente suas flores até mesmo durante o

início (nos primeiros cinco minutos) de chuvas fortes (WESTERKAMP, obs. pess.) em Gramado – RS. Quando chove, estas flores apresentam uma forma menos aberta e mais arredondada, onde as pétalas protegem as anteras, deixando-as secas por mais tempo.

As espécies estudadas apresentaram duas das formas de proteção do pólen contra a água (MAO; HUANG, 2009). *S. siamea*, *C. vitifolium* e *So. paniculatum* apresentaram o tipo de flores sem proteção, nestas flores as anteras estão totalmente expostas à chuva, o que poderia estar pressionando o período de floração nestas espécies. Exceto em *S. siamea* que, apesar da forma exposta, floresceu o ano inteiro. *S. spectabilis*, *S. acuruensis* e *Ch. curvifolia* possuem flores com proteção parcial, onde uma das pétalas é encurvada protegendo os estames parcialmente da chuva. Destas, apenas *S. spectabilis* concentrou sua produção floral na estação úmida. Baseado nisto, de forma geral, percebemos uma associação com o tipo de proteção dos órgãos férteis e o período de floração dentro das flores-de-pólen.

Das espécies estudadas, todas tiveram o funcionamento floral concentrado a momentos secos, seja na estação seca ou na estação chuvosa. Em *S. spectabilis* a floração durante a estação chuvosa condicionou o funcionamento de suas flores aos curtos períodos de estiagem dentro desta estação. Enquanto em *C. vitifolium* o armazenamento de água no caule, estaria possibilitando o florescimento durante a estação seca. De acordo com Daubenmire (1972), esta espécie apresenta incrementos em diâmetro do caule durante o período chuvoso e mais tarde encolhimento durante a floração e brotamento na estação seca. Esta redução do caule seria consistente com a retirada de água armazenada para suportar atividades fenológicas na estação seca. O florescimento das demais espécies na estação seca proporciona as condições necessárias para que o buzzing aconteça.

De acordo com Singh e Kushwaha (2005), a fenologia de floração em árvores é afetada pela periodicidade da precipitação e pela disponibilidade de água no solo. No entanto, os solos arenosos da Caatinga não permitem o armazenamento de água, desta forma não temos conhecimento de como é realizado o suprimento de água em *S. acuruensis*, *S. siamea*, *Ch. curvifolia* e *So. paniculatum* para a produção de flores (e frutos) na estação seca.

Borchert (1983) destaca que a maioria das espécies em uma floresta tropical seca florescem durante a estação seca, ocasionada pela queda das folhas nesta estação que reduzem o stress hídrico. Esta afirmação é baseada na função das relações hídricas nas plantas, que sugerem um papel predominante nas mudanças sazonais no status de água como determinante do desenvolvimento da árvore incluindo a floração (BORCHERT, 1983). Além disso, a maioria das árvores deste tipo florestal é polinizada por uma ampla escala de abelhas que são sazonalmente abundantes, e a ausência das folhas na estação seca pode aumentar a

visibilidade das flores aos polinizadores (JANZEN, 1967; DAUBENMIRE, 1972). Segundo Bawa e colaboradores (2003) espécies de florestas tropicais úmidas não estão sob pressão para florescerem durante a estação seca, mas devem ter intervalos secos que possibilitem o voo das abelhas. A afirmação de Bawa *et al.* (2003) foi baseada no que Frankie e colaboradores (1974) sugeriram para as florestas úmidas tropicais, que estas florestas podem não sofrer stress hídrico, e que além disso, outros grupos de polinizadores (como besouros, mariposas, beija-flores e morcegos) seriam os mais abundantes. No entanto, Borchert (1998) demonstra a existência de limitação hídrica em florestas chuvosas sazonais.

Segundo Janzen (1967), espécies da floresta tropical seca florescem na estação seca porque a estação úmida é o período principal para o crescimento vegetativo para estas espécies. Tal divisão temporal do crescimento vegetativo e da atividade de floração seria uma resposta à pressão hídrica (BAWA *et al.*, 2003), que frequentemente é mencionado como um fator que afeta a variação na fenologia de floração das espécies de florestas tropicais (FRANKIE *et al.*, 1974; OPLER *et al.*, 1976; BORCHERT, 1980, 1983).

Considerando cada espécie estudada, observamos uma grande diversidade na duração da floração de uma espécie para a outra. Esta duração foi de seis a oito semanas em *So. paniculatum* a até cerca de seis meses em *S. spectabilis*. Estas variações podem estar relacionadas com a quantidade de recursos alocados para a reprodução, com a necessidade de aguardar polinizadores, a disponibilidade de condições favoráveis e/ou pela ligação filogenética. Um indicativo da influência filogenética seria que as espécies de Cassiinae apresentaram durações de floração semelhantes, exceto para ornamental *S. siamea* que apresenta uma duração distinta. As variações de duração da floração observadas entre os indivíduos dentro de uma mesma espécie, como por exemplo em *S. spectabilis*, são atribuídas aos exemplares observados encontrarem-se em áreas distintas, e sofrem com as condições locais. Além disso, a variabilidade intra-específica denota a existência de indivíduos com diferenças fisiológicas e comportamentais em resposta às condições ambientais (SING; KUSHWAHA, 2005). No entanto, dentro das espécies estudadas nós não observamos estas diferenciações.

Quanto à filogenia, muitos estudos (FRANKIE *et al.*, 1974; OPLER *et al.*, 1980; BULLOCK; SOLÍS-MAGALLANES, 1990, BAWA *et al.*, 2003) mostram que as espécies que se encontram estreitamente relacionadas nos trópicos tendem a florescerem juntas, na mesma estação. Contrariamente, Gentry (1974) mostra uma ampla variação na estação de floração de *Arrabidaea* na América Central. As nossas observações também mostraram esta variação dentro de um mesmo gênero, *S. spectabilis* floresce na estação chuvosa, enquanto *S.*

acuruensis floresceu apenas na estação seca. Entretanto, o número de episódios de floração dentro do ano não é associado particularmente com a filogenia (BAWA *et al.*, 2003), podendo sofrer a influência de fatores ambientais, como chuvas locais (BULLOCKE; SOLÍS-MAGALLANES, 1990). Esta influência a fatores locais foi bem evidenciada entre os indivíduos de *Ch. curvifolia* e também na população de *So. paniculatum*.

No seu estudo em florestas úmidas, Bawa e colaboradores (2003) preveem que as espécies que florescem na estação seca ou as espécies com separação temporal entre floração e crescimento vegetativo, deveriam florescer durante um período mais curto do que as espécies sem tal diferenciação. Nas suas observações Bawa *et al.* (2003) registrou que as espécies com floração na estação seca produziram flores por um período mais curto em comparação àquelas que floresceram na estação úmida, mas a própria estação seca pode não impor uma floração curta. A variação na duração da floração entre as espécies que florescem anualmente pode ser associada com a taxa de produção floral por dia. Espécies que produzem poucas flores por dia, florescem por mais tempo do que as espécies com produção maciça de flores (BAWA *et al.*, 2003). Como todas as espécies estudadas independentemente da estação floresceram por longos períodos, e de maneira geral dentro de períodos secos, poderíamos então atribuir estas longas florações a baixa produtividade floral diária em cada uma delas.

Ainda não se tem registro de períodos de floração tão longos nestes padrões descritos por Gentry (1974). Apesar das muitas flores por indivíduo e do aspecto chamativo produzido, o número delas em antese por dia é muito reduzido (de uma a três) por ramo de inflorescência. Na nossa perspectiva, poucas flores funcionais durante períodos de tempo prolongados (mais de três meses) seria um novo padrão de floração para flores-de-pólen polinizadas por abelhas em florestas secas tropicais sazonais. Este novo padrão poderia ser denominado de macropedisia (de μακρός (grego) = de longa duração, παιδοῦς (grego) = com muitos filhos, responsável por muita prole nas flores como nas abelhas, durante muito tempo).

A floração estendida com um número reduzido de flores funcionais durante o dia é um fato interessante. Períodos de floração tão longos podem estar relacionados com a presença de abelhas coletoras durante praticamente o ano todo na Caatinga, diferentemente do observado em regiões temperadas (ZANELLA, 2008)

Registra-se que as espécies com floração contínua podem não apresentar uma intensidade uniforme, podendo consistir em breves episódios de atividade intensa (BAWA *et al.*, 2003). Das espécies analisadas neste estudo apenas uma delas apresentou episódios de floração dentro do período de um ano, o mais comum foi a floração do tipo anual (em quatro espécies).

Interessantemente, Newstrom *et al.* (1994) relataram que episódios de floração são mais frequentes do que a floração anual (48% contra 34%). Tal diferença pode em parte ser devido à variação ano a ano na fenologia de floração entre as espécies tropicais (NEWSTROM *et al.*, 1994). Apesar de muitas plantas tropicais apresentarem episódios de floração, ainda se sabe pouco sobre o assunto. O único estudo detalhado é o de Bullock *et al.* (1983) com *Guarea rhopalocarpa* (Meliaceae) que floresceu cinco vezes no ano (com 30-90% das árvores florescendo em cada episódio) tendo uma duração de 1-6 semanas por episódio (BAWA *et al.*, 2003). *So. paniculatum* foi a espécie que apresentou mais episódios (quatro vezes) dentro do período observado.

Múltiplas florações em um mesmo ano podem apresentar vantagens para as plantas, como melhorar o seu sucesso reprodutivo (BAWA *et al.*, 2003). Com mais períodos reprodutivos durante o ano, a visitação de polinizadores pode aumentar e diminuir em concordância com a grande abundância da população de flores (ELZINGA *et al.*, 2007).

Os episódios de floração podem ainda estar relacionados com o desenvolvimento e maturação do fruto e sincronismo ótimo para a dispersão de sementes. Se as sementes e os frutos amadurecem durante um longo período de tempo, a floração repetida não seria possível. Quando a dispersão da semente é realizada de forma sazonal, isto pode de alguma forma selecionar uma floração do tipo anual (BAWA *et al.*, 2003). Como a intensidade das interações bióticas muda frequentemente ao longo do período de floração, pode impor seleções sobre horários de floração (ELZINGA *et al.*, 2007). No entanto, restrições podem surgir devido a correlações entre a fenologia de floração e outros traços relacionados ao fitness da planta, como o número total de flores produzidas por um indivíduo.

A sincronia de floração entre as espécies observadas neste estudo foi alta. As espécies apresentaram picos de floração em períodos distintos, com poucas sobreposições. Dentro de cada espécie também foi possível observar uma diferenciação entre os picos de floração de cada indivíduo, tal característica estaria favorecendo a transferência de pólen entre as flores da mesma planta (geitonogamia). Segundo Borchert (1983), a antese causada pela queda de folhas é susceptível de ser altamente assincronica dentro de uma população (padrão “cornucópia”), no entanto, observamos o contrário, pois o que Borchert (1983) considerou como alta sincronia foi o padrão de grande exploração. Tal padrão é ocasionado quando a caducifolia não é suficiente para o balanço na economia de água em árvores decíduas com stress hídrico, então, as precipitações em intensidades adequadas causam a reidratação das árvores e subsequente antese (BORCHERT, 1983).

Para Elzinga *et al.* (2007) plantas em uma população raramente florescem em sincronia exata devido às variações ambientais e genotípicas. Além disso, os polinizadores funcionam como agentes seletivos (JANZEN, 1967)

Espécies de plantas co-florescendo podem contribuir para atrair polinizadores ou competir por seus serviços (ELZINGA *et al.*, 2007), principalmente em plantas que apresentam características morfológicas semelhantes e dependem dos mesmos polinizadores. Por outro lado, a co-floração seria vantajosa para os visitantes. Um exemplo disto é a necessidade das abelhas em realizar milhares de visitas às flores, para acumular pólen suficiente necessário à nutrição de suas larvas, como demonstrado por Müller e colaboradores (2006).

O número elevado de visitas observado nas flores-de-pólen poderia também ser atribuído ao reduzido número de flores funcionais por dia, apesar do aspecto chamativo. Além disso, como o pólen seca gradativamente dentro da antera, a quantidade liberada por jato em cada vibração pode ser pequena e não suficiente às necessidades do visitante.

O maior número de visitantes foi observado em *S. spectabilis*. Esta intensa atividade de abelhas poderia ser justificada também pela ausência total de precipitação e pela baixa umidade do ar nos dias de coleta. Tal condição possibilitou umidade adequada à visita de abelhas e liberação de pólen. Apesar de não termos quantificado a quantidade de frutos produzidos percebemos que este cenário resultou numa elevada produção de frutos para esta espécie.

Cochlospermum vitifolium também apresentou número elevado (de 4 a 5 em 30 min.) de grandes abelhas (*Xylocopa*, *Centris*) visitando suas flores, no entanto, distribuídos ao longo do dia. Neste caso, a floração durante a estação seca não limitou o período de visitas. Mesmo assim, em *S. acuruensis* as visitas se concentraram durante as maiores produções florais e em intervalos diários, onde a umidade foi favorável ao buzzing. Além das condições ambientais, a atividade de abelhas vibradoras foi determinada também pelas condições das flores, como a destruição das anteras provocada por *Trigona spinipes* em *Ch. curvifolia*. Desta forma, o horário propício para realização da vibração foi delimitado apenas durante as primeiras horas do dia (antes da 8:00 hr.).

Em *So. Paniculatum*, mesmo com a grande produtividade floral, poucos visitantes foram vistos, incluindo até os períodos com condições adequadas ao buzzing.

Abelhas também necessitam de óleo, para misturar ao pólen e formar suas células, e de néctar, para o seu abastecimento de energia (FECIOLI, 2004). Durante a estação seca quais seriam os suprimento de óleo e néctar para estes organismos?

6 CONCLUSÕES

Com este estudo, confirmamos a relação da floração com a estação seca neste grupo funcional. No Cariri Cearense *S. siamea* apresentou o mesmo padrão registrado em seu habitat de origem. Diante dos resultados obtidos com a observação da presença ou ausência de visitantes vibrando este tipo funcional de flores é possível perceber que as interações planta-animal também são fortemente influenciadas pelo estado ambiental, assim como pressupomos. Os intervalos secos proporcionaram as condições de umidade e temperatura necessários para a realização do “buzzing”. As longas florações com poucas flores diárias para espécies com apenas pólen como chamariz, ainda não descritas na literatura, nos levou a atribuir um novo padrão a estas espécies. Floração em macropedoseia foi a denominação por nós atribuída para melhor expressar as características observadas.

Os resultados obtidos com este trabalho puderam embasar novos trabalhos relacionados com este tipo funcional de flores, além, de despertar outras dúvidas, como: Se existe diferença no tipo e na viabilidade do pólen associado aos tipos de anteras diferentes dentro da mesma espécie? O que estaria influenciando a queda das folhas durante a floração em *C. vitifolium*? O tipo de exposição dos órgãos reprodutivos das flores influenciam no período de floração? Qual seria o comportamento das abelhas vibradoras que visitam estas espécies? Como funcionam os mecanismos da vibração? E quais as fontes de suprimento para as abelhas de néctar e óleo durante a estação seca? Tais dúvidas são sugeridas como tema para a realização de trabalhos futuros.

REFERÊNCIAS

- AGUIAR, C. M. L. Flower visits of *Centris* bees (Hymenoptera: Apidae) in an area of Caatinga (Bahia, Brazil). **Studies of Neotropical Fauna and Environment**, v. 38. n. 1, p. 41-45. 2003.
- ARAÚJO, E. L.; CASTRO, C. C.; ALBUQUERQUE, U. P. Dynamics of Brazilian Caatinga – A Review Concerning the Plants, Environment and People. **Functional Ecosystems and Communities**, v. 1, n. 1, p. 15-28. 2007.
- BARBOSA, D. C. A.; BARBOSA, M. C. A.; LIMA, L. C. M. Fenologia de espécies lenhosas da caatinga. *In*: LEAL, I. R.; TABARELLI, M.; SILVA J. M. C. (Org.). **Ecologia e conservação da Caatinga**. Recife: Universitária da UFPE. p. 657-693. 2003.
- BAWA, K. S. Plant-Pollinator Interactions in Tropical Rain Forests. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 21, p 399-422. 1990.
- BAWA, K. S.; KANG, H.; GRAYUM, M. H. Relationships among time, frequency, and duration of flowering in tropical rain forest trees. **American Journal of Botany**, v. 90, n. 6, p. 877–887. 2003.
- BENCKE, C. S. C.; MORELLATO, L. P. C. Estudo comparativo da fenologia de nove espécies arbóreas em três tipos de floresta atlântica no sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 25, n 2, p. 237-248. 2002.
- BENTHALL, A. P. **The trees of Calcutta and its neighborhood**. Calcutta, India: Thacker Spink & C. 513 p. 1933.
- BORCHERT, R. Phenology and ecophysiology of tropical trees: *Erythrina poeppigiana* O. F. Cook. **Ecology**, v. 61, p. 1065–1074. 1980.
- BORCHERT, R. Phenology and control of flowering in tropical trees. **Biotropica**, v. 15, p. 81-85. 1983.
- BORCHERT, R. Responses of tropical trees to rainfall seasonality and its long-term changes. **Climatic Change**, v. 39, p. 381-393. 1998.
- BORCHERT, R.; RENNER, S. S.; CALLE, Z.; NAVARRETE, D.; TYE, A.; GAUTIER, L.; SPICHIGER, R.; HILDEBRAND, P. von. Photoperiodic induction of synchronous flowering near the Equator. **Nature**, v. 433, p. 627-629. 2005.
- BUCHMANN, S. L. Buzz pollination in angiosperms. *In*: JONES, C. E.; LITTLE, J. R. (eds.): **Handbook of experimental pollination biology**. New York: Van Nostrand Reinhold, p. 73-113. 1983.
- BUCHMANN, S. L.; HURLEY, J. P. A biophysical model for buzz pollination in Angiosperms. **Journal of Theoretical Biology**, v. 72, p. 639-657. 1978.

BULHÃO, C. F.; FIGUEIREDO, P. S. Fenologia de leguminosas arbóreas em uma área de cerrado marginal no nordeste do Maranhão. **Revista Brasileira de Botânica**, V.25, n.3, p. 361-369. 2002.

BULLOCK, S. H.; BEACH, J. H.; BAWA, K. S. Episodic flowering and sexual dimorphism in *Guarea rhopalocarpa* Radlk. (Meliaceae) in a Costa Rican rain forest. **Ecology**, v. 64, p. 851-862. 1983.

BULLOCK, S. H.; SOLÍS-MAGALLANES, J. A. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. **Biotropica**, v. 22, p. 22-35. 1990.

CIRNARU, C. Taxonomy: *Cochlospermum vitifolium* (Bixaceae). National Tropical Botanical Garden. Disponível em: http://www.ntbg.org/plants/plant_details.php?plantid=3053 acesso em 12/04/2010.

DAUBENMIRE, R. Phenology and other characteristics of tropical semideciduous forest in north-western Costa Rica. **Journal of Ecology**, v. 60, p. 147-170. 1972.

ELZINGA, J. A.; ATLAN, A.; BIERE, A.; GIGORD, L.; WEIS, A. E.; BERNASCONI, G. Time after time: flowering phenology and biotic interactions. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 22, n.8, p. 432-439. 2007.

ENDRESS, P. K. **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**. Cambridge tropical biology series. 511 p. 1994.

ENDRESS, P. K. Evolution of floral symmetry. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 4, p. 86-91. 2001.

FALLAS-CEDENO, L.; HOLBROOK, N. M.; ROCHA, O. J.; VÁSQUEZ, N.; GUTIÉRREZ-SOTO, M.V. Phenology, Lignotubers, and Water Relations of *Cochlospermum vitifolium*, a Pioneer Tropical Dry Forest Tree in Costa Rica. **Biotropica**, n. 42, v. 1, p. 104-111. 2010.

FELICOLI, A.; KRUNIC, M.; PINZAUTI, M. Rearing and Using *Osmia* Bees for Crop Pollination: A Help from a Molecular Approach. p. 161-174 In: FREITAS, B. M., PEREIRA, J. O. P. (eds.): **Solitary Bees. Conservation, Rearing and Management for Pollination**. Fortaleza: Imprensa Universitária. 2004.

FERNANDES, A. **Fitogeografia Brasileira: Províncias Florísticas**. 3ª edição, Realce editora, Fortaleza. 2006.

FERNANDES, A.; BEZERRA, P. **Estudos fitogeográficos do Brasil**. Editora Stylus Comunicações, Fortaleza. 1990.

FERNANDES, A.; NUNES, E. P. Reformulação taxinômica *Chamaecrista* Seção *Xerocalyx* (Benth.) Irwin & Barneby. In: FERNANDES, A.; NUNES, E. P. **Registros Botânicos**. Fortaleza. Edições Livro Técnico. p. 7-60. 2005.

FORNI-MARTINS, E. R.; MARQUES, M. C. M.; LEMES, M. Biologia floral e reprodução de *Solanum paniculatum* L. (Solanaceae) no estado de São Paulo, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 21, n. 2. 1998.

FOURNIER, L. A. Um método quantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. **Turrialba**, v. 24, p. 422-423. 1974.

FRANKIE, G. W.; BAKER, H. G.; OPLER, P. A. Comparative phenological studies of trees in tropical lowland wet and dry forest sites of Costa Rica. **Journal of Ecology**, v. 62, p. 881-913. 1974.

FREIRE, A. R. S.; MESQUITA, P. S.; LEITÃO, A. C.; FERREIRA, A. M. Fenologia de quatro espécies arbóreo-arbustivas da caatinga do RN. p. 320-322 In: **Anais de trabalhos completos do IV Congresso de Ecologia do Brasil**, Fortaleza, Ceará. 2003.

FUNCEME: Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos. Monitoramento. **Chuvas diárias – Municípios**. Disponível em www.funceme.br. 2008.

FUNCEME: Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos. Monitoramento. **Chuvas diárias – Municípios**. Disponível em www.funceme.br. 2009.

GENTRY, A. H. Flowering Phenology and Diversity in Tropical Bignoniaceae. **Biotropica**, v. 6, n. 1, p. 64-68. 1974.

GOTTSBERGER, G.; SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. Evolution of flower structures and pollination in neotropical Cassiinae (Caesalpiniaceae) species. **Phyton**, v. 28, n. 2, p. 293-320. 1988.

GOTTSBERGER, G.; SILBERBAUER-GOTTSBERGER, L. **Life in the Cerrado: Origin, structure, dynamics and plant use**. Ulm: Reta, 277 s.: III., graph. Darst.; (eng). 2006.

GRIMM, A. M.; TEDESCHI, R. G. **Influência de Eventos El Niño e La Niña sobre a frequência de eventos extremos de precipitação no Brasil**. Disponível em: <http://www.criatividadecoletiva.net/cbm-files/22-702bab1b72218e177bbfe1ab21827a5e.doc> acesso em 18/08/2009.

HASSAIN, M. H. *Senna siamea* - a widely used legume tree. FACT Sheet 99-04: 1 - 4.- Forest, Farm, and Community Tree Network (FACT Net). Winrock International, Morrilton (AR). 1999.

HILDEBRAND, F. Über die Befruchtung der Salviaarten mit Hilfe von Insekten.- **Pringsheims Jahrbücher für Wissenschaftliche Botanik**, v. 4, p. 451-476. 1865.

IRWIN, H. S.; BARNEBY, R. C. *Cassieae* subtribe *Cassiinae* IRWIN & BARNEBY. In: POLHILL, R. M; RAVEN, P. H. (eds.). **Advances in Legume Systematics**, v. 1, p. 97-106. Kew. 1981.

IRWIN, H. S.; BARNEBY, R. C. The American Cassiinae. **Memoirs of the New York Botanical Garden**, v. 35, p. 1-918. 1982.

JACÓBSEN, L.O. **Efeitos associados a El niño e La niña na vegetação do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre, Dissertação (Mestrado, Sensoriamento remoto). Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 100 p.il. 2002.

JANZEN, D. H. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. **Evolution**, v. 21, p. 620-637. 1967.

JESSON, L. K. & BARRETT, S. C. H. Solving the puzzle of mirror-image flowers. **Nature**, v. 417. Brief Communications. p. 707. 2002.

JESSON, L. K. & BARRETT, S. C. H. The Comparative Biology of Mirror-Image Flowers. **International Journal of Plant Sciences**, v. 164, n. 5, p. 237–249. 2003.

KEARNS, C. A.; INOUYE, D. W. **Niwot**. University Press of Colorado. 1984

KEARNS, C. A.; INOUYE, D. W.; WASER, N. M. Endangered Mutualisms: The Conservation of Plant-Pollinator Interactions. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 29, p. 83-112. 1998.

KING, M. J. Buzz foraging mechanism of bumble bees. **Journal of Apicultural Research**, v. 32, p. 41-49. 1993.

KING, M. J.; BUCHMANN, S. L. Sonication dispensing of pollen from *Solanum laciniatum* flowers. **Functional Ecology**, v. 10, p. 449-456. 1996.

KRENN, W. H.; PLANT, J. D.; SZUCSICH, N. U. Mouthparts of flower-visiting insects. **Arthropod Structure & Development**, v. 34, p. 1-40. 2005.

LEWIS, G. P. **Legumes of Bahia**. Kew: Royal Botanic Gardens. 1987.

LIEBERMAN, D. Seasonality and Phenology in a Dry Tropical Forest in Ghana. **Journal of Ecology**, v. 70, n. 3, p. 791-806. 1982.

MACHADO, I. C. S. Biologia floral e fenologia. *In*: SAMPAIO, E. V. S. B.; MAYO, S. J.; BARBOSA, M. R.V. **Pesquisa Botânica Nordestina: Progresso e Perspectivas**. Recife: Sociedade Botânica do Brasil, p. 161-167. 1996.

MACHADO, I. C. S.; BARROS, L. M.; SAMPAIO, E. V. S. B. Phenology of Caatinga species at Serra Talhada, PE, Northeastern Brazil. **Biotropica**, v. 29, p. 57-68. 1997.

MAO, Y. Y.; HUANG, S. Q. Pollen resistance to water in 80 angiosperm species: flower structures protect rain-susceptible pollen. **New Phytologist**, v. 183, p. 892–899. 2009.

MARAZZI, B.; CONTI, E.; ENDRESS, P.K. Diversity in anthers and stigmas in the buzz-pollinated genus *Senna* (Leguminosae, Cassiinae). **International Journal of Plant Sciences**, v. 168, p. 371-391. 2007.

MARENGO, J. A., OLIVEIRA, G. S. **Impactos do fenômeno La Niña no tempo e clima do Brasil: Desenvolvimento e intensificação do La Niña 1998/99**. Disponível

em:http://mtc-m15.sid.inpe.br/col/cptec.inpe.br/walmeida/2004/06.30.08.07/doc/Marengo_Impactos%20do%20fenomeno.pdf acesso em 18/08/2009.

MARQUES, M. C. M.; OLIVEIRA, P. E. A. M. Fenologia de espécies do dossel e do sub-bosque de duas Florestas de Restinga na Ilha do Mel, sul do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 27, n. 4, p. 713-723. 2004.

MARQUIS, R. J. Phenological variation in the Neotropical understory shrub *Piper arieianum*: causes and consequences. **Ecology**, v. 69, p. 1552-1565. 1988.

MARTINS, C. F. Comunidade de abelhas (Hym., Apoidea) da caatinga e do cerrado com elementos de campo rupestre do estado da Bahia, Brasil. **Revista Nordestina de Biologia**, v. 9, p. 225-275. 1994.

MCLAREN, K. P.; MCDONALD, M. A. Seasonal Patterns of Flowering and Fruiting in a Dry Tropical Forest in Jamaica. **Biotropica**, v. 37, n. 4, p. 584-590. 2005.

MICHENER, C. D. Biogeography of the bees. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 66, p. 277-347. 1979.

MORELLATO, L. P. C.; TALORA, D.C.; TAKAHASI, A.; BENCKE, C. C.; ROMERA, E. C.; ZIPPARRO, V. B. Phenology of Atlantic Rain Forest Trees: A Comparative Study. **Biotropica**, v. 32, n. 4, p. 811-823. 2000.

MORI, S. A.; SILVA, L. A. M.; LISBOA, G.; CORANDIN, L. **Manual de Manejo do Herbário Fanerogâmico**. 2º ed. Ilhéus: Centro de Pesquisas do Cacau. 103p. 1989.

MÜLLER, A.; DIENER, S.; SCHNYDER, S.; STUTZ, K.; SEDIVY, C.; DORN, S. Quantitative pollen requirements of solitary bees: Implications for bee conservation and the evolution of bee-flower relationships. **Biological Conservation**, v. 130, n. 4, p. 604-615. 2006.

MÜLLER, H.; MÜLLER, F. Arbeitsteilung bei den Staubgefäßen von Pollenblumen. **Kosmos**, v. 13, p. 241-259. 1883.

MUTKE, J.; BARTHLOTT, W. Patterns of vascular plant diversity at continental to global scales. **Biologiske Skrifter**, v. 55, p. 521-531. 2005.

NADIA, T. de L.; MACHADO, I. C. Polinização por vibração e sistema reprodutivo de duas espécies de *Sauvagesia* L. (Ochnaceae). **Revista Brasileira de Botânica**, v. 28, n. 2, p. 255-265. 2005.

NEWSTROM, L. E.; FRANKIE, G. W.; BAKER, H. G. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. **Biotropica**, n. 26, p. 141-159. 1994.

OLLERTON, J.; DAFNI, A. Functional floral morphology and phenology. *In*: DAFNI, A.; KEVAN, P.G. (eds.): **Practical Pollination Biology**. Cambridge: Enviroquest, Ltd. p. 1-26. 2005.

OPLER, P. A.; FRANKIE, G. W.; BAKER, H. G. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. **Journal of Ecology**, v. 68, p. 167–188. 1980.

OPLER, P. A.; FRANKIE, G. W.; BAKER, H. G. Rainfall as a factor in the release, timing, and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. **Journal of Biogeography**, v. 3, p. 231–236. 1976.

PEDRONI, F.; SANCHEZ, M.; SANTOS, F. A. M. Fenologia de copaíba (*Copaifera langsdorffii* Desf. - Leguminosae, Caesalpinioideae) em uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 25, p. 183-194. 2002.

PRIMACK, R. B. Longevity of individual flowers. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 16, n. 15–38. 1985.

QUEIROZ, L. P. The Brazilian caatinga: phytogeographical patterns inferred from distribution data of the Leguminosae. In R.T. Pennington, G.P. Lewis & J.A. Ratter (eds.) **Neotropical Dry Forests and Savannas**. Royal Botanical Garden, Edinburgh, pp 113-149. 2006.

QUEIROZ, L. P.; CONCEIÇÃO, A. A.; GIULIETTI, A. M. Nordeste semi-árido: caracterização geral e lista das fanerógamas. In: GIULIETTI, A. M., CONCEIÇÃO, A., QUEIROZ, L. P. (eds.): **Diversidade e Caracterização das Fanerógamas do Semi-Árido Brasileiro**. Recife: Associação Plantas do Nordeste, p. 15-364. 2006.

RATHCKE, B., LACEY, E. P. Phenological patterns of terrestrial plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 16, p. 179-214. 1985.

RICKLEFS, R. E. Evolution of Life Histories. In: FREEMAN, W. H.. **Ecology**. New York. 3^o ed. p. 560-580. 1990.

RIVERA, G.; BORCHERT, R. Induction of flowering in tropical trees by a 30-min reduction in photoperiod: evidence from field observations and herbarium specimens. **Tree Physiology**, v. 21, p. 201-212. 2001.

SAMPAIO, V. E. S. B. Overview of the brazilian caatinga. p. 35-63. In: BULLOCK, S.H.; MOONEY, H.A.; MEDINA, E. (eds.). **Seasonally Dry Tropical Forests**. Cambridge: Cambridge University Press. 1995.

SANTOS, D. L.; TAKAKI, M. Fenologia de *Cedrela fissilis* Vell. (Meliaceae) na região rural de Itirapina, SP, Brasil. **Acta Botânica Brasílica**, v. 19, n. 3, p. 625-632. 2005.

SCHAIK, C. P. van; TERBORGH, J. W. S.; WRIGHT, J. The Phenology of Tropical Forests: Adaptive Significance and Consequences for Primary Consumers. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 24, p. 353-377. 1993.

SIEGEL, S. **Estatística não paramétrica. Para as ciências do comportamento**. São Paulo, Ed. McGraw Hill do Brasil Ltda. 1975.

SINGH, K. P.; KUSHWAHA, C. P. Emerging paradigms of tree phenology in dry Tropics. **Current Science**, v. 89, n. 6, p. 964-975. 2005.

SMYTHE, N. Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. **American Naturalist**, n. 104, p. 25-35. 1970.

SPRENGEL, C. K. **Das entdeckte Geheimnis im Bau und in der Befruchtung der Blumen**. Berlin: Vieweg (Reprint 1972, Lehre, Cramer). 1793.

STEARNS, S. C. **The evolution of life histories**. Oxford University Press. New York. 249 p. 1992.

TALORA, D. C.; MORELLATO, L. P. C. Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, n. 23, p. 13-26. 2000.

TAPPER, P. G. Irregular fruiting in *Fraxinus excelsior*. **Journal of Vegetation Science**, v. 3, p. 41-46. 1992.

TAURA, H. M.; LAROCA S. Biologia da Polinização: interações entre as abelhas (Hym., Apoidea) e as flores de *Vassobia breviflora* (Solanaceae). **Acta Biológica Paranaense**, Curitiba, v. 33, p. 143-162. 2004.

TROLL, C. Thermische Klimatypen der Erde. **Petermanns Geographische Mitteilungen**, v. 43, p. 81-89. 1943.

TUN, U. K.; THAN, U. P. Myanmar Medicinal Plant Database: *Cassia siamea* Lam. Disponível em: <http://www.tuninst.net/MyanMedPlants/TIL/famC/Caesalpiniaceae.htm>, acesso em 22 de agosto de 2010.

VASCONCELOS, S. F. **Fenologia e síndromes de dispersão de espécies arbustivas e arbóreas ocorrentes em uma área de carrasco no Planalto da Ibiapaba, Ceará**. Recife, Dissertação (Mestrado, Biologia Vegetal). Universidade Federal Rural de Pernambuco. 70 p. il. 2006.

VOGEL, S. Evolutionary shifts from reward to deception in pollen flowers. In RICHARDS, A. J. (ed.): **The Pollination of Flowers by Insects**, p. 89-96. Linnean Society Symposium Series n. 6. London: Academic Press. 1978.

WESTERKAMP, C. **Das Pollensammeln der sozialen Bienen in Bezug auf die Anpassungen der Blüten**.- Doktor-Dissertation, Univ. Mainz. 1987.

WESTERKAMP, C. Flowers and bees are competitors - not partners. Towards a new understanding of complexity in specialised bee flowers. **Acta Horticulturae**, v. 437, p. 71-74. 1997a.

WESTERKAMP, C. Keel blossoms: Bee flowers with adaptations against bees. **Flora**, v. 192, p. 125-132. 1997b.

WESTERKAMP, C. **Plantas-com-flores – forma e função**. Crato (CE): LaTeX-Editora em Casa. 2007.

WESTERKAMP, C. Ricochet pollination in cassias - and how bees explain enantiostyly. Preliminary communication. p. 225-230 *In*: Freitas, B. M., Pereira, J. O. P. (eds.): **Solitary Bees. Conservation, Rearing and Management for Pollination**. Fortaleza: Imprensa Universitária. 2004.

WESTERKAMP, C.; CLASSEN-BOCKHOFF, R. Bilabiate flowers: The ultimate response to bees?- **Annals of Botany**, v. 100, p. 361-374. 2007.

WILLIAMS, R. J.; MYERS, B. A.; EAMUS, D.; DUFF, G. A. Reproductive phenology of woody species in a north Australian tropical savanna. **Biotropica**, v. 31, p. 626. 1999.

WRIGHT, S. J.; SCHAIK, C. P Van. Light and the phenology of tropical trees. **The American Naturalist**, v. 143, p. 192-199. 1994.

ZANELLA, F. C. V. The bees of the Caatinga (Hymenoptera, Apoidea, Apiformes): a species list and comparative notes regarding their distribution. **Apidologie**, v. 31, p. 579-592. 2000.

ZAR, J.H. **Biostatistical analysis**. 2. edition. Englewood Cliffs, NJ: Prentice-Hall. 130 p. 1984.

ZANELLA, F. C. V. **Dinâmica Temporal e Espacial de Abelhas Solitárias no Semi-Árido do Nordeste do Brasil**. Anais do VIII Encontro sobre Abelhas, Ribeirão Preto - SP, Brasil. Pg. 284-291. 2008.