

Biologia floral, fenologia reprodutiva e polinização de *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. (Annonaceae) em uma área de Cerrado no oeste da Bahia

*Floral biology, reproductive phenology and pollination of *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. (Annonaceae) in a Cerrado area in Western Bahia state*

Daniele S. Aragão¹ , Cristiana B. N. Costa²  & Viviany T. do Nascimento¹  

1. Departamento de Ciências Humanas-IX, Universidade do Estado da Bahia, Barreiras, Bahia, Brasil

2. Centro de Formação em Ciências Ambientais, Universidade Federal do Sul da Bahia, Porto Seguro, Bahia, Brasil

Palavras-chave

Protoginia. Polinização por besouro. Sistema reprodutivo.

Keywords

Protogyny. Beetle pollination. Reproductive system.

Doi

<https://doi.org/10.33447/paubrasilia.v2i1.17>

Recebido em: 13/03/2019

Aceite em: 10/06/2019

Resumo

A família Annonaceae é comum no Cerrado do Oeste da Bahia, mas os estudos sobre a sua biologia floral, reprodutiva e fenológica na região, bem como dados sobre seus polinizadores, são raros. Uma das espécies comuns na área é a *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. cujos aspectos reprodutivos, motivo do presente trabalho, são pouco conhecidos. O presente artigo realiza também o estudo da biologia floral e reprodutiva, a fenologia e os polinizadores dessa espécie. O estudo foi desenvolvido em uma área de Cerrado no município de Barreiras-BA de outubro de 2015 a setembro de 2017 durante o qual foram feitas as análises da fenologia reprodutiva e dos cruzamentos do sistema reprodutivo, assim como observações da biologia floral e de visitantes florais. As flores de *X. aromatica* são dicogâmicas do tipo protogínicas. A floração é sincrônica e contínua, possibilitando o fluxo gênico entre os indivíduos da espécie. Dentre os visitantes florais, destacou-se um Curculionidae, único encontrado dentro da câmara floral. A protoginia de *X. aromatica* impede a autopolinização, evidenciando a dependência de polinizadores para seu sucesso reprodutivo. A maior formação de frutos por polinização cruzada, aliada à baixa taxa por geitonogamia, sugere um sistema reprodutivo autoincompatível para essa espécie.

Abstract

*Annonaceae is a common plant family in the Cerrado of Western Bahia state. However, studies on its floral, reproductive and phenological biology, as well as data on its pollinators, are rare in this region. A common species in this area is *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart., whose reproductive aspects are poorly known. This motivated the present work, aimed to study the floral and reproductive biology, phenology and pollinators of this species. The study was carried out in a Cerrado area in the municipality of Barreiras, Bahia State, in the period from October 2015 to September 2017. It included analyses of reproductive phenology, floral biology observations, reproductive system crossings and observations of floral visitors. The flowers of *X. aromatica* are dichogamous, protogynic. The flowering is synchronous and continuous, allowing the genic flow between the individuals of the species. Among the floral visitors, a Curculionidae was the only one found inside the floral chamber. The protogyny of *X. aromatica* prevents self-pollination, evidencing the dependence of pollinators to its reproductive success. The highest fruit formation by cross-pollination, coupled with the low geitonogamy rate, suggests a self-incompatible reproductive system for this species.*



Introdução

Annonaceae é considerada uma das principais famílias da ordem Magnoliales, destacando-se pela abundância de espécies (Chase; Raveal, 2009; Lopes; Silva, 2014). Conforme Chatrou et al. (2012), a família é subdividida em quatro subfamílias, com cerca de 2.500 espécies e 135 gêneros: Ambavioideae, Anaxagoreoideae, Annonoideae e Malmeoideae (Chatrou et al., 2004; Richardson et al., 2004; Kishore et al., 2012).

De distribuição pantropical, com espécies nativas na Ásia, África, América e Austrália (Richardson et al., 2004), a família é representada por aproximadamente 40 gêneros e 900 espécies no Neotrópico (Maas et al., 2001; Maas et al., 2007; Almeida et al., 2009). O gênero *Xylopia* é um dos maiores dessa família cuja maior concentração ocorre na América do Sul, especialmente na região Norte do Brasil, com ênfase na região Amazônica (Dias et al., 1998). *Xylopia* L. é o único gênero pantropical da família Annonaceae (Ratnayak et al., 2007; Thomas et al., 2015), e possui aproximadamente 32 espécies, dessas 14 são endêmicas no Brasil (Flora do Brasil 2020).

Caracteristicamente pertencente ao bioma Cerrado, a *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. possui distribuição geográfica que vai do Brasil a Cuba (Gottsberger, 1994). A espécie é pioneira, perenifólia, e, na maioria das vezes, encontra-se em áreas que antes eram antropizadas e em locais abertos como margens de trilhas (Ikemoto et al., 2003). Segundo Silberbauer-Gottsberger et al. (2003) e Dos Santos (2007), *X. aromatica* é a espécie mais comum dessa família no Cerrado.

Assim como outras espécies da família Annonaceae, *X. aromatica* é uma espécie alogâmica, protogínica e apresenta alto grau de autoincompatibilidade genética, de acordo com estudos desenvolvidos em área de Cerrado na região sudeste do Brasil (Costa et al., 1992). No entanto, o sistema reprodutivo de uma espécie pode variar dentro do alcance de sua distribuição geográfica devido à necessidade de equilibrar as garantias promovidas pela variabilidade genética, oriunda da polinização cruzada, e a segurança reprodutiva, promovida pela autopolinização, fatores que variam em resposta à diferentes condições espaço-temporais (Rech et al., 2018; Opedal et al., 2016). Isto justifica a importância de estudar a mesma espécie, em diferentes áreas e épocas, mesmo que já exista algum conhecimento prévio acerca de suas estratégias reprodutivas.

Nesse sentido, a região Oeste da Bahia foi escolhida para o estudo de *X. aromatica*, tendo em vista que nada se conhece sobre os seus aspectos reprodutivos nessa área de transição entre o Cerrado e a Caatinga, fortemente ameaçada pela expansão do agronegócio. Os seguintes objetivos foram, portanto, traçados: 1. Caracterizar a biologia floral de *X. aromatica*; 2. Investigar seu sistema reprodutivo; 3. Descrever seu comportamento fenológico reprodutivo e, por fim; 4. Contribuir com informações sobre os visitantes florais e polinizadores da espécie em uma região pouco conhecida.

Material e Métodos

Local de estudo

O estudo foi realizado no período de outubro de 2015 a setembro de 2017 (24 meses), em uma área de mata seca semidecídua

em regeneração, inserida no domínio vegetacional do Cerrado (Ribeiro; Walter, 1998), localizada na fazenda Nascente das Águas, na comunidade do Sucruíú, município de Barreiras, Oeste do Estado da Bahia (12°10'15.5"S e 045°12'07.7"W) (Figura 1). A região possui clima Tropical (Aw/Köppen-Geiger) (Peel, 2007), com inverno seco, que vai de maio a setembro, e verão chuvoso e quente, que se estende entre outubro e abril (Batistella et al., 2002). Durante os meses estudados, o município de Barreiras-BA apresentou médias de 55,22 mm de precipitação e 25,5°C de temperatura (Figura 2). O período foi marcado por duas estações climáticas bem acentuadas, com ausência de precipitação entre os meses de julho e setembro de 2015, abril e agosto de 2016 e maio e setembro de 2017.

A identificação da espécie objeto deste estudo foi realizada através de literatura especializada e comparação com material existente em Herbário; o exemplar de identificação foi incorporado à coleção do Herbário da Universidade Federal do Oeste da Bahia, tendo como número de registro BRBA 6054.

Fenologia reprodutiva

As observações foram realizadas quinzenalmente, de outubro de 2015 a setembro de 2017, em 10 indivíduos de *Xylopia aromatica* escolhidos e marcados com tinta spray de uso geral de cor vermelha. Foram registradas as fenofases floração e frutificação. Dois métodos foram utilizados para a análise das fenofases: os índices de atividade e de intensidade (Bencke; Morellato, 2002). Adicionalmente, as fenofases foram classificadas de acordo a sincrônia (até 20% dos indivíduos floridos/assincrônica; 21% a 60% dos indivi-

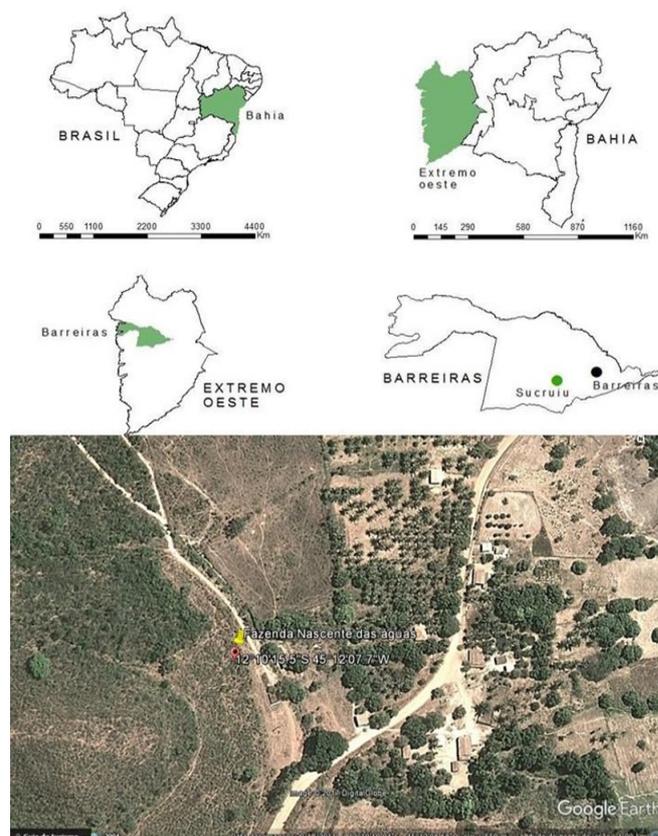


Figura 1. Localização da Fazenda Nascente das Águas na comunidade do Sucruíú, distrito do Val da Boa Esperança, município de Barreiras (Bahia, Nordeste do Brasil).

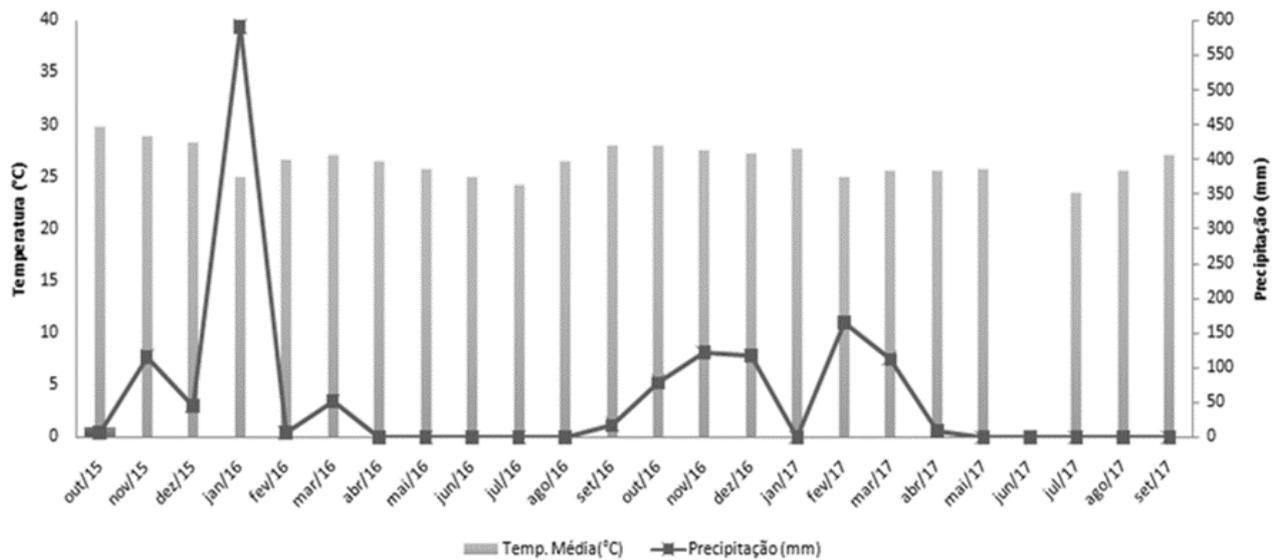


Figura 2. Dados Meteorológicos de Barreiras-Ba (2015/2017) fornecidos pelo Instituto Nacional de Meteorologia (INMET, 2017).

duos floridos/sincronia baixa; acima de 60% dos indivíduos floridos/sincronia alta), com a frequência de ocorrência (floração com breves e esporádicas paradas/contínua; floração em mais de um ciclo por ano/subanual; apenas um ciclo por ano/anual; um ciclo em mais de um ano/supra anual) e duração (< 1 mês/floração breve; 1-5 meses/floração intermediária; > 5 meses/floração longa) (Newstrom et al., 1994). Posteriormente, os dados foram comparados com os dados meteorológicos fornecidos pelo Instituto Nacional de Meteorologia (INMET, 2017) (Figura 2).

Biologia floral

O processo de abertura e longevidade floral foi acompanhado das 6h00 às 17h00, com botões marcados na pré-antese. Observações noturnas não foram realizadas por dificuldades operacionais. Para verificar a viabilidade dos grãos de pólen, 1.500 grãos foram analisados em microscópio pela técnica de coloração com carmin acético a 1,2% (Dafni, 1992). Após a contagem, foi calculado o percentual de grãos de pólen viáveis (corados de vermelho).

A receptividade do estigma foi testada em campo utilizando peróxido de hidrogênio em 20 flores (Dafni, 1992), sendo 10 recém-abertas e 10 após 24 horas da abertura. Para a detecção de o-móforos (glândulas de odor), ainda em campo, partes separadas das flores foram colocadas em recipientes fechados por cinco minutos em vermelho neutro e posteriormente lavadas em água corrente (Vogel, 1963). Após este tempo, observou-se a mudança de coloração das partes.

Sistema reprodutivo

Para o estudo do sistema reprodutivo de *Xylopia aromatica*, foram selecionados sete indivíduos, sendo realizados os seguintes tratamentos logo após a abertura das flores: A) Xenogamia (n=42) (feita com pólen de uma flor de um indivíduo distante cerca de 100

m); B) Geitonogamia (n=41) (pólen de outra flor do mesmo indivíduo); C) Autopolinização manual (n=16) (pólen da própria flor) e D) Autopolinização espontânea (n=69) (o botão permaneceu isolado sem nenhuma manipulação do mesmo). Antes e após os experimentos, as flores foram ensacadas para evitar contato com os visitantes. Para verificar a polinização em condições naturais, foram marcados (170 botões) em sete indivíduos, com livre acesso aos visitantes florais.

Através dos resultados obtidos, foi calculada a Eficácia Reprodutiva ER (% frutos formados em condições naturais/frutos formados por polinização cruzada) (Zapata; Arroyo, 1978). Por fim, o sistema de compatibilidade da espécie foi determinada com base no critério de Bawa (1974), segundo o qual espécies incompatíveis devem produzir, no mínimo, cinco vezes mais frutos por polinização cruzada quando comparado à autopolinização.

Visitantes florais

Os visitantes florais de *Xylopia aromatica* foram observados e coletados no período entre 05h30min e 17h30min, num total de 48 horas de amostragem em quatro dias não-consecutivos. O comportamento dos visitantes nas flores foi registrado por meio de observações diretas e do uso de máquina fotográfica e filmadora, observando-se o horário e a duração da visita.

De acordo com seu comportamento, os visitantes florais foram categorizados em: Legítimos (adentravam na câmara floral, obtendo contato com as estruturas reprodutivas da flor); Ilegítimos (pilhavam o pólen sem entrar em contato com as estruturas reprodutivas) e Fitófagos (visitantes ilegítimos que causavam danos às estruturas reprodutivas sem polinizar). Quando um animal foi visto apenas pousado na flor, sem entrar em contato com as estruturas reprodutivas, sem coletar pólen ou se alimentar da flor, foram chamados apenas de visitantes.

Os insetos foram coletados em rede entomológica e mortos em câmara mortífera contendo acetona comercial (C₃H₆O) e, em

seguida, colocados em frascos de plásticos devidamente identificados e posteriormente encaminhados para identificação (ao menor nível taxonômico possível) por especialistas no Laboratório de Zoologia da UFOB e no Laboratório de Zoologia e Entomologia (LAZOEN) da UNEB/Campus IX, local em que os exemplares testemunho foram armazenados.

Resultados

Fenologia reprodutiva

Durante os 24 meses de observações fenológicas, a *Xylopia aromatica* produziu botões e flores ininterruptamente nos 18 primeiros meses do estudo, mesmo nos meses em que não houve precipitação. No entanto, a produção de flores diminuiu bruscamente no período seco do segundo ano de investigação compreendido entre abril e agosto de 2017. Mesmo tendo ocorrido essa breve interrupção, o contexto geral nos levou a classificar a floração de *X. aromatica* na área estudada como contínua (Figura 3-a).

Em *X. aromatica*, o principal período de produção de botões e flores ocorreu entre os meses de outubro de 2015 e março de 2016. Na área estudada, este espaço de tempo representou o fim da estação seca, toda a curta estação chuvosa e início da próxima estação seca. Durante esse período, o percentual de indivíduos produzindo botões variou entre 90 e 100%, mas com intensidade entre 20 e 50%. Já a proporção de indivíduos com flores abertas variou nesse mesmo período entre 30 e 90%, com intensidade entre 10 e 30%. A sincronia da produção de botões variou entre baixa e alta, e da produção de flores variou entre baixa e assíncrona durante todo o período estudado (Figura 3-b).

Em *X. aromatica*, a presença de frutos (maduros e imaturos) foi notada por todo o ano, caracterizando sua frequência contínua. O maior período de atividade dos indivíduos estudados na produção de frutos imaturos ocorreu entre março e junho de 2016, com pico de 70% em abril daquele ano e intensidade de 20% naquele mesmo mês, período imediatamente após a ocorrência das chuvas na região (Figura 4-a). Já a produção de frutos maduros atingiu maior atividade em novembro de 2015 (antes da ocorrência das chuvas) com 40% dos indivíduos investigados apresentando frutos maduros, mas em baixíssima intensidade (10%). Na área estudada, a produção de frutos imaturos foi, na maior parte do tempo, de baixa sincronia e a produção de frutos maduros variou entre baixa e assíncrona (Figura 4-b).

Biologia floral

A abertura das flores de *Xylopia aromatica* ocorreu no turno matutino (a partir das 06h00) com a abertura de pequenas fendas nos botões. Em algumas flores, notou-se que as pétalas internas iniciam sua abertura antes mesmo de completar a abertura das pétalas externas; logo depois, ocorre a separação das pétalas externas. As flores permaneceram abertas por pouco mais de 24 horas (Figura 5 a-e).

Logo ao abrir, a flor apresentava numerosos estigmas receptivos que liberavam um exsudato viscoso e brilhante; os estigmas permaneceram receptivos até as 7h00 do dia seguinte (Figura 5-f). O início da função masculina com liberação de pólen ocorreu entre as 08h00 e as 9h00 do dia seguinte ao início da abertura. Logo após

o início da liberação do pólen, as pétalas caem (Figura 5d-e). Não houve sobreposição entre as fases femininas e masculinas na mesma flor.

Apesar de nenhum odor ter sido percebido nas flores, estruturas compatíveis com osmóforos foram detectadas em todas partes florais, exceto nos estigmas cuja coloração avermelhada foi provocada pela substância viscosa que o recobre (Figura 6 a-b). O teste com peróxido de hidrogênio, realizado em botões pouco antes de se abrirem, indicou que os estigmas já se encontravam receptivos antes mesmo da abertura floral (Figura 6 c-d). Os grãos de pólen de *X. aromatica* mostraram-se viáveis (95,6%) pouco antes da queda das pétalas, momento em que os grãos de pólen são liberados pelas anteras. Foram observados grãos de pólen em formato de tetrade, corados e morfológicamente uniformes, que foram considerados viáveis (Figura 6-e). Os incolores foram avaliados como inviáveis (Figura 6-f).

Sistema reprodutivo

X. aromatica não apresentou formação de frutos nos tratamentos de autopolinização manual e de autopolinização espontânea. A maior taxa de frutificação foi obtida a partir dos tratamentos de xenogamia (14,2%), seguido por geitonogamia (9,7%). Houve baixa produção de frutos através da polinização natural (grupo controle), com 1,2% de sucesso, o que resultou em uma eficácia reprodutiva de apenas 0,084%. A proporção de frutos produzidos por xenogamia 14,2%, comparado aos produzidos por autopolinização (0%), demonstram a autoincompatibilidade da espécie (Tabela 1).

Visitantes florais

Durante o período estudado, foram encontradas oito variedades de visitantes florais que foram identificados ao menor nível taxonômico possível, sendo 66% em nível de família, 22% de gênero e 11% de espécie. Dentre os tipos de visitantes encontrados, apenas 14,28% eram polinizadores (Tabela 2).

Ao todo, foram registradas 41 visitas. A coleta dos visitantes florais de *Xylopia aromatica* demonstrou que sete famílias de insetos são atraídas por suas flores, sendo a família Curculionidae a mais representativa com 37% das visitas. Porém, 10% das visitas dessa família são feitas por fitófagos representados pela espécie *Rhinocheilus brevicollis* que se alimentava do ovário da flor após a queda das pétalas (Figura 7-g), os outros 27% dos visitantes dessa família, não passíveis de identificação em nível de espécie, foram considerados visitantes legítimos, pois possuíam tamanho corporal proporcional ao da abertura da câmara floral. Esses insetos não foram vistos entrando na câmara, mas foram coletados quando as pétalas caíam e apresentaram nessas ocasiões o corpo coberto de grãos de pólen (Figura 7-c e f). Após a senescência das flores entre 8h00 e 9h00, os besouros visitantes legítimos voavam para outras flores recém abertas e funcionalmente femininas (receptivas) com o corpo coberto de pólen, iniciando um novo ciclo de polinização.

A família Formicidae foi a segunda mais representada com 32% das visitas, seguida pela família Drosophilidae com 17% das visitas. Esses visitantes foram encontrados na maioria dos horários observados. Enquanto os indivíduos de Formicidae se alimentaram das peças florais, os Drosophilidae pousavam em botões e flores.

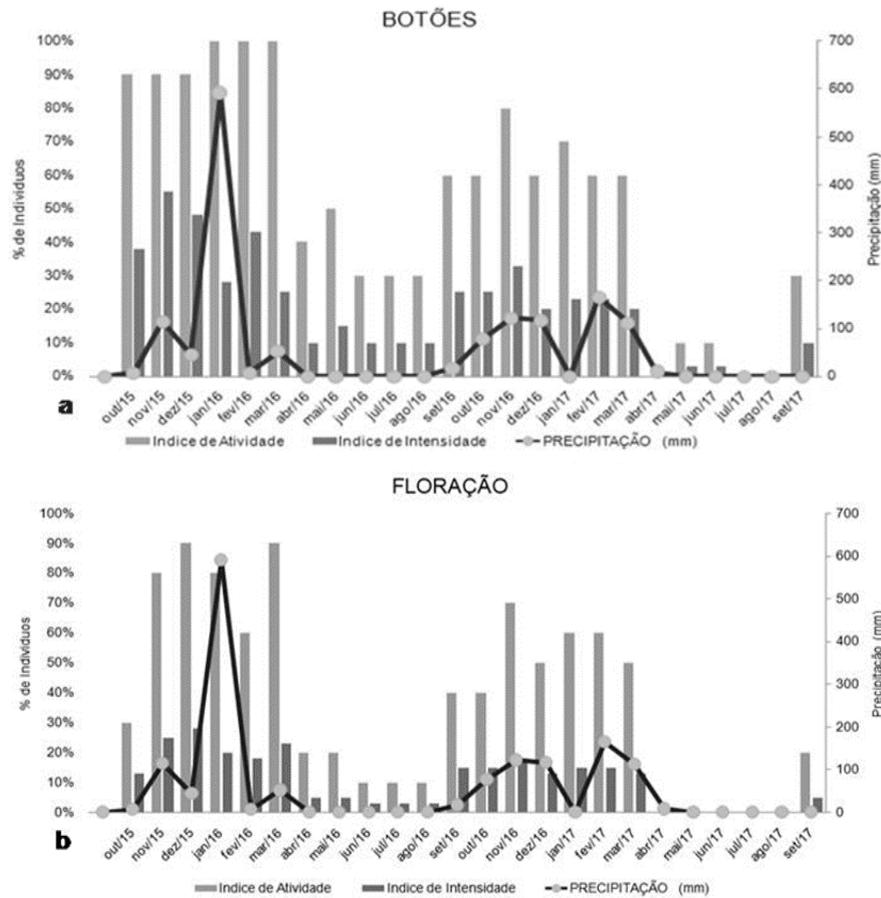


Figura 3. Índice de atividade e intensidade da fenofase de *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. em uma área de Cerrado no Oeste da Bahia e sua relação com a precipitação. **(a)** Atividade e Intensidade dos Botões de *Xylopia aromatica* e **(b)** Atividade e Intensidade da Floração de *Xylopia aromatica*.

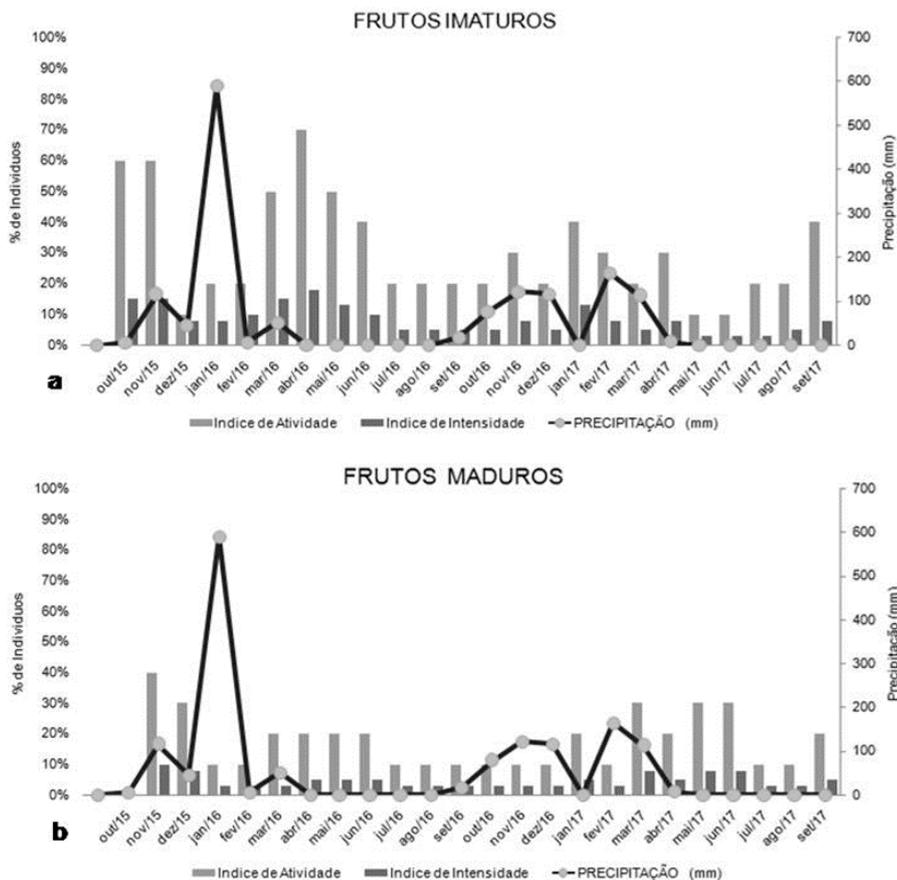


Figura 4. Índice de atividade e intensidade da fenofase dos frutos de *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. em uma área de Cerrado no Oeste da Bahia e sua relação com a precipitação. **(a)** Atividade e Intensidade dos frutos imaturos de *Xylopia aromatica* e **(b)** Atividade e Intensidade dos frutos maduros de *Xylopia aromatica*.

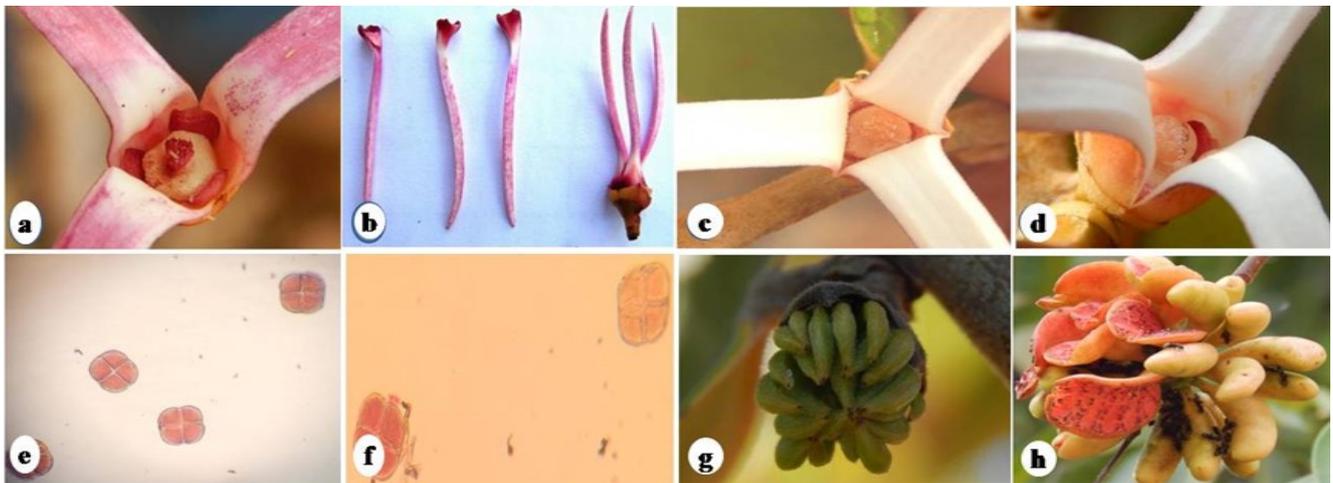


Figura 6. Tratamentos realizados na flor de *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. (a) e (b) Teste de detecção de osmóforos nas peças florais com vermelho neutro; (c) e (d) Utilização de peróxido de hidrogênio para verificar a receptividade estigmática; (e) Grãos de pólen viável (f) Grãos de pólen viável e não viável, teste realizado com carmin acético; (g) Frutos imaturos; (h) Frutos maduros de *Xylopia aromatica* (Annonaceae).



Figura 5. Abertura floral de *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. em uma área de Cerrado no Oeste da Bahia. (a) Botão floral na pré-antese; (b) Abertura de flores em processo e expansão de pétalas 2 horas após o início da antese; (c) Flor totalmente aberta 3 horas após o início da antese; (d) Flor na fase masculina, aproximadamente 24 horas após a antese, com estames caindo e começando a liberação do pólen e as pétalas sendo repelidas; (e) Pétalas desprendidas do receptáculo; (f) Flor no estágio feminino logo após a antese, mas pétalas retiradas manualmente para permitir que o interior da câmara floral seja exibido, os estigmas produzem exsudado, sendo brilhantes e viscosos com a função de aderir aos grãos de pólen.

Tabela 1. Resultados dos testes de polinização controlada em *Xylopia aromatica* em uma área de Cerrado no Oeste da Bahia. ER- Eficácia Reprodutiva (% frutos de polinização natural/ % frutos de polinização cruzada). AI* - Auto Incompatível.

Tratamentos	ER %
Geitonogamia	9,7(4/41)
Xenogamia	14,2 (6/42)
Autopolinização manual	0 (0/16)
Autopolinização espontânea	0 (0/69)
Polinização natural	1,2 (2/170)
ER	0,084%
Sistema reprodutivo	AI*

Tabela 2. Visitantes florais de *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. em uma área de Cerrado no Oeste da Bahia (I - Ilegítimo; L - Legítimo; F - Fitófago; V - Visitante).

Família	Gênero	Espécie	Comportamento	N/F (%)
Apidae	Frieseomelitta	-	I	2 (5)
Chrysomelidae	-	-	F	2 (5)
Curculionidae	-	-	L	11 (27)
Curculionidae	-	<i>Rhinochenus brevicollis</i>	F	4 (10)
Drosophilidae	-	-	V	7 (17)
Formicidae	-	-	F	13 (32)
Meloidae	-	-	V	1 (2)
Tenebrionidae	-	-	F	1 (2)



Figura 7. Visitantes florais encontrados em *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. em uma área de Cerrado no Oeste da Bahia. (a) Abelha do gênero *Frieseomelitta* sp. coletando grãos de pólen; (b) Besouro da família Chrysomelidae; (c), (d), (e) e (f) Besouro da família Curculionidae entrando e saindo da câmara floral coberto por grãos de pólen; (g) Besouro da espécie *Rhinochenus brevicollis* se alimentando do ovário da flor; (h) Drosophilidae pousada no botão; (i) e (j) Formicidae se alimentando dos botões; (k) Besouro da família Meloidae pousado na flor; (l) Besouro da família Tenebrionidae.

As famílias menos frequentes foram Apidae, Chrysomelidae, Meloidae e Tenebrionidae, todas consideradas visitantes ilegítimas. No entanto, *Frieseomelitta* sp. (Apidae) apenas coletava o pólen deixado nas pétalas pelas visitas anteriores sem causar danos à flor, comportamento considerado como 'lixreira' (Figura 7-a); por outro lado, as outras famílias provocaram danos nas flores.

Discussão

Fenologia reprodutiva

Na área estudada, *X. aromatica* apresentou-se com uma espécie que floresce continuamente, com sincronia variando entre média e alta, mas com baixa intensidade. A baixa intensidade da floração em vários meses do ano também foi encontrada em populações de *X. aromatica* estudadas em Rio Verde-GO (Silva, 2016) e em Itirapina-SP (Camargo et al., 2011). A baixa intensidade de floração em uma região onde acreditamos haver baixa disponibilidade de polinizadores como a que estudamos, incentiva o movimento dos mesmos entre diferentes plantas, uma vez que necessitarão de vários indivíduos para satisfazerem seus requerimentos energéticos, o que vem a favorecer a polinização cruzada (Otarola; Rocca, 2014). Outra vantagem é que, em uma escala populacional, a segregação temporal das flores permite aumentar a quantidade de cruzamentos com indivíduos geneticamente diferentes, favorecendo a variabilidade genética da espécie (Kudo, 2006) e a permanência dos polinizadores no local com a oferta constante de recursos.

Muito embora a produção de botões e flores tenha sido contínua, o fim da estação seca desencadeou um aumento na proporção de indivíduos em floração, atividade que veio a decrescer somente com o fim das chuvas. Esse tipo de floração, que ocorre en-

tre o fim da estação seca e o início do período chuvoso, sugere que a floração independe do regime pluviométrico da região e que a indução floral é decorrente de outros fatores que não a reidratação dos tecidos (Bulhão; Figueiredo, 2002). Em *X. aromatica*, esses fatores parecem ser a alta incidência de luz e o tamanho do dia que funcionam como gatilho, aumentando a atividade reprodutiva da planta (Camargo et al., 2011).

A frutificação de *X. aromatica* ocorreu durante todo o período estudado, mas geralmente com poucos indivíduos expressando esta fenofase e em baixa intensidade, fato que possivelmente está atribuído à baixa quantidade de polinizadores legítimos no local estudado. No entanto, este tipo de estratégia permite a interação com diferentes parceiros, favorecendo a produção de sementes com elevada diversidade genética.

Ademais, conforme explicou Locardi (2011), o fato da floração de *X. aromatica* aumentar no fim da estação seca e início da chuvosa favorece que os poucos frutos formados (zoocóricos, secos e deiscetes) estejam no ambiente ao fim do período de precipitação e tenham todo o período seco para se desenvolver e lançar suas sementes no ambiente antes da chegada das próximas chuvas. A maturação dos frutos durante a estação seca também pode proporcionar às sementes maior possibilidade de germinação e crescimento das plântulas durante a estação chuvosa subsequente.

Biologia floral

Xylopia aromatica apresentou-se como uma espécie monóica. As flores se abrem nas primeiras horas da manhã e duram pouco mais de 24 horas (aproximadamente 26h). Ao abrir, as flores já apresentam estigmas receptivos permanecendo assim durante a maior parte do seu tempo de vida, e vindo a liberar os grãos de pó-

len somente na última hora da antese (Dicogamia). Este curto período de antese, sobretudo no que se refere ao período destinado à fase masculina, difere de outras espécies da família Annonaceae como, por exemplo, *X. championii*, cujo período de atividade sexual é de dois dias, havendo um intervalo de 8 horas entre a fase feminina e masculina da flor que dura cerca de 17 horas (Ratnayak et al., 2007).

Xylopia aromatica apresentou dicogamia do tipo protogínica, na qual a antese ocorre em duas etapas distintas: a primeira fase é feminina, seguida pela masculina, sem que haja sobreposição dessas fases na mesma flor. A protoginia é uma estratégia fortemente evidenciada na família Annonaceae e está intimamente associada a uma elevação da temperatura da câmara floral (termogênese). Esse aumento da temperatura costuma ocorrer nas primeiras horas da noite e varia entre 10-15°C acima da temperatura ambiente, favorecendo a atração de besouros polinizadores (Gottsberger, 2012).

Em *X. aromatica*, os testes revelaram a presença de osmóforos em diferentes partes florais. Essas estruturas são responsáveis pela síntese e liberação de substâncias voláteis durante a antese, capazes de atrair os polinizadores para a câmara floral (Teixeira et al., 2014). Segundo Gottsberger (2012), na família Annonaceae, o odor é a principal atração para os polinizadores. A maioria das espécies dessa família, entre elas *X. aromatica*, libera odores capazes de atrair besouros (Maia et al., 2012); no entanto, nos indivíduos investigados, o odor foi imperceptível durante as horas estudadas. Em Annonaceae (e outras famílias) a elevação da temperatura e a volatilização do odor ajudam na atração dos polinizadores a longas distâncias (Silva; Neta, 2010; Goodrich; Katherine, 2012), favorecendo um clima adequado a dormida e a cópula desses insetos.

Sistema Reprodutivo

Assim como outras espécies da família Annonaceae, *X. aromatica* não produziu frutos em nenhum dos experimentos de autopolinização realizados. Isto costuma ser explicado pela ocorrência da protoginia nesta família, um mecanismo temporal responsável pela separação das fases masculina e feminina da flor, sem que haja qualquer sobreposição entre elas, e com a precedência da fase feminina, ou seja, quando há liberação do pólen, o estigma já não poderia mais recebê-lo (Endress, 2010; Paulino-Neto, 2015; Fachardo et al., 2015). No entanto, Gottsberger et al. (2014) afirma que, em Annonaceae, no início da fase estaminada, os estigmas ainda estão levemente receptivos; haveria, portanto, um curto período de sobreposição entre a longa fase pistilada e a curta fase estaminada em que a autopolinização poderia ocorrer o que não foi registrado no presente estudo.

Em nosso estudo, *X. aromatica* mostrou-se uma espécie fortemente dependente de vetores externos para a transferência de pólen, visto que formou frutos nos experimentos de xenogamia e geitonogamia. No entanto, a inexpressiva formação de frutos por polinização natural, se comparados aos formados por polinização cruzada, revelou uma baixa eficácia reprodutiva da espécie na área estudada. Isso sugere que, naquele local, os polinizadores não estão garantindo fluxo suficiente de pólen: fato confirmado pelo baixo número de visitas legítimas registradas em nossas observações.

Visitantes florais

Diferentes tipos de visitantes florais foram registrados em nossas observações, a maioria deles ilegítimos e causadores de danos às partes florais, tanto férteis, quanto inférteis, por meio da predação. Dentre os visitantes, apenas um besouro pertencente à família Curculionidae foi apontado como polinizador legítimo. A polinização por besouros é comumente associada às espécies da família Annonaceae, devido à presença de uma câmara floral, considerada uma importante adaptação para a polinização por besouros. A câmara é formada pelo arranjo das pétalas e sépalas dobradas para o centro da flor, formando uma espécie de “salão” ao redor do androceu e do gineceu, cuja função é a de proteger os visitantes contra inimigos naturais e intempéries ambientais (chuva, frio, vento), bem como servir como local para acasalamento e ovoposição retendo calor (Paulino-Neto, 2014).

No entanto, diferente de outras Annonaceae, *X. aromatica* tem uma pequena câmara floral com a entrada quase fechada o que limita a entrada da maioria dos visitantes florais, tais como *Rhinochenus brevicollis*, encontrado em nosso estudo, de modo que apenas pequenos insetos como o Curculionidae, que encontramos, podem entrar nas flores e desempenhar o papel de polinizador da espécie.

Muito embora nosso estudo tenha apontado *X. aromatica* como uma espécie polinizada apenas por um Cucurliionidae, outros estudos apontam que a espécie também é polinizada por Trips, Nitidulidae e alguns Staphylinidae (Paulino-Neto, 2014).

Por sua vez, do ponto de vista dos visitantes ilegítimos, aproximadamente metade das visitas registradas em *X. aromatica* foi feita por insetos que consumiam suas partes florais carnosas. De acordo com Paulino-Neto (2014), esses insetos florívoros costumam penetrar no interior da câmara floral, perfurar os ovários da flor, consumir os óvulos/ou ovipor dentro do ovário, sendo responsáveis por uma baixíssima produção de frutos e altas taxas de aborto, prejudicando o desenvolvimento dos frutos. Nesse sentido, a estratégia de floração adotada por *X. aromatica* - com poucos indivíduos florindo e em baixa intensidade - representa uma forma de diminuir o dano por herbívoros que é mais intenso no pico de floração (Otarola; Rocca, 2014).

Diante disso, acreditamos que a baixa riqueza de visitantes legítimos e a grande quantidade de visitas feitas por visitantes ilegítimos predadores das partes florais podem ter contribuído para a baixa formação de frutos na espécie na área em que o nosso estudo foi desenvolvido.

Conclusão

1. *Xylopia aromatica* apresenta características florais relacionadas à polinização por besouros, fato que, associado à presença de insetos da família Curculionidae em sua câmara floral, permitem indicar esses insetos como polinizadores.; 2. *Xylopia aromatica* possui poucos insetos especializados em sua polinização devido ao pequeno tamanho de sua câmara floral. A baixa frequência desses polinizadores, associada à grande quantidade de fitófagos das flores, é responsável pela baixa produção de frutos na espécie; e 3. Os dados obtidos do sistema reprodutivo de *Xylopia aromatica* indicam que esta espécie é autoincompatível, produzindo frutos exclusivamente por polinização cruzada, revelando, desse modo, a dependência de polinizadores especializados para o fluxo gênico dessa espécie.

Referências

- Almeida EF, Potiguara RCV, Macedo EG, Lins ALFA. Anatomia foliar de espécies de *Xylopia* L. (Annonaceae) ocorrentes no Parque Ecológico de Gunma, Santa Bárbara, estado do Pará. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi* 2009;4(2):175-194.
- Batistella M, Guimarães M, Miranda EE, Vieira HR, Valladares GS, Mangabeira JAC, Assis MC. Monitoramento da expansão agropecuária na Região Oeste da Bahia [Monitoring agro-pastoral expansion in the western region of Bahia], Campinas, Brazil: EMBRAPA-Monitoramento por Satélite;2002.
- Bawa KS. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community and their evolutionary significance. *Evolution* 1974;28:85-92.
- Bencke CSC, Morellato LPC. Estudo comparativo da fenologia de nove espécies arbóreas em três tipos de floresta atlântica no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 2002;25:237-248.
- Bulhão CF, Figueiredo PS. Fenologia de leguminosas arbóreas em uma área de cerrado marginal no nordeste do Maranhão. *Revista Brasileira de Botânica* 2002;25:361-369.
- Camargo MGG, Souza RM, Reys P, Morellato LPC. Effects of environmental conditions associated to the cardinal orientation on the reproductive phenology of the cerrado savanna tree *Xylopia aromatica* (Annonaceae). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 2011;83:1007-1019.
- Chase MW, Reveal JL. A phylogenetic classification of the land plants to accompany APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 2009;161(2):122-127.
- Chatrou LW, Pirie MD, Erkens RHJ, Couvreur TLP, Neubig KMJ, Abbott R, Mols JB, Maas JW, Saunders RMK, Chase MW. A new subfamilial and tribal classification of the pantropical flowering plant family Annonaceae informed by molecular phylogenetics. *Botanical Journal of the Linnean Society* 2012;169(1):5-40.
- Chatrou LW, Rainer H, Maas PJM. Annonaceae (Soursop Family). In: Smith N, Mori SA, Henderson A, Stevenson DW, Heald SV. *Flowering Plants of the Neotropics*. New York: The New York Botanical Garden; 2004.p. 18-20.
- Costa RB, Kageyama PY, Mariano G. Estudo do sistema de cruzamento de *Anadenanthera falcata* Benth. *Vochysia tucanorum* Mart. e *Xylopia aromatica* Baill. em área de cerrado. *Revista Brasileira de Sementes* 1992;14:93-96.
- Dafni A. *Pollination ecology*. Oxford: Oxford University Press; 1992.
- Dias MC, Kinoshita LS. A New Species of *Xylopia* L. (Annonaceae) From Bahia, Brazil. *Kew bulletin* 1998;53:471-474.
- Dos Santos FAM. Estrutura populacional de *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. e de *Roupala montana* Aubl. em fragmentos de cerrado no Estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica* 2007;30(3):501-507.
- Endress PK. The Evolution of Floral Biology in Basal Angiosperms. *Philosophical Transactions Of The Royal Society B: Biological Sciences* 2010;365(1539):411-421.
- Fachardo ALS, Reys P, Soares MP. Biologia floral e polinização de Annonaceae em um fragmento de Cerrado em regeneração. *Revista Interface (Porto Nacional)* 2015;09.
- Goodrich KR. Floral scent in Annonaceae, *Botanical Journal of the Linnean Society* 2012;169(1):262-279.
- Gottsberger G. As anonáceas do cerrado e a sua polinização. The Annonaceae of the Brazilian cerrado and their pollination. *Revista Brasileira de Biologia* 1994; 54(3):391-402.
- Gottsberger G. Evolutionary steps in the reproductive biology of Annonaceae. *Revista Brasileira de Fruticultura* 2014; (36): p.32-42.
- Gottsberger G. How diverse are Annonaceae with regard to pollination? *Botanical Journal of the Linnean Society* 2012;169(1):245-261.
- Gottsberger G. Some aspects of beetle pollination in the evolution of flowering plants. In: *Flowering Plants: Evolution and Classification of Higher Categories Symposium*. Hamburg;1977. p. 211-226.
- Ikemoto E, Hornink GG, Ricarte JD, Misae T. Análise da Estrutura Espacial de *Xylopia aromatica* em um Trecho de um Fragmento de Cerrado no Município de Itirapina-SP. Universidade Estadual de Campinas- São Paulo. 1992.
- Instituto Nacional de Meteorologia-INMET [Internet]. [acesso em 10 ago 2017]. Disponível em: <http://www.inmet.gov.br>.
- Jürgens A, Webber AC, Gottsberger G. Floral scent compounds of Amazonian Annonaceae species pollinated by small beetles and thrips. *Phytochemistry* 2000;55(6):551-558.
- Kishore K, Shukla AK, Babu N, Sarangi DN, Patanayak S. Pollination biology of *Annona squamosa* L. (Annonaceae): Evidence for pollination syndrome. *Scientia horticultrae* 2012;144:212-217.
- Kudo G. Flowering phenologies of animal-pollinated plants: reproductive strategies and agents of selection. In: Harder LD, Barrett SCH. *Ecology and Evolution of Flowers*. Oxford: Oxford University; 2006. p. 139-158.
- Locardi B. Influência da variação sazonal da temperatura e umidade do solo na germinação de sementes de espécies do cerrado: *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. (Annonaceae), *Banisteriopsis variabilis* B. Gates (Malpighiaceae) e *Vochysia tucanorum* Mart. (Vochysiaceae). Dissertação [Mestrado em Ciências Biológicas]- Universidade de São Paulo;2011.
- Lopes CJ, Silva MR. Diversity and characterization of Annonaceae from Brazil. *Revista Brasileira de Fruticultura* 2014;36 SPE1.
- Maas PJ, Kamer HMD, Junikka L, Mello-Silva RD, Rainer H. Annonaceae from Central-eastern Brazil. *Rodriguésia* 2001;52-80.
- Maas PJ, Westra LY, Vermeer M. Revision of the neotropical genera *Bocageopsis*, *Onychopetalum*, and *Unonopsis* (Annonaceae). *Blumea-Biodiversity, Evolution and Biogeography of Plants* 2007;52(3): 413-554.
- Maia ACD, Dötterl S, Kaiser R, Silberbauer-Gottsberger I, Teichert H, Gibernau M, Navarro DMAF, Schindwein C, Gottsberger G. The key role of 4-methyl-5-vinylthiazole in the attraction of scarab beetle pollinators: a unique olfactory floral signal shared by Annonaceae and Araceae. *Journal Chemical Ecology* 2012;38:1072-1080.
- Newstrom LE, Frankie GW, Baker HG. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 1994;26:141-159.
- Opedal ØH, Albertsen E, Armbruster WS, Pérez-Barrales R, Falahati-Anbaran M, Pélabon C. Evolutionary consequences of ecological factors: pollinator reliability predicts mating-system traits of a perennial plant. *Ecology Letters* 2016; 19:1486-1495.
- Otarola MF, Rocca MA. Flores no tempo: a floração como uma fase da fenologia reprodutiva. In: AR Rech, Agostini K, Oliveira PE, Machado IC. (Eds.), *Biologia da polinização*. Rio de Janeiro: Editora Projeto Cultural;2014. p. 113-126.
- Paulino-Neto HF. Polinização por besouros. In: *Biologia da polinização*. Rio de Janeiro: projeto cultural; 2014.
- Peel MC, Finlayson BL, McMahon TA. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences* 2007;11:1633-1644.
- Ratnayak ERMCS, Gunatilleke IAUN, Wijesundara DSA, Saunders RMK. Pollination ecology and breeding system of *Xylopia championii* (Annonaceae): Curculionid beetle pollination, promoted by floral scents and elevated floral temperatures. *International Journal of Plant Sciences* 2007;168(9):1255-1268.
- Rech AR, Jorge LR, Ollerton J, Sazima M. Pollinator availability, mating system and variation in flower morphology in a tropical savanna tree. *Acta Botanica Brasílica* 2018;32(3):462-472.
- Ribeiro JF, Walter BMT. Fitofisionomias do bioma Cerrado In: Sano SM, Almeida SP(Ed.). *Cerrado: Ambiente e Flora*. Brasília: Embrapa Cerrados; 1998. p.89-166.
- Richardson JE, Chatrou LW, Mols JB, Erkens RHJ, Pirie MD. Historical biogeography of two cosmopolitan families of flowering plants: Annonaceae and Rhamnaceae. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 2004;359(1450):1495-1508.

- Silberbauer-Gottsberger I, Gottsberger G, Webber AC. Morphological and functional flower characteristics of New and Old World Annonaceae with respect to their mode of pollination. *Taxon* 2003;52(4):701-718.
- Silva CA, Neta AMD. Aspectos reprodutivos e visitantes florais de *Duguetia marcgraviana* Mart. (Annonaceae) na região sudoeste de Mato Grosso. *Biotemas* 2010;23:69-76.
- Silva PO. Estratégias fenológicas reprodutivas de *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. (Annonaceae) em área de Cerrado. *Cernea* 2016;22(1):129-136.
- Teixeira SP, Marinho CR, Paulino JV. A flor: Aspectos morfofuncionais. In Rech AR, K., Agostini, Oliveira PE, Machado IC. *Biologia da Polinização*. Rio de Janeiro: Projeto Cultural; 2014. p. 45-69.
- Thomas DC, Chatrou LW, Stull G, Johnson D, Harris D, Thongpaiboj U, Saunders RMK. The historical origins of Palaeotropical intercontinental disjunctions in the pantropical flowering plant family Annonaceae. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 2015;17:1-16.
- Vogel S. Duftdrüsen Im Dienste der Bestäubung Über Bau und Funktion der Osmophoren. *Akad. Wiss. Lit, Mainz Abh. math. naturwiss* 1963;10:600-763.
- Zapata TR, Arroyo MTK. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous forest in Venezuela. *Biotropica* 1978;10:221-230.

Biología floral, fenología reproductiva y polinización de *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. (Annonaceae) em un área de Cerrado en el oeste de Bahía

Annonaceae es una familia de plantas comunes en el Cerrado de Bahía Occidental. Sin embargo, los estudios sobre su biología floral, reproductiva y fenológica, así como los datos sobre sus polinizadores, son raros en esta región. Una especie común en esta área es *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart., cuyos aspectos reproductivos son poco conocidos. Esto motivó el presente trabajo, destinado a estudiar la biología floral y reproductiva, la fenología y los polinizadores de esta especie. El estudio se llevó a cabo en un área de Cerrado en el municipio de Barreiras, estado de Bahía, de octubre de 2015 a septiembre de 2017. Incluyó análisis de fenología reproductiva, observaciones de biología floral, cruces del sistema reproductivo y observaciones de visitantes florales. Las flores de *X. aromatica* son dicogámicas, protogínicas. La floración es sincrónica y continua, permitiendo el flujo genético entre los individuos de la especie. Entre los visitantes florales, un *Curculionidae* fue el único encontrado dentro de la cámara floral. La protoginia de *X. aromatica* evita la autopolinización, evidenciando la dependencia de los polinizadores para su éxito reproductivo. La mayor formación de frutos por polinización cruzada, junto con la baja tasa de geitonogamia, sugiere un sistema reproductor autoincompatible para esta especie.

Palabras clave: Protoginia. Polinización por escarabajos. Sistema reproductivo.

Biologie florale, phénologie de la reproduction et pollinisation de *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. (Annonaceae) dans une région de Cerrado à l'ouest de Bahia

La famille *Annonaceae* est une plante commune dans le Cerrado de l'ouest de Bahia, mais les études sur sa biologie florale, reproductrice et phénologique dans la région, ainsi que les données sur ses pollinisateurs, sont rares. L'une des espèces les plus communes est la *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart., dont les aspects relatifs à la reproduction, objectif de ce travail, sont peu connus. Cet article réalise aussi une étude de la biologie florale et reproductrice, la phénologie et les pollinisateurs de cette espèce. L'étude a été développée entre octobre 2015 et septembre 2017 dans une région de Cerrado de la municipalité de Barreiras, dans l'État de Bahia, pendant laquelle ont été faites des analyses de la phénologie de la reproduction et des croisements du système de reproduction, ainsi que des observations sur la biologie florale et sur des visiteurs floraux. Les fleurs de *X. aromatica* sont dichromatiques du type protogynes. La floraison est synchrone et continue, permettant le flux génétique entre les individus de l'espèce. Parmi les visiteurs floraux, un *Curculionidae* a été le seul trouvé à l'intérieur de la chambre florale. La protogynie de *X. aromatica* empêche l'autopollinisation, ce qui met en évidence la dépendance des pollinisateurs pour son succès reproductif. La formation plus élevée de fruits par pollinisation croisée, associée au faible taux de géitonogamie, suggère un système de reproduction auto-incompatible pour cette espèce.

Mots clés: Protogynie. Pollinisation par les coléoptères. Système reproducteur.