

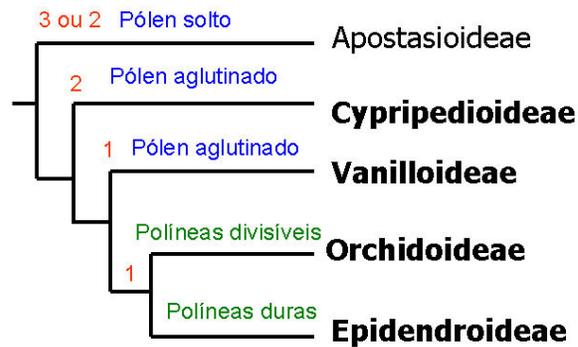
ORQUÍDEAS BRASILEIRAS E ABELHAS

Texto e fotos: Rodrigo B. Singer

Agradecimentos a Rosana Farias-Singer

ORQUÍDEAS: DIVERSIDADE E MORFOLOGIA GERAL

As orquídeas (família Orchidaceae) constituem um dos maiores (ca. 19.500 spp.) e mais diversos agrupamentos de angiospermas. Hoje são aceitas cinco subfamílias dentro de Orchidaceae (Cameron et al. 1999, Judd et al. 1999) (**Figura 1**). Como um todo, a família Orchidaceae é notável pela sua diversificada morfologia floral e vegetativa. No entanto, o estereótipo (flores grandes e muito ornamentais, presença de “pseudobulbos”, etc.) que a maioria das pessoas têm em relação à Orchidaceae diz respeito apenas a caracteres morfológicos próprios de uma das cinco subfamílias (Epidendroideae). No entanto, há caracteres comuns a todas as orquídeas: o ovário é ínfero, sincárpico (carpelos fusionados). O perianto consta de dois verticilos trímeros (3 sépalas e 3 pétalas) (**Figura 2**), sendo que a pétala mediana com frequência é maior e apresenta glândulas (nectários, glândulas de óleo, osmóforos, etc.) ou ornamentações (calos) com funções relacionadas ao processo de polinização. Por ser morfológicamente diferenciada, a pétala mediana é denominada de “labelo” (lábio, em latim). A posição original do labelo (para cima) é modificada durante a ontogênese da flor. O pedicelo floral, o ovário ou ambos sofrem uma torção (ressupinação) que faz com que o labelo seja apresentado para baixo por ocasião da abertura da flor. Assim, o labelo pode atuar como plataforma de pouso ou guia mecânica para os polinizadores. Androceu e gineceu encontram-se fusionados em maior ou menor grau, formando uma estrutura única denominada **coluna** (**Figuras 2 e 3**). O número de anteras férteis em geral é muito reduzido (normalmente uma, mas raramente duas ou – muito mais raramente - três) (**Figura 1**). As sementes são em geral muito reduzidas e carecem de endosperma. Durante o processo de germinação estabelece-se uma simbiose entre fungos e a semente. O fungo providencia ao embrião nutrientes, sem os quais o processo de germinação não seria possível na natureza.



Relações filogenéticas entre as subfamílias de Orchidaceae (modificado de Cameron et al., 1999).
As subfamílias em negrito estão representadas no Brasil.
(*) Número de anteras férteis
(*) e (*) Tipo de agregação do pólen.

Figura 1: legenda na própria figura

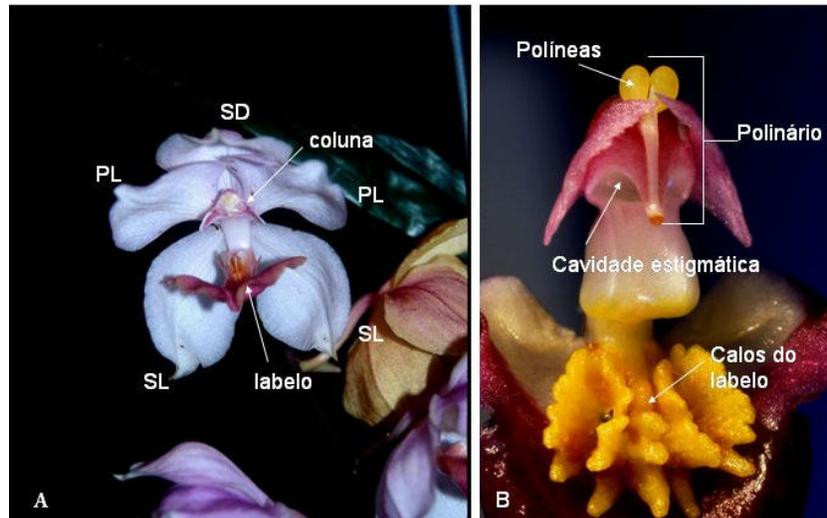


Figura 2: morfologia geral da flor de Orchidaceae (Epidendroideae). A) Flor - *Acacallis cyanea* (Epidendroideae: Zygopetalinae). B) Coluna - *Oncidium* sp. (Epidendroideae: Oncidiinae). Sd: sépala dorsal. Sl: sépalas laterais. Pl: pétalas laterais.

Em duas subfamílias (Orchidoideae e Epidendroideae) o pólen encontra-se empacotado na forma de políneas (**Figuras 2 e 3**). Por sua vez, as políneas podem estar unidas a outras estruturas originadas na coluna, que coadjuvam na retirada das políneas durante o processo de polinização. O conjunto formado pelas políneas e as antes citadas estruturas adicionais,

denomina-se **polinário** (**Figura 3**). Na subfamília Orchidoideae as políneas são de textura quebradiça ou compostas por grande número de subunidades menores (**Figura 3**). Em ambos os casos, o conteúdo polínico das políneas é gradativamente depositado na superfície estigmática das flores durante o processo de polinização. Na subfamília Epidendroideae, as políneas apresentam-se como estruturas globosas de consistência cerosa ou cartilaginosa, que não se fragmentam (**Figura 3**). Vale salientar que nas outras três subfamílias de Orchidaceae o pólen apresenta-se solto (Apostasioideae) ou aglutinado (Cypripedioideae, Vanilloideae), mas sem formar verdadeiras políneas (**Figuras 1 e 3**). Devemos ainda salientar que existem exemplos de orquídeas que formam políneas que não apresentam estruturas que coadjuvem na sua remoção da coluna. Estas políneas aderem nos polinizadores graças a secreções originadas no gineceu.

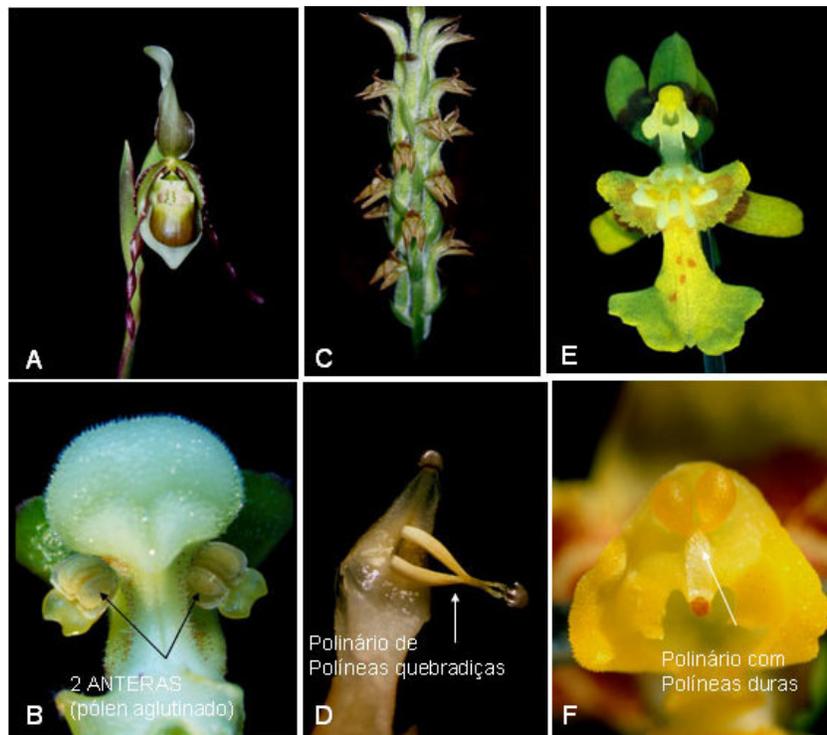


Figura 3: aspecto geral e coluna em três subfamílias de Orchidaceae. A-B) *Phragmipedium vittatum* (Cypripedioideae). C-D) *Sarcoglottis ventricosa* (Orchidoideae). E-F) *Oncidium* sp (Epidendroideae). E) Flor de *Oncidium cognauxianum*. F) Coluna de *Oncidium flexuosum*.

A subfamília Epidendroideae é a mais numerosa e, certamente, a melhor representada no Brasil. Talvez por isto, a maior parte das pessoas associam Orchidaceae com caracteres morfológicos próprios desta subfamília.

A marcante morfologia floral das Orchidaceae faz com que seja relativamente fácil acompanhar o processo de polinização. Por sua vez, numerosas estratégias de atração aos polinizadores surgiram nesta família tornando o estudo da biologia floral destas plantas um fascinante exercício de biologia integradora.

Nas orquídeas da subfamília Apoistasioideae, o pólen (solto) atua como recompensa aos polinizadores (Kocyan & Endress 2001). Nos grupos que formam políneas, o empacotamento do pólen dificulta ou impossibilita seu uso por parte dos potenciais polinizadores. Numerosas orquídeas oferecem néctar aos polinizadores. Este néctar, com frequência é oferecido em longas estruturas (geralmente prolongamentos do labelo) com forma de nectários ou esporões. Outras orquídeas oferecem óleos florais secretados em glândulas complexas denominadas elaióforos (**Figura 4**). Há ainda recompensas florais menos comuns, tais como tricomas, resinas (**Figura 4**) ou até compostos aromáticos. Ainda, numerosas orquídeas não oferecem recompensa nenhuma aos polinizadores. São assim chamadas “orquídeas de engodo”. Muitas destas orquídeas apresentam conjuntos de caracteres (cores, fragrâncias florais, etc.) que atraem animais a procura de comida. Outras orquídeas “de engodo” apresentam estratégias mais sofisticadas. Este é o caso das orquídeas polinizadas por “pseudocópula”. Estas orquídeas produzem fragrâncias florais que mimetizam os feromônios sexuais de fêmeas de insetos (em geral, Hymenoptera). Ainda, há caracteres que reforçam a semelhança das flores com a das fêmeas de insetos mimetizadas. O labelo se apresenta piloso e superficialmente semelhante a um inseto. Insetos machos atraídos pela fragrância floral tentam copular com as flores e as polinizam ao longo de sucessivas visitas.

Estima-se que um 60 % das espécies de orquídeas sejam polinizadas por diferentes tipos de Hymenoptera. Há também orquídeas polinizadas por aves, lepidópteros (diurnos e noturnos), dípteros e besouros. Existem também espécies que se autopolinizam espontaneamente (autógamas). Em geral, espécies autógamas apresentam flores de cores pálidas e estruturas secretoras (ex: nectários) reduzidas ou ausentes. Com frequência, modificações morfológicas da coluna facilitam a autopolinização.

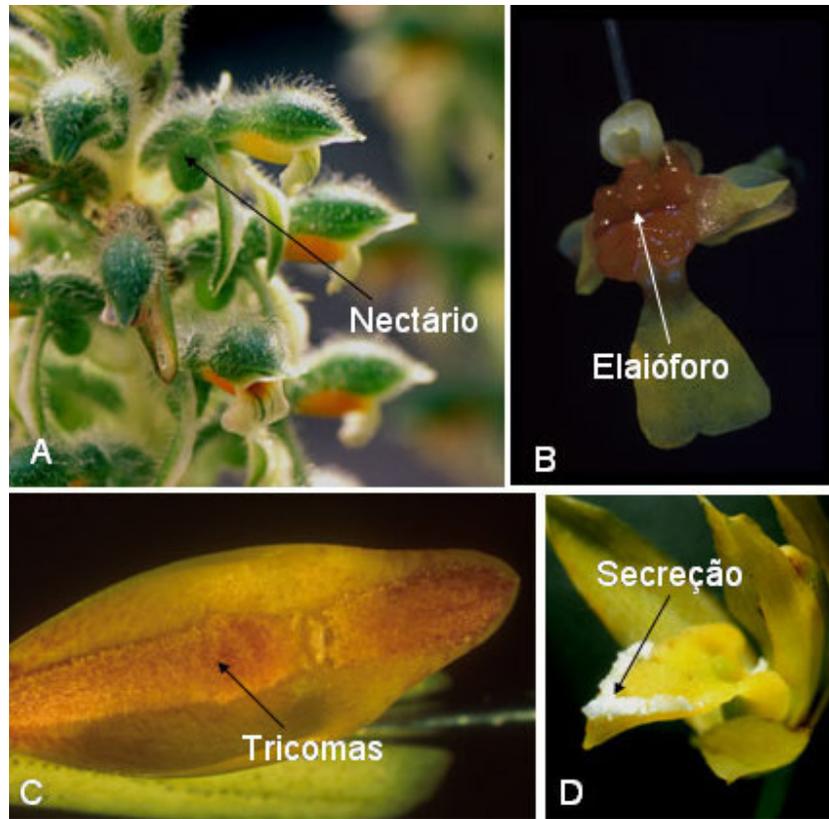


Figura 4: exemplos de adaptações para atrair polinizadores. A) Nectários em *Pelexia oestrifera* (Orchidoideae: Spiranthinae). B) Elaióforo (glândulas de óleo) em *Oncidium hookerii* (Epidendroideae). C) Coxins de tricomas em *Maxillaria brasiliensis* (Epidendroideae: Maxillariinae). D) Secreção de consistência cerosa em *Maxillaria cerifera* (Epidendroideae: Maxillariinae).

GRUPOS DE ABELHAS IMPORTANTES NA POLINIZAÇÃO DE ORQUÍDEAS NATIVAS

ABELHAS HALICTIDAE

As abelhas da família Halictidae são importantes na polinização de numerosas orquídeas brasileiras, embora sua importância tenha vindo à tona apenas recentemente (Singer & Cocucci 1999a, Singer & Sazima 2001a, Singer 2003). A seguir, os agrupamentos taxonômicos de orquídeas polinizados por estas abelhas de que temos conhecimento até o presente:

Subfamília Orchidoideae, subtribo Spiranthinae: vários gêneros de abelhas Halictidae (*Augochloropsis*, *Pseudoaugochlora*, etc.) tem sido documentados como polinizadores das flores de orquídeas terrestres do gênero *Cyclopogon* (Singer & Cocucci 1999a, Singer & Sazima 1999) (**Figura 5**). Estas orquídeas apresentam flores modestas, tubulosas e branco-esverdeadas, que oferecem néctar. O polinário destas orquídeas se adere na superfície ventral do labrum destas abelhas enquanto estas tentam sugar o néctar secretado por nectários presentes no labelo, logo embaixo da coluna (**Figura 5**).

Subfamília Orchidoideae, subtribo Prescottinae: abelhas do gênero *Augochloropsis* foram encontradas polinizando as minúsculas flores de *Prescottia densiflora* Lindl. (Singer & Cocucci 1999a, Singer & Sazima 2001a). Estas flores apresentam uma coloração branca ou branco-rosada e também produzem néctar. As flores depositam os polinários na superfície ventral da probóscide das abelhas.

Subfamília Epidendroideae, subtribo Angraeciinae: abelhas do gênero *Pseudoaugochlora* (*P. graminea*) polinizam as flores de *Campylocentrum aromaticum*, uma orquídea monopodial bastante freqüente nas florestas com *Araucaria* (Singer & Cocucci 1999a). As flores desta orquídea são muito perfumadas e oferecem néctar em estruturas de tipo “esporão”. Os diminutos polinários se fixam na superfície ventral da probóscide das abelhas. Vale salientar que as orquídeas Angraeciinae são muito diversificadas no Madagascar e na África, onde são polinizadas principalmente por mariposas da família Sphingidae (Van der Cingel 2001).



Figura 5: Exemplo de orquídea polinizada por abelhas Halictidae. A) *Cyclopogon congestus*, aspecto da flor. B) Abelha *Pseudoaugochlora* com polinário aderido na face ventral do labrum.

ABELHAS APIDAE:

ABELHAS COLETORAS DE ÓLEOS

Vários gêneros de abelhas Neotropicais coletam óleos florais em diversas famílias de angiospermas (Malpighiaceae, algumas Iridaceae, Krameriaceae, algumas Orchidaceae). Estas plantas secretam os óleos em estruturas glandulares complexas denominadas elaióforos. Os elaióforos podem ser epidermais (os óleos são secretados por tecidos epidermais) ou tricomáceos (formados por grande quantidade de tricomas secretores) (**Figura 6**). As fêmeas (e mais raramente, os machos) destas abelhas apresentam adaptações morfológicas que lhes permitem coletar estes óleos. Os óleos, misturados com pólen são oferecidos como alimento às larvas e, ao que parece, servem também como material isolante para os ninhos. A química destes óleos florais de orquídeas está sendo estudada por pesquisadores do Instituto de Química, na Unicamp (Reis et al., 2000). As abelhas coletoras de óleos eram antes incluídas em uma família própria, denominada Antophoridae. Hoje, estas abelhas estão inseridas em várias subtribos da família Apidae. A seguir, alguns exemplos de orquídeas brasileiras polinizadas por estas abelhas. Todas estas orquídeas pertencem a subfamília Epidendroideae.

Subtribo Oncidiinae: Um macho de *Tetrapedia diversipes* foi capturado enquanto polinizava flores de *Oncidium paranaense* (Singer & Cocucci 1999b). Ainda precisa ser esclarecido qual seria o uso que os machos destas abelhas dão aos óleos. Uma fêmea de *Tetrapedia* sp. foi capturada na Unicamp enquanto polinizava as flores de *Oncidium pubes* (Singer 2003) (**Figura 6**). Esta abelha estava claramente coletando óleos secretados em um complexo elaióforo epidermal. Recentemente (janeiro de 2004), foi observada uma grande fêmea de *Epicharis* sp visitando e polinizando (a abelha claramente levava um polinário embaixo das antenas) flores de *Oncidium jonessianum* (Singer & Farias-Singer, inédito) na região de Sidrolândia, Mato Grosso do Sul. A visita foi muito rápida e não foi possível estabelecer se a abelha tinha coletado alguma substância nas flores.

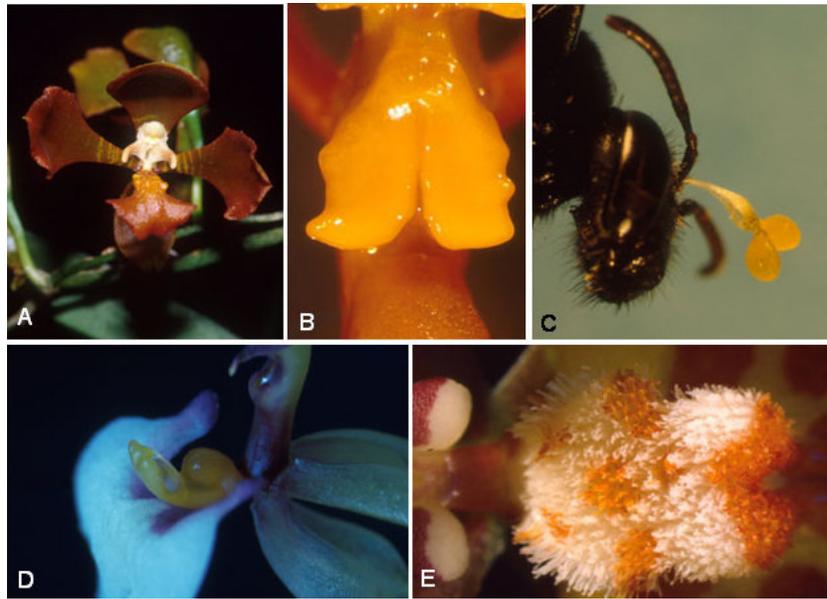


Figura 6: polinização de orquídeas por abelhas coletoras de óleos. A) Flor de *Oncidium pubes* (Epidendroideae: Oncidiinae). B) Elaióforo de *O. pubes*. C) Fêmea de *Tetrapedia* sp com polinário de *Oncidium pubes*. D) Elaióforo de *Ornitophora radicans* (Oncidiinae). E) Possível elaióforo tricomáceo em *Oncidium pulvinatum*.

ABELHAS DO GÊNERO *BOMBUS*

As mamangavas sociais do gênero *Bombus* são importantes polinizadores de orquídeas no Velho Mundo (Van der Cingel 1995). Por enquanto, há poucos registros de polinização de orquídeas brasileiras por estas abelhas, mas esta situação deverá certamente mudar uma vez que mais estudos sejam feitos.

Subfamília Orchidoideae, subtribo Spiranthinae: operárias de *Bombus (Fervidobombus) atratus* polinizam as flores de *Pelexia oestrifera* (Singer & Sazima 1999) (**Figura 4A**, **Figura 7**), uma orquídea terrestre relativamente abundante em ambientes rupícolas de altitude na região sudeste. Estas orquídeas secretam néctar que se acumula em um esporão encurvado. As mamangavas visitam as flores a procura de néctar. Os polinários se aderem na superfície ventral do labrum (**Figura 7**).

Subfamília Vanilloideae: Pansarin (2003), documentou a polinização de *Cleisthes machrantha* (= *C. libonii*?) por operárias de *Bombus atratus* que procuram néctar nas flores. Rainhas e operárias de *Bombus morio* foram observadas visitando e polinizando as flores de *Vanilla chamissonis*, em Picinguaba (Ubatuba, São Paulo). Vale salientar que as orquídeas Vanilloideae não formam políneas. Durante suas visitas nas flores, as abelhas deslocam pequenas porções de pólen que se adere na região dorsal (escuto e/ou escutelo).

Subfamília Epidendroideae: rainhas de *Bombus brasiliensis* foram capturadas carregando polinários de *Bifrenaria harrisoniaeae* (subtribo Maxillariinae) (Singer & Koehler 2004). Rainhas de *Bombus morio* foram observadas carregando políneas de *Cattleya forbesii* (subtribo Laeliinae), na Ilha do Mel, Paraná (Singer, inédito). Operárias de *Bombus atratus* foram observadas visitando flores de *Miltonia flavescens* (subtribo Oncidiinae) no Parque Estadual Grota Funda (Atibaia, SP). No entanto, não foi possível esclarecer se estas abelhas eram de fato polinizadoras.

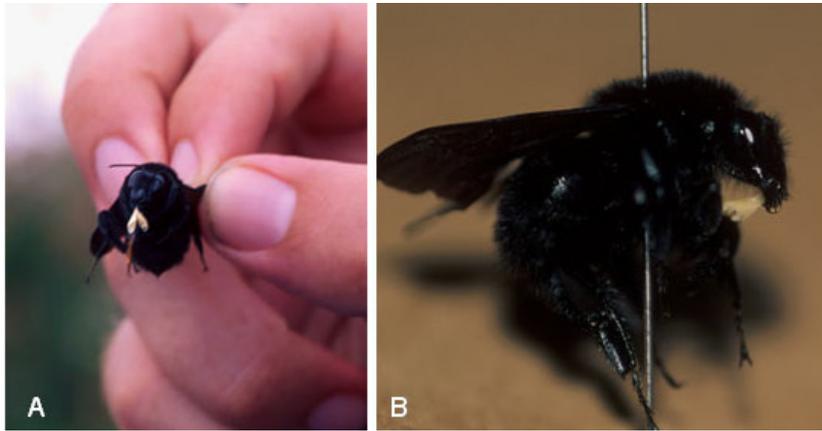


Figura 7: exemplo de polinização por mamangavas *Bombus*. A-B) Operárias de *Bombus* (*Fervidobombus*) *atratus* com polinários de *Pelexia oestrifera* (Orchidoideae: Spiranthinae).

ABELHAS EUGLOSSINI

Com pouco mais de 200 espécies, e apenas cinco gêneros (*Aglae*, *Eufriesea*, *Euglossa*, *Eulaema* e *Exaerete*), as abelhas Euglossini são de grande importância na polinização de orquídeas neotropicais. Algumas subtribos de orquídeas neotropicais (Catasetiinae, Stanhopeinae) são exclusivamente polinizadas por machos destas abelhas. Os machos de abelhas Euglossini visitam as flores para coletar compostos aromáticos, terpenos e sesquiterpenos que são secretados por regiões especializadas do labelo. Estas abelhas apresentam adaptações morfológicas para a coleta destas substâncias. As substâncias são raspadas com estruturas como esponjas no primeiro par de patas e transferidas em vôo para estruturas esponjosas no segundo e terceiro par. No terceiro par de patas observa-se uma grande dilatação das tíbias, onde os compostos são estocados pelas abelhas. A função destes compostos é motivo de debate e ainda não foi esclarecida, mas é possível que intervenham no processo de acasalamento, como fator de reconhecimento específico e/ ou de seleção sexual (Lunau 1992, Singer & Koehler 2003). Nos anos 60, a síntese de muitos dos compostos atrativos para machos de Euglossini permitiu utilizar estes compostos como ferramentas para o estudo da polinização de orquídeas. Pedacos de papel são embebidos nestes compostos químicos e a seguir são colocados em locais bem expostos ao vento. Machos de Euglossini atraídos nas iscas são capturados e verifica-se se eles estão ou não carregando polinários de orquídeas. Quando já existe um levantamento florístico das orquídeas do local, com frequência é possível determinar os polinários a nível de gênero e espécie. Esta metodologia permitiu estudar as interações entre comunidades de orquídeas e suas abelhas polinizadoras. Existem completos censos de abelhas Euglossini (e dos polinários de orquídeas que elas eventualmente carregam) para algumas regiões da América Central (Ackerman 1982, Roubik & Ackerman 1986) e, mais recentemente, para a região de Picinguaba (Município de Ubatuba, São Paulo) (Singer & Sazima 2004, no prelo). Em geral, todos estes trabalhos apresentam alguns pontos em comum: nem todas as espécies de Euglossini de uma localidade estão envolvidas em polinização de orquídeas. Entre 22 e 30 % das espécies de uma determinada comunidade de Euglossini, não apresentaram quaisquer inter-relação evidente com espécies de orquídeas. Isto pode parecer paradoxal, mas acontece que as abelhas Euglossini podem conseguir os compostos aromáticos não apenas

em orquídeas, mas também em flores de outras famílias de angiospermas (algumas Araceae, Apocynaceae, Bignoniaceae, Euphorbiaceae, etc.), bem como em outras fontes não florais (seiva de árvores, madeira podre, fungos, etc.). A seguir, alguns grupos de orquídeas representativas da Flora Brasileira e que são polinizadas por machos de abelhas Euglossini.

Subfamília Epidendroideae, subtribo Catasetiinae: todas as espécies desta subtribo são polinizadas por machos de abelhas Euglossini. Nos gêneros *Catasetum* e *Cycnoches* verifica-se a produção de flores unissexuais (flores masculinas e femininas em plantas diferentes) (**Figuras 8 e 9**). As flores femininas em geral são esverdeadas, mais duradouras e coriáceas. As flores masculinas são mais coloridas e efêmeras. Ao que parece, o que determina o sexo das flores que vão ser produzidas é a quantidade de luz solar recebida pela planta: plantas expostas a sol pleno produzem flores femininas; aquelas crescendo em locais mais sombrios, produzem flores masculinas. As flores masculinas do gênero *Catasetum* são famosas pelo modo de aderir o polinário nos polinizadores. O polinário encontra-se em tensão, rodeado por dois apêndices da coluna denominados “antenas”. Quando as abelhas raspam o labelo procurando os compostos aromáticos e contatam as antenas, o polinário é ejetado no dorso das abelhas. Em geral, o polinário se adere no escuto (**Figura 8**), mas pode acontecer que ele se fixe acidentalmente em alguma pata ou até nas asas (e, neste caso, impossibilitando o vôo da abelha).



Figura 8: Polinização de *Catasetum* spp (Epidendroideae: Catasetiinae) por abelhas Euglossini. Flores masculinas. A-B) Flores masculinas de *Catasetum barbatum*. C) *Eufriesea violascens* visitando flor de *Catasetum fimbriatum*. D) *Eufriesea violascens* com dois polinários de *C. barbatum* aderidos no dorso.



Figura 9: Polinização de *Catasetum* spp (Epidendroideae: Catasetiinae) por abelhas Euglossini. Flores femininas. A) Seção longitudinal de flor feminina de *Catasetum trulla*. B-C) Abelhas *Euglossa* visitando flores femininas de *Catasetum barbatum*.

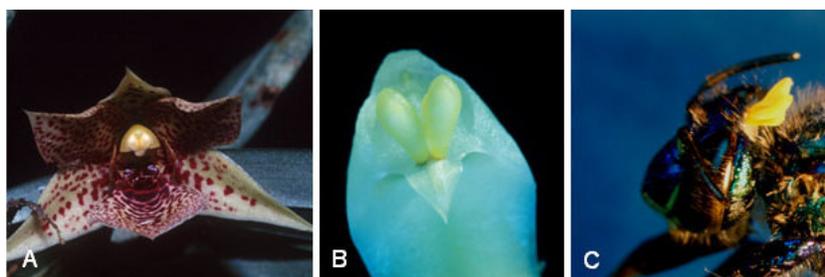


Figura 10: Polinização de *Promenaea stapelioides* (Epidendroideae: Zygopetaliinae) por abelhas Euglossini. A) flor de *P. stapelioides*. B) Coluna de *P. stapelioides*, mostrando o polinário. C) *Euglossa* cf. *ignita* com polinário aderido na região occipital.

Subfamília Epidendroideae, subtribo Stanhopeinae: esta subtribo de orquídeas é também polinizada na sua totalidade por machos de abelhas Euglossini a procura de compostos aromáticos. Estas flores apresentam amiúde complexas morfologias florais e mecanismos de polinização envolvendo flores armadilha (gênero *Coryanthes*) onde o polinizador é temporariamente retido na cavidade do labelo ou flores pendentes, onde o polinizador escorrega e cai sobre a coluna, deslocando o polinário (*Stanhopea*, *Gongora*) (**Figura 11**). Há também mecanismos de polinização menos complexos, onde a flor toda atua como plataforma de pouso e os polinários se aderem na região ventral ou nas patas dos polinizadores (gênero *Cirrhaea*) (**Figura 11**). Nesta subtribo de orquídeas são freqüentes mecanismos prevenindo a autopolinização. Em muitas espécies, a cavidade estigmática é muito reduzida e é preciso que o polinário se desidrate consideravelmente para poder ser inserido nela. Este mecanismo dificulta que uma abelha deposite um polinário na mesma inflorescência onde o adquiriu (pelo menos, durante a mesma visita) e, portanto, aumenta as chances de polinização cruzada.

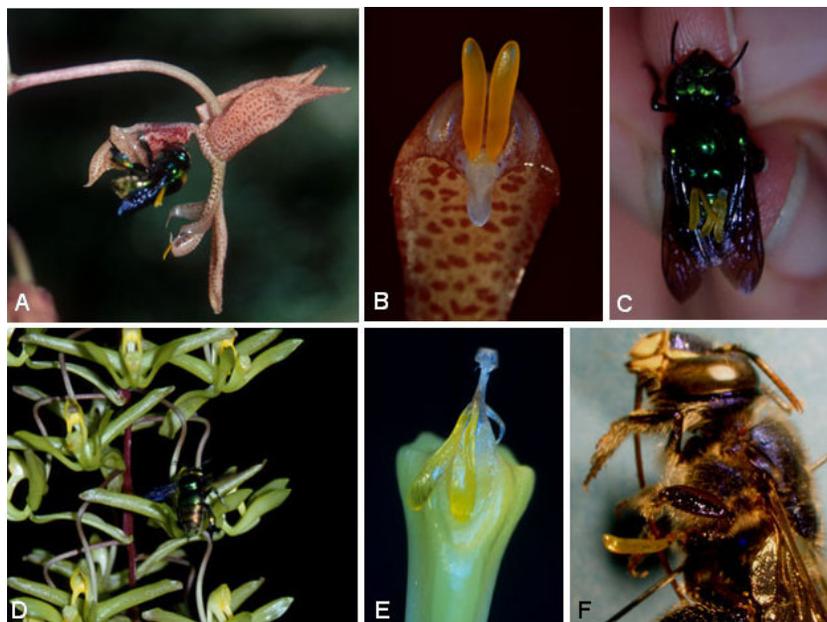


Figura 11: Euglossini e orquídeas da subtribo Stanhopeinae. A) *Eufriesea violacea* polinizando *Gongora bufonia* (note-se que o animal tem um polinário aderido no escutelo). B) Coluna de *G. bufonia*. C) *Eufriesea violacea* com dois polinários de *G. bufonia* no escutelo. D) *Eufriesea violacea* visitando *Cirrhaea saccata*. E) Coluna de *C. saccata*. F) *Euglossa chalybeata iopocila* com polinário de *Cirrhaea* aderido em uma pata.

Subfamília Epidendroideae, subtribo Zygopetaliinae: a literatura antiga (van der Pijl & Dodson 1966 e obras ali citadas) sugere que a polinização por machos de abelhas Euglossini seja importante nesta subtribo de orquídeas. De fato, um grande número de orquídeas desta subtribo do Norte da América do Sul e América Central são polinizadas por machos destas abelhas. Na região sudeste do Brasil, no entanto, outras mamangavas (abelhas *Bombus*?) devem também ser importantes polinizadores. Embora a literatura antiga sugira que *Zygopetalum* seja polinizado por machos de Euglossini (van der Pijl & Dodson 1966), nossas observações de campo ao longo de muitos anos não trouxeram qualquer evidência sustentando esta idéia (Singer & Gerlach 2002). Pudemos, no entanto, constatar que *Promenaea stapelioides* (epífita mais ou menos comum no litoral de São Paulo) é polinizada por machos de *Euglossa* cf. *ignita*, que carregam os polinários na nuca (**Figura 10**).

Subfamília Epidendroideae, subtribo Oncidiinae: esta subtribo de orquídeas apresenta diferentes estratégias e polinização e, como vimos antes, muitas espécies são polinizadas

por abelhas Apidae coletoras de óleos. Há, no entanto, alguns gêneros de orquídeas Oncidiinae que oferecem compostos aromáticos no labelo e são, portanto, polinizados por machos de abelhas Euglossini. Todas as espécies do gênero *Notylia* (incluindo *Macroclinium*) são polinizadas enquanto machos Euglossini raspam o labelo para obter compostos aromáticos (Singer & Koehler 2003a, Singer & Sazima 2004, em prensa) (**Figura 12**). Em *Notylia*, verifica-se a ocorrência de 1) protandria e 2) auto-incompatibilidade (impossibilidade de se formar frutos através de autopolinização, por aborto das flores autopolinizadas). As flores recém abertas apresentam a cavidade estigmática fechada e podem apenas atuar como doadoras de pólen. Após uns 2 ou 3 dias, a cavidade estigmática se abre e a flor pode agora atuar como receptora de pólen e ser polinizada. As abelhas tendem a visitar todas as flores disponíveis em toda a planta e, visto que ambas fases florais podem coexistir na mesma planta ou inflorescência, ocorrem algumas autopolinizações e abortos induzidos pelos polinizadores (Singer & Koehler 2003a). Recentemente (Singer & Gerlach 2002) pudemos verificar a presença de polinários de uma orquídea Oncidiinae (provisoriamente identificados como *Rodrigueziopsis*) no primeiro par de patas de machos de *Euglossa iophyrra*. Através da análise de mais polinários, bem como pela sua comparação com polinários de flores vivas, hoje se pode afirmar que esses polinários pertencem na verdade a *Warminga eugenii*, uma pequena Oncidiinae epífita, filogeneticamente muito próxima de *Notylia*. Ainda, pudemos verificar a visita de machos de abelhas Euglossini em flores cultivadas de *Macradenia paraense*. *Macradenia* é também filogeneticamente próximo de *Notylia* e, como ela, apresenta protandria (**Figura 12**). Estes fatos sugerem que a polinização por machos de Euglossini seja um fato generalizado em um clado de Oncidiinae composto por estes gêneros (Singer & Koehler 2003a).

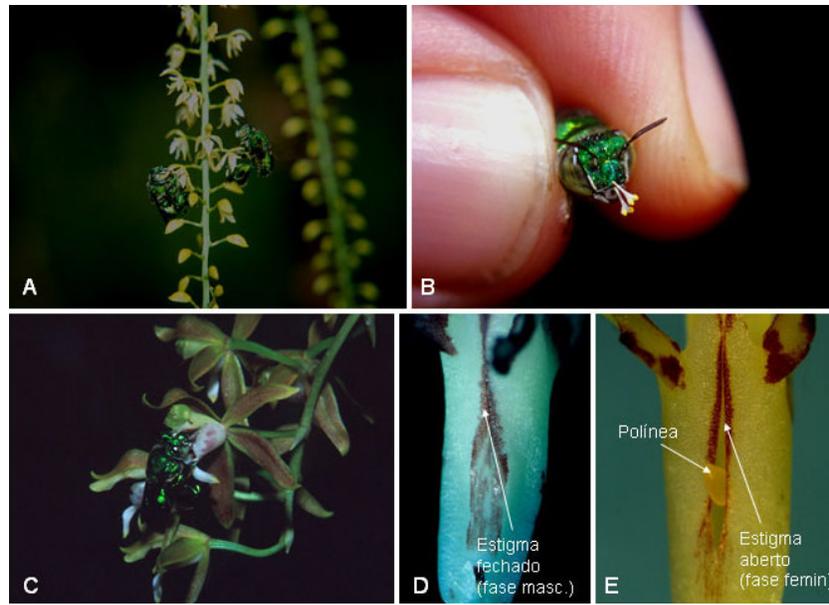


Figura 12: A-B) Polinização de *Notylia nemorosa* (Epidendroideae: Oncidiinae) por abelhas Euglossini. A) Abelhas visitando inflorescência. B) Abelha com dois polinários aderidos no labrum. C) Macho de *Euglossa* visitando flor de *Macradenia rubescens* (Oncidiinae). D-E) Protandria em *Macradenia* (Oncidiinae). D) Fase masculina (estigma fechado). E) Fase feminina (estigma aberto).

ORQUÍDEAS NECTARÍFERAS POLINIZADAS POR EUGLOSSINI

Os machos de abelhas Euglossini são tão famosos pela sua conduta de coleta de fragrâncias em flores de orquídeas que muitas pessoas esquecem que (como qualquer outra abelha), machos e fêmeas visitam outras flores a procura de néctar. Ainda, as fêmeas (exceto em *Aglae* e *Exaerete*) visitam flores de diversas famílias de angiospermas para obter pólen, como o resto das abelhas não parasíticas. Em anos recentes, pudemos constatar que machos e fêmeas de Euglossini visitam e polinizam algumas espécies de orquídeas terrestres (subfamília Orchidoideae) (Singer & Sazima 1999, Singer & Sazima 2001b). Estas orquídeas apresentam longas cavidades nectaríferas onde as abelhas inserem suas peças bucais. Fêmeas de *Euglossa* foram documentadas como polinizadoras de *Sarcoglottis fasciculata* (Subtribo Spiranthinae) (**Figura 13**), uma orquídea freqüente em matas mesófilas da região Sudeste do Brasil. O polinário se adere na superfície ventral do labrum, dificultando sua remoção por parte da abelha. Fêmeas de *Euglossa chalybeata iopocila* e *Euglossa* cf. *ignita* foram documentadas como polinizadoras das flores de *Aspidogyne longicornu* (subtribo Goodyeriinae). Aqui também o polinário se adere na face ventral do labrum (**Figura 13**). Recentemente, (Singer, inédito) foi capturado um macho de *E.* cf. *ignita* carregando um polinário desta orquídea na Ilha do Cardoso (município de Cananéia, São Paulo). É chamativo que ambas as espécies de orquídea, embora pertençam a subtribos diferentes, apresentam uma estratégia de polinização semelhante. A fixação do polinário na face ventral do labrum nos parece um fato ecologicamente significativo: 1) torna difícil a remoção do polinário por parte da abelha e 2) o labrum é uma peça bucal versátil. Quando a abelha retrai a proboscis e fecha as peças bucais, o labrum fica retraído abaixo da cabeça. Se houver um polinário aderido na face ventral do labrum, este ficará protegido abaixo da cabeça da abelha durante o vôo. Estes fatores antes citados propiciam não apenas a permanência do polinário na abelha, mas também a polinização cruzada e a distribuição do pólen ao longo de longas distâncias (vale lembrar que os polinários de Orchidoideae são quebradiços e seu conteúdo polínico pode ser distribuído através de muitas visitas florais).

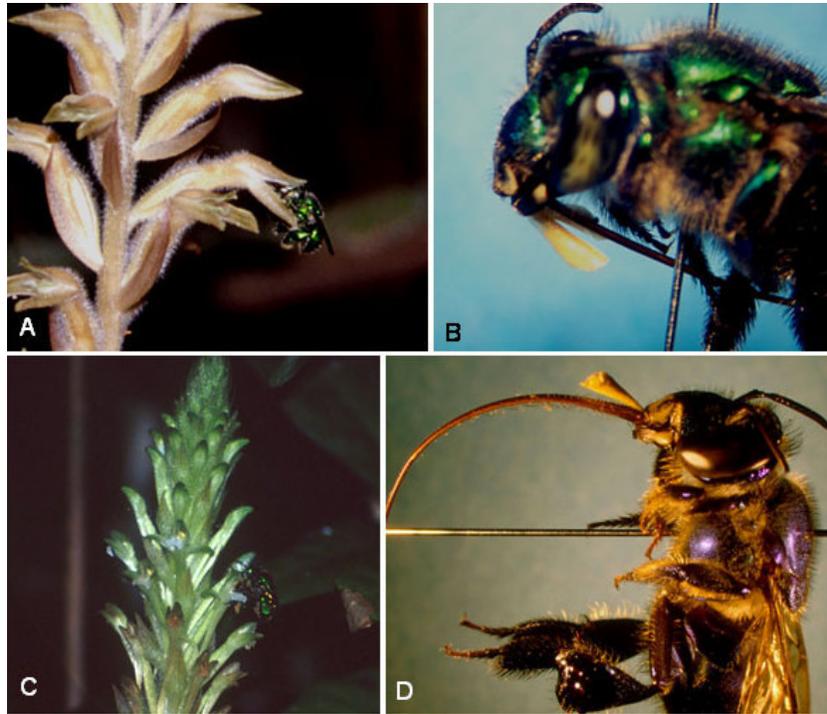


Figura 13: Euglossini e orquídeas nectaríferas. A) *Euglossa* visitando flores de *Sarcoglottis fasciculata* (Orchidoideae: Spiranthinae). B) *Euglossa* com polinário de *S. fasciculata* aderido na face ventral do labrum. C) *Euglossa* cf. *ignita* visitando inflorescência de *Aspidogyne longicornu* (Orchidoideae: Goodyerinae). D) *Euglossa chalybeata iopoecila* com polinário de *A. longicornu* aderido na face ventral do labrum.

ABELHAS MELIPONINI E ORQUÍDEAS

As abelhas Meliponini são eusociais, isto é, há nestas abelhas determinação de castas e divisão do trabalho nas colméias. As colméias podem abrigar milhares de indivíduos e as operárias precisam não apenas coletar néctar e pólen, mas também substâncias (principalmente resinas) que são utilizadas como material de construção no ninho. Numerosas orquídeas brasileiras são polinizadas por estas abelhas.

Subfamília Epidendroideae, subtribo Maxillariinae: numerosas espécies do gênero *Maxillaria* não oferecem quaisquer recompensas aos polinizadores, mas apresentam fragrâncias e colorações que atraem operárias dos gêneros *Trigona* (freqüentemente, *T. spinipes*). Isto parece ser um fato freqüente em *Maxillaria picta* e espécies próximas (Singer 2003, Singer & Koehler 2004) (**Figura 14**). Estas abelhas aderem os polinários na região do escutelo (**Figura 14**). Em geral, as abelhas visitam as flores apenas nos primeiros dias de florada, sugerindo que são capazes de reconhecer que estas flores não apresentam recompensas após um curto período de interação com elas (Singer & Cocucci 1999b, Singer & Koehler 2004). Há também numerosas espécies de *Maxillaria* que oferecem secreções cerosas /resinosas ou tufo de tricomas aos polinizadores (Flach et al., 2004, Singer & Koehler 2004). Já foi documentada a polinização de *Maxillaria brasiliensis* (Singer & Koehler 2004) e, mais recentemente, *M. discolor* (Singer & Koehler, inédito) por operárias de *Trigona* que coletam tricomas no labelo destas orquídeas. Em ambos os casos, as abelhas aderem os polinários no escutelo (Singer & Koehler 2004). Operárias de *Plebeia* sp. foram observadas visitando as flores de *M. parviflora*, mas ainda não pode ser constatado se são de fato polinizadoras. Operárias de *Partamona hellerii* já foram encontradas carregando polinários de orquídeas Maxillariinae na Estrada da Graciosa, Paraná (Singer, inédito). Não foi possível ainda esclarecer a identidade destes polinários.

Subfamília Epidendroideae, subtribo Polystachiinae. Esta Subtribo de orquídeas é pantropical e deve apresentar diversos tipos de polinizadores ao longo da sua distribuição. Durante numerosas visitas no Orquidário do Instituto de Botânica, em São Paulo, São Paulo, pudemos constatar que as plantas cultivadas de *Polystachya concreta* eram sistematicamente visitadas e polinizadas por operárias de *Trigona spinipes*. As abelhas

coletavam os tricomas esbranquiçados da superfície do labelo. Durante o processo, deslocavam numerosos polinários que se aderiam na face das abelhas (**Figura 15**).

Subfamília Epidendroideae, subtribo Angraeciinae: operárias de *Trigona spinipes* e *Plebeia* sp foram observadas visitando e polinizando as minúsculas flores nectaríferas de *Campylocentrum burchellii* (uma orquídea notável por ser totalmente áfila e acaule). As abelhas aderiam os polinários na face ventral da proboscis (Singer & Cocucci 1999a).

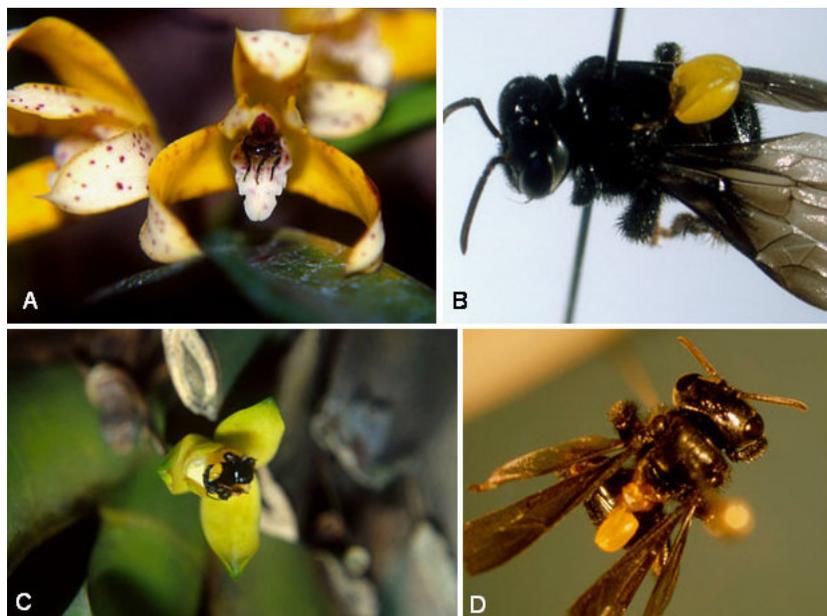


Figura 14: Abelhas Meliponini e orquídeas da subtribo Maxillariinae. A) Operária de *Trigona spinipes* visitando *Maxillaria picta*. B) *Trigona* sp. com polinário de *Maxillaria marginata* aderido no escutelo. C) Operária de *Trigona* sp. visitando flor de *Maxillaria brasiliensis* (note-se que a abelha já carrega um polinário desta orquídea no escutelo). D) *Trigona* sp. com polinário de *Maxillaria brasiliensis* aderido no escutelo.

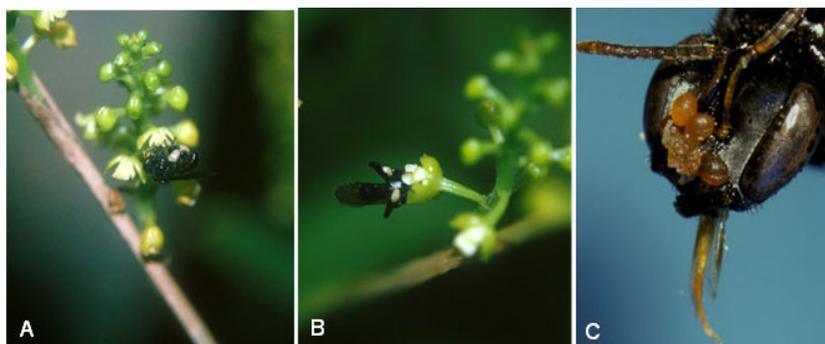


Figura 15: Abelhas Meliponini e *Polystachya concreta* (Epidendroideae: Polystachiinae). A-B) Operárias de *Trigona* sp. coletando os tricomas do labelo das flores. C) Operária de *Trigona* sp. com alguns polinários aderidos na face.

MIMETISMO SEXUAL OU “PSEUDOCÓPULA”

Dentre as estratégias de atração de polinizadores por engodo, talvez a mais espetacular seja a assim denominada polinização por “pseudocópula”. Nestas orquídeas, as fragrâncias florais mimetizam os feromônios sexuais de fêmeas de insetos (normalmente Hymenoptera). Ainda, há um conjunto de caracteres florais que reforçam a semelhança das flores com as fêmeas dos insetos mimetizados. Assim, as flores normalmente apresentam colorações escuras ou apagadas e o labelo apresenta-se piloso, superficialmente semelhante com um inseto. Insetos machos atraídos pela fragrância floral pousam nas flores e tentam copular com elas, levando ao processo de polinização e fertilização ao longo de sucessivas visitas florais (van der Pijl & Dodson 1996, Dressler 1993). Esta estratégia de polinização foi particularmente bem documentada em orquídeas européias e australianas (Van der Cingel 1995 e 2001). Nestas orquídeas, as flores normalmente são polinizadas por um breve período de tempo que coincide com a emergência de machos de insetos sazonais. Neste período não há fêmeas disponíveis no ambiente e os machos destes insetos tentam copular com as flores, polinizando-as. Quando as fêmeas finalmente emergem, os machos se tornam capazes de discernir entre as flores e as “fêmeas verdadeiras”, ignorando as primeiras (Van der Pijl & Dodson 1966). Evidências recentes, no entanto, sugerem que ao menos em alguns casos, as flores podem continuar sendo atrativas para os machos após a emergência das fêmeas (Ayasse et al., 2003).

Estudos recentes demonstraram que o fenômeno de “pseudocópula” ocorre pelo menos em dois gêneros de orquídeas neotropicais da subtribo Maxillariinae (Singer 2002, Singer et. al., 2004). Curiosamente, ambas as orquídeas apresentam atributos que parecem conflitar com o que se sabia sobre pseudocópula em orquídeas do Velho Mundo: ambas as espécies apresentam longos períodos de florada, ou seja, flores são produzidas em pequeno número, mais praticamente na maior parte do ano. Como se explica isto?

A explicação é muito interessante: nas espécies até agora estudadas no Brasil, a polinização depende não de abelhas solitárias e sazonais, mas de abelhas eusociais (concretamente, Meliponini). As abelhas Meliponini vivem em colméias perenes onde machos, rainhas e operárias são produzidos várias vezes, ao longo do ano. Portanto, na maior parte do ano, haverá machos disponíveis que poderão ser atraídos pelas flores (Singer 2002, Singer et.

al., 2004). Ainda, a diferença das rainhas, que são produzidas em números moderados, os machos são produzidos em grandes quantidades. Portanto, há sempre uma grande probabilidade que um número significativo de zangões não contatem nunca uma rainha verdadeira, aumentando as chances destas abelhas serem enganadas pelas flores.

A seguir são descritos brevemente os dois casos de “pseudocópula” que puderam ser documentados até o momento. Análises das fragrâncias florais destas orquídeas, bem como testes de eletroantenograma estão sendo feitos em colaboração com a equipe da Dra. Anita J. Marsaioli (Instituto de Química, UNICAMP).

Trigonidium obtusum

Já em 1962, Kerr e López perceberam que zangões de *Plebeia droryana* (**Figura 16**) tentavam copular com as flores de *Trigonidium obtusum*, mas sugeriram que as abelhas deviam ser pequenas demais para serem os polinizadores efetivos das flores. Em 2002, Singer consegue acompanhar todo o processo da polinização. As flores são afuniladas e eretas e não apresentam qualquer parte do perianto semelhante a um inseto. Zangões tentam copular ora com as sépalas ou com as pétalas e escorregam na cavidade floral onde são temporariamente retidos. Tentando sair da flor, alguns machos acessam a cavidade entre o labelo e a coluna e aderem o polinário no escutelo (**Figura 16**), como acontece em muitas outras orquídeas Maxillariinae. As políneas são muito grossas no momento de serem deslocadas da coluna e precisam passar por uma desidratação para poder encaixar na cavidade estigmática. As políneas só estão em condições de entrar no estigma uns 40 minutos após a remoção do polinário. Este mecanismo aumenta as chances de polinização cruzada (Singer 2002). Esta combinação de atração sexual e flores armadilha e até hoje apenas conhecida para *T. obtusum* (Singer 2002). A fragrância floral de *T. obtusum* é relativamente simples e primariamente composta por pentadecano (Flach et al., 2004)

Mormolyca ringens

Mormolyca ringens não é nativa do Brasil. No entanto, seus polinizadores apresentam uma ampla distribuição nos Neotrópicos, o que permitiu que o processo de polinização fosse acompanhado em plantas cultivados no Orquidário da ESALQ (USP-Piracicaba) (Singer et al., 2004). Os polinizadores são zangões de *Nannotrigona testaceicornis* e *Scaptotrigona* sp

(ambos Meliponini) (**Figura 17**). As flores de *Mormolyca* apresentam um forte paralelismo com as do gênero *Ophrys* (Subfamília Orchidoideae), onde o fenômeno de pseudocópula foi originalmente descrito. As flores são de cor amarronzada, com estrias cor de vinho. O labelo é piloso e superficialmente semelhante com um inseto. Os zangões tentam copular com o labelo das flores e aderem o polinário no escutelo durante o processo (**Figura 17**). Diferente de *Trigonidium*, não há qualquer mecanismo morfológico favorecendo a polinização cruzada e flores que sejam autopolinizadas pelos zangões abortarão em 7-10 dias, já que as flores de *M. ringens* são autoincompatíveis. A fragrância floral de *M. ringens* apresenta 31 componentes principais (Singer et al, 2004).

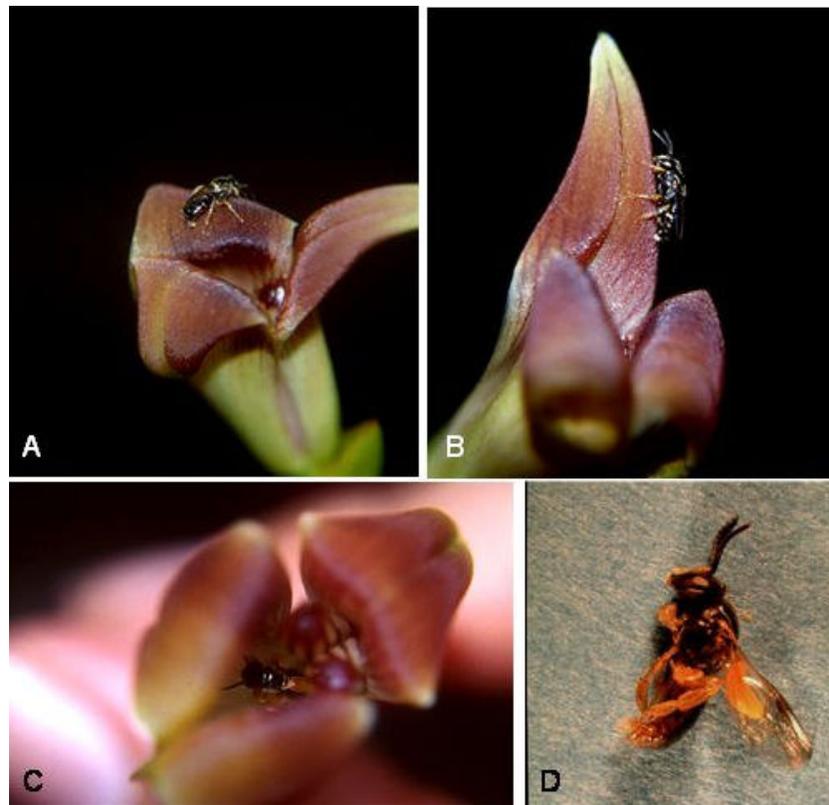


Figura 16: polinização por “pseudocópula” em *Trigonidium obtusum* (Epidendroideae: Maxillariinae). A-B) Zangões de *Plebeia droryana* tentando copular com as sépalas da flor. C) Zangão retido na cavidade floral (note-se que ele já aderiu um polinário no escutelo). D) Zangão de *Plebeia droryana* com um polinário aderido no escutelo.

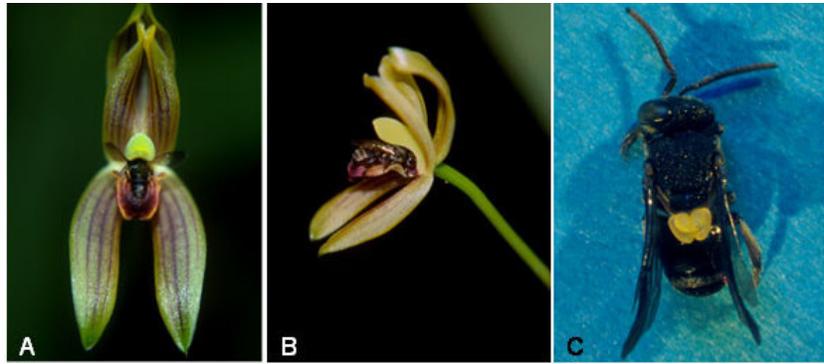


Figura 17: polinização por “pseudocópula” em *Mormolyca ringens* (Epidendroideae: Maxillariinae). A) Zangão de *Nannotrigona testaceicornis* tentando copular com a flor. B) Zangão de *Scaptotrigona* sp tentando copular com flor. C) Zangão de *Nannotrigona* com polinário aderido no escutelo.

BIBLIOGRAFIA

Ackermann JD. 1982. Specificity and mutual dependency of the orchid-euglossine bee interaction. *Biol. J. Linn. Soc.* 20:301-314.

Ayasse M, Schiestl FP, Paulus HF, Ibarra F, Francke W. 2003. Pollinator attraction in a sexually deceptive orchid by means of unconventional chemicals. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 270: 517 - 522

Cameron KN, Chase MW, Whitten WM, Kores PJ, Jarrell DC, Albert VA, Tukawa T, Hills HG & DH Goldman 1999. A phylogenetic analysis of the Orchidaceae: Evidence from *rbcL* nucleotide sequences. *American Journal of Botany.* 86: 208-224.

Dressler RL 1993. Phylogeny and classification of the orchid family. Dioscorides press. Oregon

Flach A, Dondon RC, Singer RB, Koehler S, Amaral MEC and Marsaioli AJ 2004. The chemistry of pollination in selected Brazilian Maxillariinae orchids: floral rewards and fragrance. *Journal of Chemical Ecology* 30 (5): 1039-1050.

Judd WS, Campbell CS, Kellogg EA & PF Stevens 1999. Plant Systematics. A phylogenetic approach. Sinauer Assoc., Inc.

Kerr WE & CR López 1962. Biologia da reprodução de *Trigona (Plebeia) droryana* F. Smith. *Revista Brasileira de Biologia* 22: 335-341.

Kocyan A & PK Endress 2001. Floral structure and development in *Apostasia* and *Neuwiedia* (Orchidaceae) and their relationships to other Orchidaceae. *International Journal of Plant Sciences* 162(4): 847-867.

Kullenberg B. 1961. Studies in *Ophrys* pollination. *Zoologiska Bidrag fran Uppsala* 34: 1-340.

Lunau K. 1992. Evolutionary aspects of perfume collection in male Euglossine bees (Hymenoptera) and of nest deception in bee-pollinated flowers. *Chemoecology* 3: 65-73

Pansarin ER. 2003. Biologia floral de *Cleistes macrantha* (Barb. Rodr.) Schltr. (Orchidaceae: Vanillioideae: Pogoniinae). *Revista Brasileira de Botânica* 26(1): 73-80.

- Reis MG, Faria AD, Bittrich V, Amaral MCE & AJ Marsaioli. 2000.** The chemistry of Flower-rewards: *Oncidium* (Orchidaceae). *J. Braz. Chem. Soc.* 11: 600-608.
- Roubik W & J D Ackermann 1987.** Long-term ecology of Euglossine orchid-bees in Panamá. *Oecologia* 73: 321-333.
- Singer RB & AA Cocucci 1999a.** Pollination mechanism in southern Brazilian orchids which are exclusively or mainly pollinated by halictid bees. *Plant Systematics and Evolution.* 217: 101-117.
- Singer RB & AA Cocucci 1999b.** Pollination mechanisms in four sympatric southern Brazilian Epidendroideae orchids. *Lindleyana* 14(1): 47-56.
- Singer RB & M Sazima 1999.** The pollination mechanism in the “Pelexia alliance” (Orchidaceae: Spiranthinae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 131: 249-262.
- Singer RB & M Sazima. 2001a.** Pollination mechanism in three sympatric *Prescottia* (Orchidaceae: Prescottinae) species from Southeastern Brazil. *Annals of Botany* 88(6): 999-1005.
- Singer RB & M Sazima. 2001b.** Flower morphology and pollination mechanisms in three sympatric goodyerinae orchids from Southeastern Brazil. *Annals of Botany* 88 (6): 989-997
- Singer RB & G Gerlach. 2002.** Prachtbienen und Orchideen. Neue Erkenntnisse und Anmerkungen zu Sudost-Brasilien. *J. fuer den Orchideenfreund.* 9(2): 139-149.
- Singer RB 2002.** The pollination mechanism in *Trigonidium obtusum* Lindl. (Orchidaceae: Maxillariinae): Sexual mimicry and trap-flowers. *Annals of Botany.* 89(2): 157-163.
- Singer RB & S Koehler 2003a :** Notes on the pollination of *Notylia nemorosa* (Orchidaceae: Oncidiinae): Do pollinators necessarily promote cross-pollination? *Journal of Plant Research* (Japan). 116: 19-25.
- Singer RB & S Koehler 2003b.** Toward a phylogeny of Maxillariinae orchids: multidisciplinary studies with emphasis on Brazilian species. *Lankesteriana* 7: 57-60.
- Singer RB 2003.** Orchid pollination: recent developments from Brazil. *Lankesteriana* 7: 111-114.

Singer RB & S Koehler 2004. Pollinarium morphology and floral rewards in Brazilian Maxillariinae. *Annals of Botany* 93: 39-51.

Singer RB, Flach A, Koehler S, Marsaioli AJ & MCE Amaral 2004. Sexual mimicry in *Mormolyca ringens* (Lindl.) Schltr. (Orchidaceae: Maxillariinae). *Annals of Botany*, 93 : 755-762. Oxford University Press.

Singer RB & M Sazima (2004, no prelo). Abelhas Euglossini como polinizadoras de orquídeas na região de Picinguaba, São Paulo, Brasil. Capítulo do livro “Orquídeas no Brasil: uma compilação científica” (Editor: Fábio de Barros, Instituto de Botânica, São Paulo).

van der Cingel NA. 1995. *An Atlas of orchid pollination: European Orchids*. Rotherdam: Balkema Publisher

van der Cingel NA. 2001. An atlas of orchid pollination. America, Africa, Asia and Australia. Balkema Press. Rotherdam.

van der Pijl & CH. Dodson 1966. Orchid flowers. Their pollination and evolution. University of Miami Press. Coral Gables, Florida.