

VANESSA BASTOS SIMÕES DA COSTA

MICROMORFOLOGIA DE PÉTALAS E SUA RELAÇÃO COM A POLINIZAÇÃO

Recife, 2014

VANESSA BASTOS SIMÕES DA COSTA

MICROMORFOLOGIA DE PÉTALAS E SUA RELAÇÃO COM A POLINIZAÇÃO

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Federal Rural de Pernambuco para obtenção do Título de Mestre em Ecologia.

Linha de pesquisa: Estrutura e Funcionamento dos Ecossistemas do Semiárido

Início: março de 2012

Término: fevereiro de 2014

Orientadora:

Dra. Cibele Cardoso de Castro

(Universidade Federal Rural de Pernambuco)

Coorientadora:

Dra. Rejane Magalhães de Mendonça Pimentel

(Universidade Federal Rural de Pernambuco)

Recife, 2014

Ficha catalográfica

C837m Costa, Vanessa Bastos Simões da
Micromorfologia de flores e sua relação com a
polinização / Vanessa Bastos Simões da Costa. –
Recife, 2014.
83 f. : il.

Orientadora: Cibele Cardoso de Castro.
Dissertação (Mestrado em Ecologia) – Universidade
Federal Rural de Pernambuco, Departamento de Biologia,
Recife, 2014.
Inclui referências e anexo(s).

1. Melitofilia 2. Ornitofilia 3. Quiropterofilia 4. Células
cônicas 5. Morfoanatomia de pétalas I. Castro, Cibele
Cardoso de, orientadora II. Título

CDD 581

VANESSA BASTOS SIMÕES DA COSTA

MICROMORFOLOGIA DE PÉTALAS E SUA RELAÇÃO COM A POLINIZAÇÃO

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Federal Rural de Pernambuco para obtenção do Título de Mestre em Ecologia

Data de defesa: 21 de fevereiro de 2014.

Resultado: APROVADA.

BANCA EXAMINADORA



Presidente: Dr^a. Cibele Cardoso de Castro
Universidade Federal Rural de Pernambuco



Dr^a. Arlete Aparecida Soares
Universidade Federal do Ceará

Dr^a. Emilia Cristina Pereira de Arruda
Universidade Federal de Pernambuco

Dr^a. Ana Virgínia de Lima Leite
Universidade Federal Rural de Pernambuco

Suplente: Dr^a. Margareth Ferreira Sales
Universidade Federal Rural de Pernambuco

*Dedico ao meu filho
Guilherme, pois é olhando para ele
que tenho, a cada dia, mais força
para continuar lutando em minha
vida.*

AGRADECIMENTOS

Agradeço, primeiramente, como tudo em minha vida, a Deus, pois sem a presença Dele, nada faria sentido, agradeço, por tudo que me tem concedido, desde as pessoas que encontro no meu caminho, até mesmo toda a inspiração e coragem de poder hoje chegar até aqui.

À minha orientadora, Cibele Cardoso de Castro, uma pessoa que aceitou me orientar antes mesmo de me conhecer e, mais que isso, aceitou um desafio que foi trabalhar em uma área distante da que vinha trabalhando e por ter me ajudado neste crescimento profissional e pessoal.

À minha coorientadora, Rejane Magalhães de Mendonça Pimentel, que, acima de tudo, demonstrou ser uma amiga e um porto, que me acompanha desde a iniciação científica e, por muitas vezes, me viu em momentos difíceis e esteve presente comigo, me ajudando a superá-los, por ter sido compreensiva e por ter sido brava.

À Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco (FACEPE) pela bolsa concedida.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da UFRPE pelo apoio institucional e formação.

Aos professores do PPGE, com os quais aprendi bastante, ampliando meus conhecimentos, e tendo a certeza da escolha certa.

Ao Centro de Tecnologias Estratégicas do Nordeste (CETENE), principalmente à Janaína, Gabrielle, Josineide, Dyego e Fábiana, pelo auxílio na preparação das amostras e captura de imagens digitais na microscopia eletrônica de varredura.

Aos estagiários e à funcionária Edna, do Laboratório de Histologia da UFRPE, onde aprendi a preparação de lâminas permanentes, que Edna, com toda a paciência, me ensinou.

Aos estagiários do Laboratório de Fitomorfologia Funcional (LAFF) do Departamento de Biologia da Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE), Fábio, Mirtes, Arlison,

Pedro, Yasmim, Joel e Juliana, pois sem vocês teria sido muito difícil chegar até o fim, obrigada pela ajuda e pela companhia, tornando, assim, as tardes mais produtivas.

À Maria das Graças Santos das Chagas, pela ajuda no processamento, na hora em que me vi desesperada, e por todo o incentivo desde a iniciação; e aos ex-laffinianos, que sempre me incentivam, Milena Dutra e Vanessa Maciel.

Aos estagiários do Laboratório de Ecologia Reprodutiva de Angiospermas (LERA), por todas as conversas e busca de espécies que pudessem auxiliar na pesquisa, principalmente à Laís, que além de estagiária, se tornou uma grande amiga, por ajudar com as delimitações dos problemas e passar um pouco do seu conhecimento sobre biologia reprodutiva, uma pessoa que muito me ajudou, até na hora dos desabafos. E à Andréa, que me ajudou com a coleta de algumas flores.

Às meninas do Laboratório de Taxonomia (LATAX), pelo auxílio na identificação de algumas espécies. Pelo mesmo motivo, agradeço a André Laurêncio (professor na UFRPE-UAST) e a Marcos Vinicius Meiado (professor na UFS).

À Ana Catarina, funcionária do Comut da Biblioteca da UFRPE, que me auxiliou bastante na busca de artigos-chaves para a escrita desta dissertação.

À Rita de Cássia Pereira do IPA, pelo auxílio com as imagens de *Periandra coccinea*.

Às meninas da minha turma de mestrado, Flávia, Fernanda, Veruska, Mariana e Gabriela, que foram grandes companheiras ao longo destes dois anos, com as quais, aprendemos umas com as outras e pudemos dar bastantes risadas juntas.

À Gabriela, que além de uma grande amiga, e me dá uma grande aporte emocional, me auxilia nas revisões e escrita dos trabalhos.

A todos os professores que tive até hoje, desde o início da vida escolar, até mesmo os da graduação, os quais passaram grandes conhecimentos, e são grandes incentivadores na minha longa estrada.

A todos os meus amigos, que de uma forma dou de outra contribuem com o trabalho, nem que seja dando uma palavra de apoio, ou me fazendo descontraír nos momentos mais difíceis.

À minha família, que é a minha base, sempre confiaram e acreditaram em mim, e vibram com minhas vitórias.

À minha queridíssima e amada mãe, sem todos os ensinamentos e estímulos passados por ela eu não me tornaria esta pessoa, além do mais, é olhando para ela, que vejo o quanto ela é vitoriosa e o quanto eu poderei ser.

Ao meu marido Giovani, uma pessoa que me incentiva bastante, que acredita mais no meu potencial do que eu mesma, e me ensina a testar a paciência.

RESUMO

As pétalas de muitas espécies de Angiospermas têm como principal função a atração de polinizadores, nelas ocorrem sinais visuais, táteis e olfativos, que na maioria das vezes estão associados à anatomia deste órgão, que influencia no sucesso reprodutivo das plantas. Uma das principais microestruturas envolvidas na função atrativa é a presença de células epidérmicas cônicas na superfície adaxial das pétalas. Essas células desempenham funções relacionadas à absorção e reflexão da luz, intensificando a cor percebida, além de estarem recoberta por cutícula, que influencia no brilho. Também podem facilitar à aderência e locomoção do polinizador sobre a pétala. Em muitos casos produzem substâncias odoríferas, que atraem polinizadores. Outra característica micromorfológica de pétalas com função atrativa está relacionada ao mesofilo, que de acordo com a disposição de suas células podem aumentar a reflexão dos raios solares, e ainda podem acumular substâncias odoríferas. Estas características das pétalas podem variar de acordo com os grupos de polinizadores. Considerando que a micromorfologia de pétalas pode variar e influenciar nas interações com os polinizadores temos o objetivo relacionar as características micromorfológicas de pétalas com a síndrome de polinização, usando como modelo espécies polinizadas por abelhas, aves e morcegos. Para isso foram investigadas pétalas de 11 espécies distribuídas em três síndromes de polinização, melitofilia, ornitofilia e quiropterofilia, com relação a vários parâmetros; estes parâmetros foram analisados através de imagens de microscopia ótica e eletrônica de varredura. Os caracteres qualitativos foram descritos com base na literatura e os caracteres quantitativos foram comparados em Anova, teste Tukey, com alfa a 5%, e a variação dos caracteres anatômicos quantitativos foi avaliada por meio da análise de componentes principais (PCA), e a similaridade dos caracteres foi verificada por meio da análise de agrupamento (Cluster). Todas as espécies melitófilas e ornitófilas apresentaram células cônicas na superfície adaxial da epiderme, com exceção da pétala estandarte de *Periandra coccinea*, com células planas, assim como todas as espécies quiropterófilas. Todas as espécies analisadas apresentam estriações epicuticulares. O mesofilo das espécies melitófilas e ornitófilas foram constituídos de células braciiformes e muitos espaços intercelulares. *Cassia grandis* (melitófila) apresentou fibras pericíclicas esclerificadas na bainha do feixe da nervura principal. A espécie quiropterófila *Pachira aquatica* apresentou um mesofilo espessado, e foi observado cavidades secretoras nesta região da pétala. Na análise de agrupamento as espécies quiropterófilas se separam das espécies melitófilas e ornitófilas, o PCA mostrou que a variável com maior importância no agrupamento é a distância entre os ápices. Podemos concluir que os caracteres micromorfológicos analisados não definiram as síndromes de polinização. A biometria mostrou a aproximação entre espécies melitófilas e ornitófilas; que a distância entre os ápices em células cônicas foi o caractere de maior importância no agrupamento das espécies e este é um parâmetro mediador na interação com o polinizador; e que o desenvolvimento de fibras pericíclicas esclerificadas na bainha do feixe da nervura principal de pétalas indicou uma resposta de resistência mecânica à vibração.

Palavras-chave: melitofilia, ornitofilia, quiropterofilia, células cônicas, morfoanatomia de pétalas, atrativos.

ABSTRACT

The petals of many species of Angiosperms have as main function to attract pollinators, then visual, tactile and olfactory signals occur, which in most cases are associated with the anatomy of this organ, which influences the reproductive success of plants. One of the main microstructures involved in attractive feature is the presence of conical epidermal cells on the adaxial surface of petals. These cells play related to the absorption and reflection of light functions, enhancing the perceived color, in addition to being covered by a cuticle, which influences the gloss. Can also facilitate the adhesion and locomotion of the pollinator on the petal. In many cases produce odoriferous substances that attract pollinators. Another characteristic micromorphological petals with attractive function is related to the mesophyll, which according to the arrangement of its cells can increase the reflection of sunlight, and can still accumulate odoriferous substances. These characteristics of the petals may vary with the groups of pollinators. Whereas the morphology of petals can vary and influence in interactions with pollinators we aim to relate the characteristics micromorphological petals with pollination syndrome, using as a model species pollinated by bees, birds and bats. For that petals were investigated 11 species distributed in three pollination syndromes, melittophily, ornithophily and chiropterophily, with respect to several parameters; these parameters were analyzed by optical images and scanning electron microscopy. Qualitative characters were described based on the literature and quantitative traits were compared in ANOVA, Tukey test, with alpha 5%, and the variation of quantitative anatomical characters was assessed by principal component analysis (PCA), and the similarity of characters was verified by the cluster analysis (Cluster). All mellittophilous and ornithophilous species showed cone cells in the epidermal surface of the upper face, with the exception of the standard petal *Periandra coccinea*, with flat cells, as well as all chiropterophilous species. All species present epicuticular striations. The mesophyll of mellittophilous and ornithophilous species consisted of cells braciiformes and many intercellular spaces. *Cassia grandis* (mellittophilous) presented sclerified pericyclic fibers in the bundle sheath of the main vein. The *Pachira aquatica* chiropterophilous species presented a thickened mesophyll and secretory cavities were observed in this region of the petal. In cluster analysis the chiropterophilous species split off from mellittophilous and ornithophilous species, PCA showed that the variable of greatest importance in the pool is the distance between the apexes. We can conclude that micromorphological characters analyzed did not define the pollination syndrome. Biometrics showed the closeness between species and mellittophilous ornithophilous; that the distance between the apexes in cone cells was the most important character in the grouping of species and this parameter is a mediator in the interaction with the pollinator; and the development of pericyclic fibers sclerified in the bundle sheath of the main vein of petals indicated a response of mechanical vibration resistance.

Keywords: melittophily, ornithophily, chiropterophily, conical cells, morphoanatomy petals, attractive.

LISTA DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1 – Espécies investigadas quanto à micromorfologia floral; A-E. Flores melitófila; A. <i>Abutilon grandifolium</i> (Willd.) Sweet (Malvaceae); B. <i>Bauhinia monandra</i> Kurz. (Fabaceae); C. <i>Cassia grandis</i> L. f. (Fabaceae); D. <i>Ruellia bahiensis</i> (Nees) Morong (Acanthaceae); E. <i>Tecoma stans</i> (L.) Juss. ex Kunth (Bignoniaceae); F-I. Flores ornitófilas; F. <i>Delonix regia</i> (Fabaceae); G. <i>Periandra coccinea</i> ; H. <i>Sanchezia speciosa</i> Leonard (Acanthaceae); I. <i>Spathodea campanulata</i> P. Beauv. (Acanthaceae); J-L. Flores quiropterófilas, J. <i>Cereus jamacaru</i> DC. (Cactaceae); K. <i>Pachira aquatica</i> Aubl. (Malvaceae). Barras: D=1 cm; A-E, G-I, K=2 cm; F, J 3 cm. Fotos: A. Andrêsa Alves; B-C, E-F, H-K: Vanessa Costa; D. Laís Leite; G. Imagem da exsicata depositada no Herbário Dárdano de Andrade Lima do Instituto Agronômico de Pernambuco (IPA).....	64
Figura 2 – Células da face adaxial da epiderme de pétalas. A-B. Célula cônica com forma de papila em <i>Bauhinia monandra</i> (espécies melitófila); C-D. Célula cônica com forma de cúpula em <i>Cassia grandis</i> (espécies melitófila); E-F. Célula plana em <i>Cereus jamacaru</i>	65
Figura 3 – Mesofilo em pétalas de espécies distribuídas em três síndromes de polinização. A. Vista frontal, em microscopia eletrônica de varredura, evidenciando células braciiformes no lábio vexilar em <i>Periandra coccinea</i> (ornitófila); B. Vista transversal, em microscopia ótica, evidenciando células braciiformes no lábio vexilar em <i>Periandra coccinea</i> ; C. Vista transversal, em microscopia ótica, evidenciando fibras pericíclicas esclerificadas na bainha do feixe da nervura principal (seta) associadas ao feixe da nervura principal no mesofilo e células braciiformes em <i>Cassia grandis</i> (melitófila); D Vista transversal, em microscopia ótica, mostrando grandes células secretoras em <i>Abutilon gradifolium</i> (melitófila); E. Vista transversal, em microscopia ótica, mostrando o mesofilo espessado e estruturas secretoras (setas) em <i>Pachira aquatica</i> . Barras: 100µm.....	66
Figura 4 – Diferenças microestruturais da face adaxial da epiderme entre os tipos de pétalas (estandarte e comum) e áreas (lobo e tubo) em espécies melitófilas. A. <i>Bauhinia monandra</i> ; B. <i>Ruellia bahiensis</i> ; C. <i>Tecoma stans</i> . Fotos: A e C. Vanessa Costa; B. Laís Leite.....	67
Figura 5 – Tipos de tricomas presentes nas espécies analisadas. A. Tricomas tectores em <i>Cassia grandis</i> ; B. Tricoma tector em <i>Tecoma stans</i> (lobo); C-D. Tricomas glandulares, C. Vista frontal em microscopia eletrônica de varredura de <i>Spathodea campanulata</i> (lobo), D. Vista frontal em microscopia ótica em <i>Tecoma stans</i> (tubo); E. Tricoma estrelado com 5 braços em <i>Pachira aquatica</i> . Barras: A e E= 100 µm; B-D=50µm.....	68
Figura 6 – Diferenças microestruturais em diferentes tipos de pétalas (estandarte e comum) em espécies ornitófilas. A. <i>Delonix regia</i> , células em forma de cúpula na face adaxial da epiderme em ambas as pétalas; B. <i>Periandra coccinea</i> , lábio carenal (i e ii) com células planas na face adaxial da epiderme, e lábio vexilar (iii e iv) com células cônicas na face adaxial da epiderme. Fotos: A. Vanessa Costa; B. Imagem da exsicata depositada no Herbário Dárdano de Andrade Lima do Instituto Agronômico de Pernambuco (IPA).....	69
Figura 7 – Diferenças microestruturais apresentadas entre as diferentes áreas da flor (lobo e tubo) em espécies ornitófilas. A. <i>Sanchezia speciosa</i> , células cônicas em formato de cúpula na superfície adaxial da epiderme, em ambas as áreas; B. <i>Spathodea campanulata</i> , células cônicas do tipo papila cúpula na superfície adaxial da epiderme no lobo (i e ii) e células cônicas do tipo cúpula na superfície adaxial da epiderme no tubo (iii e iv). Fotos: Vanessa Costa.....	70
Figura 8 – Microestrutura das pétalas em espécies quiropterófilas, com células planas	

- na face adaxial da epiderme. A-C. *Cereus jamacaru*; D-F. *Pachira aquatica*. A,D. Vista frontal em microscopia eletrônica de varredura; B,E. Vista frontal em microscopia ótica; C,F. Secção transversal em microscopia ótica. *. Estômato anomocítico; “seta”. Estruturas secretoras no mesofilo. Barras: A e D= 40 μ m; B-C, E-F= 100 μ m..... 71
- Figura 9** – Dendrograma da análise de agrupamento (Cluster) de oito caracteres anatômicos quantitativos, altura das células na face adaxial da epiderme, largura das células na face adaxial da epiderme, distância entre os ápices, altura da conicidade, área do ápice, densidade de células cônicas por mm^{-2} na face adaxial, altura das células na face abaxial da epiderme e espessura do mesofilo das pétalas de flores com síndromes de polinização por abelhas, aves e morcegos. ME: melitófila; OR: ornitófila; QU: quiropterófila..... 72
- Figura 10** – Fenograma de agrupamento através de PCA para 11 espécies com síndromes de polinização por abelhas, aves e morcegos, baseado em sete caracteres anatômicos quantitativos de pétalas das flores (DA: distância entre ápices das células cônicas; AC: altura da conicidade; L: largura da base das células da face adaxial da epiderme; AAD: altura das células na face adaxial da epiderme; DAD = densidade de células por mm^{-2} da face adaxial da epiderme; AA: área do ápice; EM: espessura do mesofilo)..... 73

LISTA DE TABELAS

	Pág.
Tabela 1 – Características florais das espécies investigadas quanto à micromorfologia floral. Tam.: tamanho; G: grande; MG: muito grande; actino: actinomorfa; zigo: zigomorfa; UP: unidade de polinização; inf.: inflorescência; isol: isolada; Sínd.: síndrome de polinização; M – melitofilia; O – ornitofilia; Q = quiropterofilia.....	54
Tabela 2 – Lista de plantas selecionadas para estudo da micromorfologia floral, suas famílias, espécies, locais de coleta, síndromes de polinização e referências bibliográficas em relação à síndrome de polinização.....	55
Tabela 3 – Valores médios de caracteres das células epidérmicas das pétalas de espécies melitófilas, ornitófilas e quiropterófilas (n=25). SP= síndrome de polinização; PE= pétala estandarte; PC= pétala comum; AAD= altura das células da face adaxial da epiderme; L= largura da base das células da face adaxial da epiderme; AAB= altura das células da face abaxial da epiderme; DAD= densidade de células na face adaxial da epiderme; DAB = densidade de células na face abaxial da epiderme.....	56
Tabela 4 – Valores médios de características relacionadas às células da face adaxial da epiderme de pétalas em espécies melitófilas, ornitófilas e quiropterófilas (n=25 para todas as espécies). SP: síndrome de polinização; PE: pétala estandarte; PC: pétala comum; AC: altura da conicidade; AA: área do ápice da célula cônica; DA: distância entre os ápices das células cônicas.....	57
Tabela 5 – Valores médios do mesofilo das pétalas de flores em espécies melitófilas, ornitófilas e quiropterófilas. SP: síndrome de polinização; PE= pétala estandarte; PC= pétala comum; EM= espessura do mesofilo (n=25); AFV= área ocupada pelo tecido vascular (n=5); AP= área ocupada pelo parênquima (n=5).....	58
Tabela 6 – Ornamentação da estriação epicuticular das paredes periclinais externas da epiderme em pétalas de flores melitófilas, ornitófilas e quiropterófilas.....	59

LISTA DE SIGLAS

AA = área do ápice

AAB = altura das células da face abaxial da epiderme

AC = altura da conicidade

AAD = altura das células da face adaxial da epiderme

DA = distância entre os ápices das células cônicas

DAB = densidade de células por mm^{-2} da face abaxial da epiderme

DAD = densidade de células por mm^{-2} da face adaxial da epiderme

L = largura da base das células da face adaxial da epiderme

FSEP = superfície adaxial da epiderme das pétalas

SUMÁRIO

	Pág.
RESUMO	ix
ABSTRACT	x
LISTA DE FIGURAS	xi
LISTA DE TABELAS	xii
LISTA DE SIGLAS	xiv
INTRODUÇÃO	16
REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	18
ECOLOGIA DA POLINIZAÇÃO.....	18
MICROMORFOLOGIA FLORAL.....	19
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	22
ARTIGO CIENTÍFICO	28
Resumo.....	30
Introdução.....	31
Material e Métodos.....	33
Resultados.....	37
Discussão.....	43
Conclusões.....	48
Agradecimentos.....	49
Referências.....	50
ANEXOS	74
ANEXO I – NORMAS DA REVISTA.....	75

INTRODUÇÃO

As flores polinizadas por animais possuem micromorfologia que interferem na interação entre flores e diversos grupos de polinizadores (CHRISTENSEN e HANSEN, 1998; RANDS et al., 2011; OJEDA et al., 2012). Estas características micromorfológicas fornecem sinais que exercem função primordial na atração dos vetores de pólen (WHITNEY et al., 2011).

Dentre os sinais emitidos pelas flores, a cor é um dos atributos mais importantes, visto que permite o reconhecimento da flor pelo polinizador à distância (MENZEL et al., 1997; SPAETHE et al., 2001). As características visuais relacionadas à cor não são apenas influenciadas pela composição química dos pigmentos, mas também pela micromorfologia das células epidérmicas das pétalas (NODA et al., 1994). Estas células são influenciadas pelo fator genético MIXTA na maioria das Angiospermas e em geral são papilosas, principalmente na face adaxial das pétalas (GLOVER e MARTIN, 1998; BAUMANN et al., 2007).

Tais células podem intensificar as cores, pois seu formato e tamanho fazem com que mais feixes de luz cheguem até os pigmentos (KAY et al., 1981; GORTON e VOGELMANN, 1996). Além disso, o relevo formado por essas células aumenta a superfície externa recoberta por cutícula que pode aumentar a reflexão da luz (KOLOSOVA et al., 2001), tornando a flor mais atrativa (NODA et al., 1994).

Os sinais olfativos também tem lugar nas células epidérmicas, as quais produzem substâncias odoríferas, e sua morfologia aumenta a superfície de contato com o meio externo, facilitando a liberação dos voláteis florais (KOLOSOVA et al., 2001). Finalmente, as células epidérmicas facilitam o contato físico com os polinizadores, fornecendo pistas táteis, onde eles podem prender-se, tornando o pouso mais seguro (GLOVER e MARTIN, 1998; KAYE, 1999; WHITNEY et al., 2009; 2011).

As estruturas micromorfológicas do mesofilo também influenciam a interação entre flores e polinizadores. De acordo com a quantidade de camadas e de espaços intercelulares, interfere no grau de reflexão da luz (KAY et al., 1981), também acumula voláteis florais, como no caso de *Rosa rugosa* (SULBORSKA et al., 2012) e ainda o mesofilo pode conter estruturas secretoras (SOUZA e MOSCHETA, 1999).

As características microestruturais em pétalas de flores exercem influência no sucesso reprodutivo das espécies vegetais e pode variar de acordo com a síndrome de polinização (CHRISTENSEN e HANSEN, 1998). Essas características vêm sendo investigadas quanto à

sua função na polinização por diversos grupos de polinizadores (CHRISTENSEN e HANSEN, 1998; RANDES et al., 2011; OJEDA et al., 2012).

Diante do exposto, o presente estudo tem como hipótese que a micromorfologia das pétalas de flores melitófilas, ornitófilas e quiropterófilas tem relação com o polinizador. Para verificar esta hipótese, espera-se que: a) flores melitófilas possuam maior densidade e altura de células cônicas na superfície epidérmica das pétalas, quando comparadas às flores ornitófilas e quiropterófilas; b) flores melitófilas, quiropterófilas e ornitófilas possuem estruturas secretoras nas pétalas associadas a atrativos para polinizadores.

REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

ECOLOGIA DA POLINIZAÇÃO

A polinização é a transferência de grãos de pólen das anteras para o estigma de uma mesma flor, entre flores do mesmo indivíduo, de indivíduos diferentes de uma mesma espécie ou entre indivíduos de espécies diferentes, podendo ser realizada por vetores bióticos e abióticos (RICHARDS, 1986; ENDRESS, 1994; PROCTOR et al., 1996; NABHAN e BUCHMANN, 1997). Este processo envolve aspectos morfológicos, fisiológicos, fenológicos e populacionais das plantas e dos animais polinizadores (BULLOCK e TABLA, 2002). Influenciando no sucesso reprodutivo das espécies vegetais e, conseqüentemente, na estrutura genética das comunidades vegetais, a polinização vem sendo um dos processos responsáveis pela geração e manutenção da biodiversidade dos ecossistemas (BAWA, 1990; AIZEN e FEINSINGER, 1994; MACHADO e LOPES 2002).

Dessa forma, os polinizadores prestam um serviço ecossistêmico essencial, permitindo a polinização cruzada, o que beneficia a sociedade, pelo aumento da produção, e auxilia na conservação da diversidade biológica (EARDLEY et al., 2006). Atualmente, alguns autores estimam que 80% das espécies vegetais e 75% das plantas cultivadas mundialmente dependem de animais para a polinização (KEVAN e IMPERATRIZ-FONSECA, 2002). Segundo Regal (1982), estes dados seguem uma tendência latitudinal, e os estudos são crescentes em relação às florestas tropicais, onde existe um maior número de flores atrativas para grupos diversificados de polinizadores.

Em geral, as flores possuem um conjunto de atributos relacionados aos polinizadores, que incluem cor, forma, odor, eventos e recursos florais, que muitas vezes são específicos para grupos de polinizadores; esse conjunto é denominado síndrome de polinização (FAEGRI e PIJL, 1979; ENDRESS, 1994). As síndromes de polinização constituem respostas adaptativas entre plantas e polinizadores, tornando esta relação estreita (FAEGRI e PIJL, 1979; PROCTOR et al., 1996). Os polinizadores desenvolvem uma capacidade cognitiva de reconhecimento e distinção de padrões florais, exercendo, assim, uma pressão seletiva sobre essas características (RAMIREZ et al., 1990; WASER et al., 1996). Os grupos de polinizadores que compõem uma síndrome formam grupos funcionais, pois possuem funções ecológicas similares (FENSTER et al., 2004; DANIELI-SILVA et al., 2012).

A melitofilia se caracteriza pela apresentação de flores com planos de simetria variando entre zigomorfa ou actinomorfa, podendo apresentar plataforma de pouso; geralmente possuem

guias de néctar e as cores mais atrativas para as abelhas são amarelo e azul (FAEGRI e PIJL, 1979), mas é também comum a presença de regiões emissoras de radiação ultravioleta (KEVAN, 1983), odores suaves e agradáveis ao olfato humano, antese diurna, quantidade moderada de néctar, poucos estames e elementos sexuais escondidos (CHITTKA e THOMSON, 2004).

Flores tubulares, simetria zigomorfa ou actinomorfa, com cores fortes, principalmente vermelho e laranja, de antese diurna, com nectários situados na base do tubo da corola e distantes dos elementos sexuais e grande quantidade de néctar diluído, são características associadas à ornitofilia, como também a ausência de odores (FEINSINGER, 1990; VOGEL, 1990). Entretanto, Knudsen et al. (2004) testaram a presença de odores em flores polinizadas por beija-flores e verificaram que metade das espécies investigadas possuíam substâncias voláteis odoríferas.

A quiropterofilia é caracterizada por flores expostas, vistosas e grandes em forma de pincel ou disco, cores claras (em tons de bege, branco e verde), odores acres e fortes liberados à noite, antese noturna, grande quantidade de pólen e néctar, ausência de guias de néctar (FAEGRI e PIJL, 1979; HELVERSEN, 1993; ENDRESS, 1994; HELVERSEN e VOIGT, 2002). Em relação aos odores de flores quiropterófilas, Martins e Gribel (2007), ao estudar a espécie *Caryocar villosum*, observaram um odor adocicado e não muito agradável. A quiropterofilia ocorre predominantemente nos trópicos e quase que exclusivamente em árvores, sendo ocasional em epífitas e raras em herbáceas (DOBAT e PEIKERT-HOLLE, 1985; ENDRESS, 1994).

Alguns estudos questionam o uso do conceito de síndromes, pois verificaram que espécies vegetais inseridas em uma síndrome atraem um número mais diversificado de polinizadores, tornando-se generalistas (WASER et al., 1996; OLLERTON et al., 2009). No entanto, alguns autores concordam que o conceito de síndrome é importante e fornece conhecimentos para o estudo da ecologia reprodutiva das comunidades vegetais, e que certo grau de variação é aceitável (MOMOSE et al., 1998; FENSTER et al., 2004; MACHADO e LOPES, 2003; 2004).

MICROMORFOLOGIA FLORAL

Dentre os atributos florais que compõem as síndromes de polinização podemos incluir características micromorfológicas. A importância da relação entre a micromorfologia de flores e a polinização foi inicialmente registrada em 1969, por Carlquist, que destacou a relevância de

estudos de anatomia floral aplicada à avaliação das adaptações desenvolvidas pelas plantas ao longo da sua história evolutiva (CARLQUIST, 1969).

A micromorfologia das pétalas é o aspecto mais estudado até o momento, especialmente da face adaxial da epiderme (FSEP), que constitui o primeiro ponto de contato físico entre a flor e vários grupos de polinizadores e apresenta diversas formas e particularidades que podem significar o sucesso da interação planta-polinizador (WHITNEY et al., 2011). A maioria das angiospermas possui a FSEP constituída por células cônicas (CHRISTENSEN e HANSEN, 1998). Em estimativa realizada com 201 espécies de 61 famílias, apenas 5% das espécies apresentaram células epidérmicas planas e em 95% estas células eram cônicas (KAY et al., 1981).

Os estudos sobre a superfície de pétalas foi iniciado em 1977 por Baagoe, que analisou os padrões em Asteraceae (BAAGOE, 1977). Posteriormente, outros estudos investigaram a origem destas células (MOL et al., 1998; REALE et al., 2002; BAUMANN et al., 2007), descreveram as formas (KAY et al., 1981; ROITMAN et al., 1997; SOUZA e MOSCHETA, 1999; AKÇIN 2009; OJEDA et al., 2009), as funções e os efeitos associados aos estímulos atrativos ou repulsivos para os polinizadores (GORTON e VOGELMANN, 1996; MOL et al., 1998; HONG et al., 1998; GLOVER e MARTIN, 1998; KOLOSOVA et al., 2001; WHITNEY et al., 2009; DI STILIO et al., 2009; RANDS et al., 2011; OJEDA et al., 2012).

Estudos sugerem que o fenótipo de células cônicas está associado à expressão da proteína da família MIXTA, que regula a expressão de genes relacionados ao formato da célula. Estes genes variam entre espécies (NODA et al., 1994; GLOVER e MARTIN, 1998; van HOUWELINGEN et al., 1998; MOL et al., 1998; MARTIN et al., 2002; PEREZ-RODRIGUEZ et al., 2005; BAUMANN et al., 2007) e, possivelmente, representam um caráter adaptativo (KAY et al., 1981).

Células epidérmicas cônicas da FSEP acumulam pigmentos (Mol et al. 1998) e seu formato e tamanho (KAY et al., 1981; BAUMANN et al., 2007) aumentam a confluência de feixes de luz que atingem os pigmentos dentro de vacúolos, intensificando a cor percebida pelos animais (GORTON e VOGELMANN, 1996; WHITNEY et al., 2011), tornando as pétalas mais atraentes (NODA et al., 1994). O formato cônico das células da FSEP proporcionam o aumento da área superficial externa, que é revestida por cutícula, aumentando a reflexão da luz (KOLOSOVA et al., 2001) e, funcionando como lentes, um efeito óptico da luz dependerá do ângulo de incidência dos raios solares (KAY et al., 1981). Esta intensificação da cor e do brilho em células cônicas da FSEP foi investigada usando linhagens selvagens e mutantes do gene MIXTA em flores de *Antirrhinum majus*, onde foi verificado que flores

mutantes apresentavam células com superfícies planas, absorviam menos luz e refletiam uma coloração mais fraca (NODA et al., 1994; GORTON e VOGELMANN, 1996; MOL et al., 1998). Tais alterações na reflectância da luz, na aparência das pétalas e na saturação de pigmentos, promoveram modificações que tornaram as pétalas menos atrativas (NODA et al., 1994; GLOVER e MARTIN, 1998).

Além do efeito visual, muitas flores atraem polinizadores por meio de sinais olfativos, originados pela produção de substâncias voláteis, as quais variam entre as espécies e podem funcionar de modo específico para um grupo de polinizadores (HENDERSON, 1986; RAGUSO e PICHERSKY, 1995; DUDAREVA et al., 1996; KOLOSOVA et al., 2001). Estas substâncias podem ser produzidas nas células epidérmicas das pétalas, facilitando a sua liberação para a atmosfera (KOLOSOVA et al., 2001). A forma cônica das células epidérmicas também aumenta a superfície de exalação destas substâncias para a atmosfera (KOLOSOVA et al., 2001), pois aumentam a absorção de luz, e, conseqüentemente, elevam a temperatura das flores, favorecendo a volatilidade de substâncias odoríferas (COMBA et al., 2000; WHITNEY et al., 2011). Em flores de *Clarkia breweri*, a síntese de voláteis florais ocorre, predominantemente, nas células cônicas da FSEP, sugerindo que os genes responsáveis pela formação dos aromas são expressos, principalmente, nestas células (DUDAREVA et al., 1996). Em flores de *Antirrhinum majus* foi encontrada a enzima BAMT, catalizadora de ésteres voláteis, exclusivamente nas células epidérmicas das pétalas e, em maior quantidade, quando as células têm o formato cônico (KOLOSOVA et al., 2001).

As células cônicas da FSEP também tem relação com a atração tátil, pois aumentam a superfície de contato com o polinizador, tornando-se mais atraente (KOLOSOVA et al., 2001); e constituem um elemento facilitador do pouso para alguns grupos, os quais podem prender-se à superfície sinuosa formada por estas células (KEVAN e BAKER, 1983; RANDS et al., 2011; WHITNEY et al., 2011). Algumas abelhas têm preferência por pétalas com células cônicas na epiderme, independentemente até da cor da pétala (GLOVER e MARTIN, 1998) e das condições ambientais (ALCORN, WHITNEY e GLOVER 2012). Estes autores concluíram que as abelhas poderiam pousar em flores movimentadas pelo vento, se estas possuíssem células cônicas na superfície, constituindo uma zona de segurança, através do benefício tátil que estas células conferem ao polinizador.

Dentre as síndromes de polinização, a melitofilia, a ornitofilia e a quiropterofilia apresentam flores com características micromorfológicas distintas (CHRISTENSEN e HANSEN, 1998). Todas as espécies entomófilas, algumas ornitófilas e nenhuma quiropterófila possuem células cônicas na superfície epidérmica. Esta ocorrência diferencial está

estritamente relacionada à acuidade visual do polinizador; especialmente abelhas, possuem uma visão micrométrica mais aguçada, ao contrário de morcegos e aves, que têm uma visão macro, chegando a assemelhar-se à visão humana, em alguns casos (CHRISTENSEN e HANSEN, 1998).

Além da epiderme, outras estruturas micromorfológicas nas flores que podem interferir na polinização, como o mesofilo, cujo número de camadas e de espaços intercelulares influenciam o grau de reflexão da luz incidente sobre as peças florais (SOUZA e MOSCHETA, 1999). Os espaços intercelulares também podem acumular voláteis florais, como nas flores de *Rosa rugosa*, atraentes para o polinizador (SULBORSKA et al., 2012), pois podem conter estruturas secretoras que produzem e acumulam substâncias (SOUZA e MOSCHETA, 1999).

Deste modo, podemos perceber a importância da micromorfologia das pétalas na interação flor-polinizador, e que estudos mais específicos são necessários para compreender como estas características estruturais em pétalas atuam na qualidade/eficiência da polinização em flores melitófilas, ornitófilas e a quiropterófilas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AKÇIN, O. E. Micromorphological and Anatomical Studies on Petals of 11 Turkish *Onosma* L. (Boraginaceae) Taxa. **Bangladesh J. Plant Taxon**, v. 16, n. 2, p. 157-164. 2009.
- AIZEN, A. M.; FEINSINGER, P. Forest Fragmentation, Pollination, and Plant Reproduction in a Chaco Dry Forest, Argentina. **Ecology**, v. 75, n. 2, p. 330-351. 1994.
- ALCORN, K.; WHITNEY, H.; GLOVER, B. Flower movement increases pollinator preference for flowers with better grip. **Functional Ecology**, v. 26, p. 941-947. 2012.
- BAUMANN, K.; PEREZ-RODRIGUES, M.; BRADLEY, D.; VENAIL, J.; BAILEY, P.; JIN, H.; KOES, R.; ROBERTS, K.; MARTIN, C. Control of cell and petal morphogenesis by R2R3 MYB transcription factors. **Development**, v. 134, p. 1691-1701. 2007.
- BAWA, K. S. Plant-Pollinator Interactions in Tropical Rain Forests. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 21, p. 399-422. 1990.
- BAAGOE, J. Taxonomical application of ligule micro-characters in Compositae. In: Anthemideae, Heliantheae, and Tageteae. **Botanisk Tidsskrift**, v. 71, p. 193-224. 1977.
- BULLOCK, S.H.; TABLA, V.P. La polinización en la selva tropical de Chamela. In: NOGUEIRA, F.A.; RIVERA, J.H.V.; ALDRETE, A.N.G.; AVENDAÑO, M.Q. (Eds.), **Historia Natural de Chamela**. Instituto de Biología, UNAM, 2002. pp. 499-515.
- CARLQUIST, S. Toward Acceptable Evolutionary Interpretations of Floral Anatomy. **Phytomorphology**, v. 19, n. 4, 332-362. 1969.

COMBA, L.; CORBET, S. A.; HUNT, H. OUTRAM, S.; PARKER, J.S.; GLOVER, B.J. The role of genes influencing the corolla in pollination of *Antirrhinum majus*. **Plant, Cell and Environment**, v. 23, p. 639-647. 2000.

CHITTKA, L.; THOMSON, J.D. (Ed.) **Cognitive ecology of pollination: animal behavior and floral evolution**. Cambridge University Press, Cambridge. 360p. 2004.

CHRISTENSEN, K.I.; HANSEN, H.V. SEM-studies of epidermal patterns of petals in the angiosperms. **Opera Botanica**, v. 135, p. 5-87. 1998.

DANIELI-SILVA, A.; SOUZA, J.M.T.; DONATTI, A.J.; CAMPOS, R.P.; VICENTE-SILVA, J.; LEANDRO FREITAS, L.; ISABELA GALARDA VARASSIN, I.G. Do pollination syndromes cause modularity and predict interactions in a pollination network in tropical high-altitude grasslands? **Oikos**, v. 121, p. 35-43. 2012.

DI STILIO, V.S.; MARTIN, C.; SCHULFER, A.F.; CONNELLY, C.F. An ortholog of MIXTA-like2 controls epidermal cell shape in flowers of *Thalictrum*. **New Phytologist**, v. 183, p. 718-728. 2009.

DOBAT, K.; PEIKERT-HOLLE, T. **Blüten und Fledermäuse Bestäubung durch Fledermäuse und Flughunde (Chiropterophilie)**. Waldemar Kramer Verlag. 370p. 1985.

DUDAREVA, N.; CSEKE, L.; BLANC, V.M.; PICHERSKY, E. Evolution of floral scent in Clarkia: novel patterns of S-linalool synthase gene expression in the *C. breweri* flower. **Plant Cell**, v. 8, p. 1137-1148. 1996.

EARDLEY, C.; ROTH, D.; CLARKE, J.; BUCHMANN, S.; GEMMILL, B. (Eds) **Pollinators and pollination: A resource book for policy and practice**. African Pollinator Initiative, Pretoria, 2006. pp. 12-13.

ENDRESS, P.K. **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**. Cambridge: Cambridge University Press. 528p. 1994.

FAEGRI, K.; van der PIJL, L. **The principles of pollination ecology**. Pergamon Press, London. 244p. 1979.

FEINSINGER, P. Interacciones entre plantas y colibríes en selvas tropicales. **Boletín de la Academia Nacional de Ciencias, Córdoba, Argentina**, v. 59, p. 31-54. 1990.

FENSTER, C.B.; ARMBRUSTER, W.S.; WILSON, P.; DUDASH, M.R., THOMPSON, J.D. Pollination syndromes and floral specialization. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 35, p. 375-403. 2004.

GLOVER, B.J.; MARTIN, C. The role of petal cell shape and pigmentation in pollination success in *Antirrhinum majus*. **Heredity**, v. 80, p. 778-784. 1998.

GORTON, H.L.; VOGELMANN, T.C. Effects of Epidermal Cell Shape and Pigmentation on Optical Properties of *Antirrhinum* Petals at Visible and Ultraviolet Wavelengths. **Plant Physiology**, v. 112, p. 879-8238. 1996.

v. HELVERSEN, O.; VOIGT, C.C. Glossophagine Bat Pollination in *Helicteres baruensis* (Sterculiaceae). **Ecotropica**, v. 8, p. 23-30. 2002.

v. HELVERSEN, O. Adaptations of flowers to pollination by Glossophagine bats. In: BARTHOLOTT, W.; NAUMANN, C.M.; SCHMIDT-LOSKE, K.; SCHUCHMANN, K.L. (eds). **Animal-plant interactions in tropical environments**. Museum Alexander Koenig, Bonn. 1993. p. 41-59.

HENDERSON, A. A review of pollination studies in the Palmae. **Botanical Review**, v. 52, p. 221-259. 1986.

van HOUWELINGEN, A.; SOUER, E.; SPELT, K.; KLOOS, D.; MOL, J.; KOES, R. Analysis of flower pigmentation mutants generated by random transposon mutagenesis in *Petunia hybrida*. **Plant Journal**, v. 13, n. 1, p. 39-50. 1998.

HONG, S.; DECRAENE, L.P.R.; SMETS, E. Systematic Significance of Tepal Surface Morphology in Tribes Persicarieae and Polygoneae (Polygonaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 127, p. 91-116. 1998.

KAY, Q.O.N.; DAOUD, H.S.; STIRTON, C.H. Pigment distribution, light reflection and cell structure in petals. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 83, p. 57-84. 1981.

KAYE, T.N. From flowering to dispersal: reproductive ecology of an endemic plant, *Austragalus australis* var. *olympicus* (Fabaceae). **American Journal of Botany**, v. 86, n. 9, p. 1248-1256. 1999.

KEVAN, P.G. Floral colors through the insect eye: what they are and what they mean, In: JONES, C.E. e LITTLE, R.J. (eds.). **Handbook of experimental pollination biology**. Scientific and Academic Editions, New York. 1983. pp. 3-30.

KEVAN, P. G.; BAKER, H. G. Insects as Flower Visitors and Pollinators. **Annual Review Entomology**, v. 28, p. 407-53. 1983.

KEVAN, P.; IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. (eds). **Pollinating bees: the conservation link between Agriculture and Nature**. Brasília, DF: Ministry of Environment. 313p. 2002.

KNUDSEN, J.T.; TOLLSTEN, L.; GROTH, I.; BERGSTRÖM, G.; RAGUSO, R.A. Trends in floral scent chemistry in pollination syndromes: floral scent composition in hummingbird-pollinated taxa. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 146, p. 191-199. 2004.

KOLOSOVA, N.; SHERMAN, D.; KARLSON, D.; DUDAREVA, N. Cellular and subcellular localization of S-Adenosyl-L-Methionine: benzoic acid carboxyl methyltransferase, the enzyme responsible for biosynthesis of the volatile ester methylbenzoate in Snapdragon Flowers. **Plant Physiology**, v. 126, p. 956-964. 2001.

MACHADO, I.C.; LOPES, A.V. A polinização em ecossistemas de Pernambuco: uma revisão do estado atual do conhecimento. In: TABARELLI, M. e SILVA, J.C.M. (Orgs). **Diagnóstico da Biodiversidade de Pernambuco. Secretaria de Ciência Tecnologia e Meio Ambiente, Fundação Joaquim Nabuco**. Recife: Massangana. 2002. pp. 583-596.

MACHADO, I.C.; LOPES, A.V. Recursos florais e sistemas de polinização e sexuais na Caatinga. In: LEAL, I.; TABARELLI, M. & SILVA, J.M.C. da. (Orgs). **Ecologia e conservação da Caatinga**. Editora Universitária da UFPE, Recife, Brasil, 2003. pp. 515-563.

MACHADO, I.C.; LOPES, A.V. Floral traits and pollination systems in the Caatinga, a Brazilian Tropical Dry Forest. **Annals of Botany**, v. 94, p. 365-376. 2004.

MARTINS, R.L.; GRIBEL, R. Polinização de *Caryocar villosum* (Aubl.) Pers. (Caryocaraceae) uma árvore emergente da Amazônia Central. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, n. 1, p. 37-45. 2007.

MARTIN, C.; BHATT, K.; BAUMANN, K.; JIN, H.; ZACHGO, S.; ROBERTS, K.; SCHWARZ-SOMMER, Z.; GLOVER, B.; PEREZ-RODRIGUES, M. The mechanics of cell fate determination in petals. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B**, v. 357, p. 809-813. 2002.

MENZEL, R.; GUMBART, A.; KUNZE, J.; SHMIDA, A.; VOROBYEV, V. Pollinators' strategies in finding flowers. **Israel Journal of Plant Sciences**, v. 45, p. 141-156. 1997.

MOL, J.; GROTEWOLD, E.; KOES, R. How genes paint flowers and seeds. **Trends in Plant Science**, v. 3, n. 6, p. 212-217. 1998.

MOMOSE, K.T., YUMOTO, T., NAGAMITSU, T., NAGAMASU, H., SAKAI, R.D., HARRINSIN, R.D., ITIOKA, T., HAMID, A.A. & INQUE, T. Pollination biology in a lowland dipterocarp forest in Sarawak, Malaysia. I. Characteristics of the plant-pollinator community in a lowland dipterocarp Forest. **American Journal of Botany**, v. 85, p. 1477-1501. 1998.

NABHAN, G.P.; BUCHMANN, S.L. Services provided by pollinators. In: G.C. DAILY (ed.). **Nature's service: Societal dependence on natural ecosystems**. Washington, D.C., Island. 1997. pp. 133-150.

NODA, K.; GLOVER, B.J.; LINSTEAD, P.; MARTIN, C. Flower color intensity depends on specialized cell shape controlled by a MYB-related transcription factor. **Nature**, v. 369, p. 661-664. 1994.

OJEDA, I.; FRANCISCO-ORTEGA, J.; CRONK, Q.C.B. Evolution of petal epidermal micromorphology in Leguminosae and its use as a marker of petal identity. **Annals of Botany**, v. 104, p. 1099-1110. 2009.

OJEDA, I.; SANTOS-GUERRA, A.; CAUJAPÉ-CASTELLS, J.; JAÉN-MOLINA, R.; MARRERO, A.; CRONK, Q.C.B. Comparative Micromorphology of Petals in *Macaronesian Lotus* (Leguminosae) Reveals a Loss of Papillose Conical Cells during the Evolution of Bird Pollination. **International Journal of Plant Sciences**, v. 173, n. 4, p. 365-37. 2012.

OLLERTON, J.; ALARCO, R.; WASER, N.M.; PRICE, M.V.; WATTS, S.; CRANMER, L.; HINGSTON, A.; PETER, C.I.; ROTENBERRY, J. A global test of the pollination syndrome hypothesis. **Annals of Botany**, v. 103, p. 1471-1480. 2009.

PEREZ-RODRIGUES, M.; JAFFE, F.W.; BUTELLI, E.; GLOVER, B.J.; MARTIN, C. Development of three different cell types is associated with the activity of a specific MYB

transcription factor in the ventral petal of *Antirrhinum majus* flowers. **Development**, v. 132, p. 359-370. 2005.

PROCTOR, M.; YEO, P.; LACK, A. **The natural history of pollination**. Great Britain: Timber Press, 1996. 479p.

RAGUSO, R.A.; PICHERSKY, E. Floral volatiles from *Clarkia breweri* and *C. concinna* (Onagraceae): Recent evolution of floral scent and moth pollination. **Plant Systematics and Evolution**, v. 194, p. 55-67. 1995.

RAMÍREZ, N.; GIL, C.; HOKCHE, O.; SERES, A.; BRITO, Y. Biología floral de una comunidad arbustiva tropical en la Guayana Venezolana. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 77, p. 1260-1271. 1990.

RANDS, S.A.; GLOVER, B.J.; WHITNEY, H.M. Floral epidermal structure and flower orientation: getting to grips with awkward flowers. **Arthropod-Plant Interactions**, v. 5, n. 4, p. 279-285. 2011.

REALE, L.; PORCEDDU, A.; LANFALONI, L.; MORETTI, C.; ZENONI, S.; PEZZOTTI, M.; ROMANO, B.; FERRANTI, F. Patterns of cell division and expansion in developing petals of *Petunia hybrid*. **Sexual Plant Reproduction**, v. 15, p. 123-132. 2002.

REGAL, P.J. Pollination by Wind and Animals: Ecology of Geographic Patterns. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 13, p. 497-524. 1982.

RICHARDS, A.J. **Plant Breeding systems**. George Allen & Unwin, London, 1986. 529p.

ROITMAN, G.G.; MONTALDO, N.H.; MEDAN, D. Pollination Biology of *Myrrhinium atropurpureum* (Myrtaceae): Sweet, Fleshy Petals Attract Frugivorous Birds. **Biotropica**, v. 29, n. 2, p. 162-168. 1997.

SOUZA, L.A.; MOSCHETA, I.S. (Org) Morphology and anatomy of tropical flowers. **Encyclopedia of Tropical Biology and Conservation Management**. v. I. Paris: UNESCO/EOLSS. 1999.

SPAETHE, J.; TAUTZ, J.; CHITTKA, L. Visual constraints in foraging bumblebees: flower size and color affect search time and flight behavior. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 98, n. 7, p. 3898-3903. 2001.

SULBORSKA, A.; WERYSZKO-CHMIELEWSKA, E.; CHWIL, M. Micromorphology of *Rosa rugosa* Thumb. petal epidermis secreting fragrant substances. **Acta Agrobotanica**, v. 65, n. 4, p. 21-28. 2012.

VOGEL, S. Radiación adaptativa del síndrome floral en las familias neotropicales. **Boletín de La Academia Nacional de Ciencias**, v. 59, p. 5-30. 1990.

WASER, N.M.; CHITTKA, L.; PRICE, M.V.; WILLIAMS, N.M.; OLLERTON J. Generalization in pollination systems, and why it matters. **Ecology**, v. 77, p. 1043-1060. 1996.

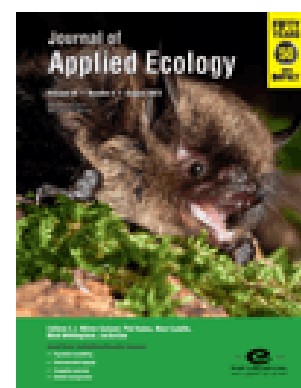
WHITNEY, H.M.; KOLLE, M.; ANDREW, P.; CHITTKA, L.; STEINER, U.; GLOVER, B.J. Floral iridescence, produced by diffractive optics, acts as a cue for animal pollinators. **Science**, v. 323, p. 130-133. 2009.

WHITNEY, H. M.; BENNETT, K.M.V.; DORLING, M.; SANDBACH, L.; PRINCE, D.; CHITTKA, L.; GLOVER, B.J. Review: part of a special issue on sexual plant reproduction. Why do so many pet also have conical epidermal cells? **Annals of Botany**, v. 108, p. 609-616. 2011.

ARTIGO CIENTÍFICO

A ser encaminhado ao periódico Journal of Applied Ecology

Normas em anexo.



1 **Micromorfologia de Pétalas e Sua Relação com a Polinização**

2

3 Vanessa Bastos Simões da Costa^{1*}, Rejane Magalhães de Mendonça Pimentel^{2*}, Maria das
4 Graças Santos das Chagas³, Gilberto Dias Alves⁴, Cibele Cardoso de Castro^{5*}

5

6 ¹*Universidade Federal Rural de Pernambuco-UFRPE, Programa de Pós-Graduação em*
7 *Ecologia-PPGE, Rua Manoel de Medeiros, S/N, 52171-900. Dois Irmãos, Recife-PE,*
8 *Brasil;* ²*UFRPE-Departamento de Biologia/Botânica. Rua Manoel de Medeiros, S/N,*
9 *52171-900. Dois Irmãos, Recife-PE, Brasil;* ³*UFRPE-Unidade Acadêmica de Serra*
10 *Talhada-UAST, Fazenda Saco, S/N, Caixa Postal 063, Serra Talhada-PE, Brasil;*
11 ⁴*Universidade de Pernambuco-UPE, Avenida Agamenon Magalhães, S/N, 50100-010,*
12 *Santo Amaro, Recife-PE, Brasil;* ⁵*UFRPE-Unidade Acadêmica de Garanhuns-UAG,*
13 *PPGE, Avenida Bom Pastor, s/n, Boa Vista, 55292-270. Garanhuns-PE, Brasil*

14

15 *Autor para correspondência: Cibele Cardoso de Castro

16

E-mail: cibelection@hotmail.com

17

Endereço: Avenida Bom Pastor, s/n, Boa Vista, 55292-270.

18

Garanhuns-PE, Brasil

19

Telefone: +558799767574

20

21 Contagem de palavras:

22 Resumo: 352

23 Texto: 4302

24 Agradecimentos: 96

25 Referências: 1387

26 Legendas de tabelas: 266

27 Legendas de figuras: 706

28

29

30 Número de tabelas: 6

31 Número de figuras: 10

32 Número de referências: 54

33

34 **Resumo**

35 **1.** As pétalas de flores de muitas espécies de Angiospermas atraem polinizadores através
36 de pistas visuais, táteis e olfativas, relacionadas com a micromorfologia das pétalas. A
37 ocorrência e as características de células cônicas da face adaxial da epiderme das pétalas
38 implicam na qualidade dos sinais percebidos por diferentes grupos de polinizadores e,
39 consequentemente, no sucesso reprodutivo.

40 **2.** O objetivo deste estudo foi determinar o comportamento e identificar se as variações de
41 caracteres micromorfológicos existentes em pétalas de flores contribuem na definição das
42 síndromes de polinização: melitofilia, ornitofilia e quiropterofilia.

43 **3.** As pétalas de 11 espécies distribuídas entre as três síndromes de polinização foram
44 analisadas em microscópio ótico e eletrônico de varredura, os caracteres
45 micromorfológicos foram descritos, mensurados e submetidos ao teste Tukey ($p < 0,05$),
46 PCA e análise de Cluster.

47 **3.** Todas as espécies melitófilas e algumas ornitófilas apresentaram células cônicas na face
48 adaxial da epiderme, ao contrário das espécies quiropterófilas. Todas as espécies
49 analisadas apresentaram estriações epicuticulares. O mesofilo das espécies melitófilas e
50 ornitófilas possuíam células braciiformes e apresentaram muitos espaços intercelulares.
51 *Cassia grandis* (melitófila) apresentou fibras pericíclicas esclerificadas na bainha do feixe
52 da nervura principal. Em *Pachira aquatica* foram observadas estruturas secretoras no
53 mesofilo da pétala. No agrupamento de Cluster as espécies quiropterófilas estão separadas
54 das espécies melitófilas e ornitófilas. No PCA foi visto que o perfil morfométrico das
55 células cônicas (especialmente a distância entre os ápices) foi um dos atributos que mais
56 fortemente influenciaram o agrupamento.

57 **4.** Os caracteres micromorfológicos não definem as síndromes de polinização e a sua
58 biometria mostrou aproximação entre espécies melitófilas e ornitófilas, podendo-se inferir
59 que as espécies melitófilas e ornitófilas estão mais próximas, evolutivamente, do que as
60 espécies quiropterófilas. A distância entre os ápices em células cônicas é um parâmetro
61 importante na interação com o polinizador; espécies vegetais desenvolvem estruturas que
62 conferem maior resistência mecânica, como o desenvolvimento de fibras pericíclicas
63 esclerificadas, como resposta à vibração do polinizador.

64 **5.** Este estudo permitiu o reconhecimento da facilitação do acesso ao recurso pelo
65 polinizador através de caracteres micromorfológicos das pétalas. Sugerimos que pesquisas
66 adicionais sejam desenvolvidas, principalmente no que se referente à biometria destes
67 caracteres relacionados à polinização.

68
69 **Palavras-chave:** morfoanatomia de pétalas, células cônicas, melitofilia, ornitofilia,
70 quiropterofilia, síndromes de polinização.
71

72 **Introdução**

73

74 A micromorfologia das flores está intimamente associada à polinização,
75 especialmente se considerarmos elementos florais que possuem funções específicas de
76 atração do polinizador (Whitney *et al.* 2011). A maioria dos estudos que relacionam a
77 micromorfologia floral ao processo de polinização, iniciados por Carlquist (1969), trata de
78 questões relacionadas às pétalas.

79 As pétalas de muitas espécies de Angiospermas têm a função de atrair os
80 polinizadores, pois fornecem pistas visuais, táteis e olfativas (Glover & Martin 1998;
81 Whitney *et al.* 2011). A ocorrência e dimensões de células epidérmicas cônicas alteram a
82 absorção de luz, influenciam no brilho e na intensidade de cores (Kay, Daoud & Stirton
83 1981; Noda *et al.* 1994) e alguns pigmentos, como as antocianinas, que quando
84 acumulados no seu interior contribuem na atração de polinizadores (Gorton & Vogelmann
85 1996; Mol, Grotewold & Koes 1998; Whitney *et al.* 2011). Além disso, estas células estão
86 relacionadas ao aumento da temperatura, o que pode favorecer a volatilidade das
87 substâncias que produzem os odores (Kolossova *et al.* 2001; Comba *et al.* 2000; Whitney *et*
88 *al.* 2011).

89 Estudos apontam, ainda, que tais células, cujas características são determinadas
90 geneticamente (Di Stilio *et al.* 2009), podem aumentar o atrito entre as pernas dos insetos
91 polinizadores e a pétala, facilitando o pouso sobre sua superfície (Kevan & Lane 1985;
92 Whitney, Federle & Glover 2009; Whitney *et al.* 2011).

93 Em geral, flores polinizadas por abelhas possuem células epidérmicas cônicas,
94 enquanto aquelas polinizadas por aves e morcegos, bem como as polinizadas pelo vento,
95 tendem a possuir células epidérmicas planas (Christensen & Hansen 1998). Algumas
96 abelhas preferem flores que apresentam células cônicas em relação às variedades da

97 mesma espécie que não as apresentam (Christensen & Hansen 1998; Glover & Martin
98 1998; Alcorn, Whitney & Glover 2012).

99 A rigidez dos tecidos, em consequência de uma maior quantidade de células com
100 parede secundária e graus variados de lignina na sua constituição, é uma característica
101 micromorfológica floral que pode ter relação com as síndromes de polinização, e confere
102 resistência ao peso provocado pelos polinizadores durante sua aterrissagem sobre as
103 pétalas (Soltis, Leebens-Mack & Soltis 2006).

104 A estrutura do mesofilo das pétalas também pode ter relação com a polinização,
105 pois pode conter número e tamanho de espaços intercelulares muito variáveis, esses
106 espaços, associados à quantidade de camadas do parênquima, alteram o índice de refração
107 da luz e influenciam a atratividade visual das flores (Pfündel, Agati & Cerovic 2006; Di
108 Stilio *et al.* 2009; Sulborska, Weryszko-Chmielewska & Chwil 2012).

109 Considerando a diversidade micromorfológica existente nas flores, sua interação
110 com a polinização e, conseqüentemente, com o sucesso reprodutivo de plantas, este estudo
111 objetivou relacionar as características micromofológicas de pétalas com síndromes de
112 polinização, usando como modelo espécies polinizadas por abelhas, aves e morcegos.
113 Esperamos que flores melitófilas apresentassem células epidérmicas cônicas com maior
114 densidade e altura, quando comparadas com as células epidérmicas de flores ornitófilas.
115 Adicionalmente, que as células epidérmicas apresentem superfície plana em flores
116 quiropterófilas.

117

118 **Materiais e Métodos**

119

120 ESPÉCIES ESTUDADAS E LOCAIS DE COLETA

121

122 Foram estudadas flores com morfologia floral variada (Figura 1), cuja determinação
123 das síndromes de polinização foi realizada por meio da avaliação do tipo floral, cor,
124 tamanho, unidades de polinização, recursos florais e antese (Tabela 1), seguindo
125 metodologia usual para síndromes de polinização (Faegri & Pijl 1979; Machado & Lopes
126 2003; 2004), e posteriormente, quando possível, comprovado pela literatura (Tabela 2). As
127 11 espécies estudadas estão distribuídas em cinco famílias, com diferentes síndromes de
128 polinização, sendo cinco melitófilas, quatro ornitófilas e três quiropterófilas (Tabela 1).

129 As coletas foram realizadas em áreas dos Estados de Pernambuco (Recife,
130 Camaragibe e Caruaru), Paraíba (Areia) e Ceará (Barbalha). Foram coletadas flores abertas
131 de dez indivíduos por espécie e fixadas em álcool a 70%.

132 Uma vez que a flor de *Periandra coccinea* é formada por um cálice bilabiado onde
133 o lábio carenal é formado por três lacínias fundidas e a mediana é mais longa, o lábio
134 vexilar é formado por duas lacínias subconadas (Funch & Barroso 1999). Para a análise
135 dos caracteres microestruturais das pétalas foi utilizada uma área de 1mm² na porção
136 central de cada lábio, sendo o lábio carenal comparado à pétala estandarte e o lábio vexilar
137 comparado às pétalas comuns, sendo utilizado 1 (um) campo amostral por pétala, e uma
138 pétala de cinco indivíduos por espécie.

139

140 CARACTERES MICROMORFOLÓGICOS DE PÉTALAS

141

142 Foram descritos e mensurados caracteres micromorfológicos de células da
143 epiderme e do mesofilo de pétalas, sendo realizadas cinco medidas em cada pétala para
144 cada parâmetro, totalizando $n = 25$. Considerou-se os seguintes aspectos: altura das células
145 das faces adaxial e abaxial da epiderme (ACS, ACI), largura da base das células da face
146 adaxial da epiderme (L), altura da conicidade (AC), área do ápice (AA) e distância entre os
147 ápices das células cônicas (DA) e a densidade (número de células por 1mm^2) (DAD – face
148 adaxial e DAB – face abaxial). No mesofilo das pétalas foram estimadas as proporções (%)
149 das áreas transversais ocupadas pelos tecidos parenquimáticos e vasculares, e medida a
150 espessura (EM) total, excluindo as células da epiderme.

151 A descrição dos tipos celulares da superfície adaxial da epiderme foi baseada em
152 Mudalige, Kuehnle & Amore (2003). A descrição da ornamentação cuticular seguiu Çildir,
153 Kahraman & Doğan (2012).

154

155 MICROSCOPIA ÓTICA

156

157 Secções histológicas paradérmicas e transversais de pétalas foram obtidas, à mão
158 livre, com auxílio de lâmina comum de barbear e as secções paradérmicas foram
159 clarificadas em NaCl 40%, posteriormente lavadas e coradas com azul de metileno e
160 safranina (Johansen 1940). Imagens digitais das secções histológicas foram obtidas usando
161 câmera CCD (Samsung SHC 730N) acoplada a microscópio óptico (Opton). As análises
162 anatômicas foram realizadas utilizando o programa *Image Tool 3.0* (Wilcox, Dove &
163 McDavid 2002).

164

165 MICROSCOPIA ELETRÔNICA DE VARREDURA

166

167 A preparação das amostras seguiu Reale et al. (2002), com modificações. Todas as
168 amostras foram fixadas por 2h em glutaraldeído 2,5% com tampão cacodilato 0,1M, pós-
169 fixadas por uma hora em uma solução 1:1 de ósmio 2% e tampão caco 0,1M, novamente
170 lavadas em tampão caco 0,1M e, posteriormente, em água. Desidratadas em série etflica
171 crescente (30%, 50%, 70%, 90% e 100%), secadas no ponto crítico (CPD 030 BAL-TEC)
172 em CO₂ líquido, montadas em *stubbs* e metalizadas com ouro (METALIZADOR
173 LEICA EM SCD 500). Imagens digitais foram obtidas em microscópio eletrônico de
174 varredura (Quanta 200 FEG) no Laboratório de Microscopia Eletrônica e Microanálise do
175 Centro de Tecnologias Estratégicas do Nordeste-CETENE, Recife-Pernambuco.

176

177 ANÁLISES ESTATÍSTICAS

178

179 Os dados quantitativos foram submetidos ao teste de normalidade de Liliefors e as
180 médias dos caracteres estruturais da epiderme e do mesofilo foram comparadas entre
181 espécies e síndromes de polinização através de uma análise ANOVA One-way. Os dados
182 foram analisados por teste de regressão múltipla de Tukey, com alfa a 5% para comparação
183 dos valores entre as diferentes partes da flor (lobo x tubo), entre diferentes pétalas
184 (estandarte x comum e superior x inferior) por espécie; entre as pétalas estandarte e entre
185 as pétalas comuns, para todas as espécies e para as síndromes.

186

187 A variação dos caracteres anatômicos quantitativos de pétalas foi avaliada por meio
188 da análise de componentes principais (PCA), e a similaridade dos caracteres foi verificada
189 por meio da análise de agrupamento (Cluster), considerando todos os caracteres
190 micromorfológicos, excetuando-se as áreas transversais (%) do feixe vascular e do
parênquima no mesofilo, altura das células epidérmicas da face abaxial e densidade de

191 células epidérmicas (mm^{-2}) da face abaxial das pétalas. Isto justifica-se por não haver
192 contato entre essa face e o polinizador.

193 Todas as análises foram realizadas no programa Bioestat 5.0 (Ayres et al. 2007).

194

195 **Resultados**

196

197 As flores variaram quanto à morfologia da corola (Tabela 1 e Figura 1); o número
198 de peças da corola entre as espécies variou de dois (*Periandra coccinea*) a 19 (*Cereus*
199 *jamacaru*).

200 Os caracteres micromorfológicos divergiram entre as espécies e entre as síndromes
201 de polinização (Tabela 3-5). A face abaxial das pétalas não apresentou células epidérmicas
202 cônicas em nenhuma das espécies analisadas. Na face adaxial da epiderme foram
203 encontradas células “cônicas ou papilosas” na maioria das espécies (Tabela 4). As
204 características do mesofilo são similares para algumas espécies (Tabela 5), destacando-se a
205 presença de células braciiformes em algumas delas espécies com células braciiformes.

206

207 CARACTERES NA SÍNDROME DE MELITOFILIA

208

209 Todas as flores das espécies polinizadas por abelhas (melitofilia) apresentaram
210 células cônicas na face adaxial da epiderme, em forma de papila (*Bauhinia monandra*,
211 *Abutilon grandifolium*, *Ruellia bahiensis* e *Tecoma stans* – lobo) ou de cúpula (*Cassia*
212 *grandis* e *Tecoma stans* – tubo), com biometria bastante variável (Tabela 4 e Figura 2).

213 As células epidérmicas em todas as espécies melitófilas mostraram-se
214 isodiamétricas, com paredes anticliniais levemente sinuosas-curvadas.

215 Nas paredes pericliniais externas das células epidérmicas das pétalas, a
216 ornamentação cuticular apresentou variações nas estrias epicuticulares quanto à densidade,
217 sinuosidade e disposição (Tabela 6).

218 O mesofilo de todas as espécies melitófilas apresentou células braciiformes com
219 muitos espaços intercelulares (Figura 3), com exceção de *A. grandifolium*, onde ainda

220 foram visualizados vestígios da parede de células com grandes dimensões, geralmente com
221 apenas uma célula ocupando toda a área do mesofilo existente entre as faces adaxial e
222 abaxial da epiderme (Figura 3).

223 Foram observadas diferenças entre pétalas estandarte e as demais pétalas em flores
224 de *B. monandra* e *R. bahiensis* (Figura 4 A-B). Na primeira espécie, o DAD e a DA foram
225 menores nas pétalas estandarte do que nas demais pétalas (Tabela 3-4). Esta espécie ainda
226 apresentou maiores valores de AC e AA nas pétalas estandarte, quando comparados às
227 demais pétalas (Tabela 4).

228 Em *R. bahiensis*, os valores relativos à AC nas pétalas comuns foram
229 significativamente maiores que os encontrados nas pétalas estandarte (Tabela 4). O DAD
230 foi menor nas pétalas comuns, enquanto a EM e a área transversal ocupada pelo
231 parênquima nas pétalas comuns foram significativamente maiores do que nas pétalas
232 estandarte, e o percentual da área ocupada pelo tecido vascular foi menor (Tabela 5).

233 A AAD e a AC nas pétalas comuns de *R. bahiensis* foram maiores do que nas
234 demais espécies (Tabela 3-4).

235 *Cassia grandis* apresentou células cônicas com menores valores para altura da
236 conicidade em relação às demais espécies melitófilas (Tabela 2), enquanto o DAD foi o
237 maior entre as espécies melitófilas (Tabela 3). Tricomas tectores e estômatos anomocíticos
238 foram encontrados na epiderme das pétalas desta espécie (Figura 2); a área transversal
239 ocupada pelo feixe vascular foi a maior encontrada entre as espécies melitófilas (Tabela 5).
240 Foi a única espécie que apresentou fibras pericíclicas associadas ao feixe vascular da
241 nervura principal, sobre o floema (Figura 3C).

242 *Abutilon grandifolium* mostrou células cônicas estreitas, mais altas do que largas,
243 com a AA e DA menores em relação às demais espécies (Tabela 4).

244 As flores de *T. stans* possuem um tubo com lobos reflexos (Figura 1E),
245 apresentando características estruturais distintas. O tubo é constituído por células em forma
246 de cúpula e o lobo por células cônicas (Figura 4); o número de células epidérmicas, em
247 ambas as faces, foi maior no lobo do que no tubo (Tabela 3). De modo inverso, a EM foi
248 maior no tubo (Tabela 5). A ACS e a AC, apesar dos maiores valores encontrados no lobo
249 do que no tubo, não diferiram estatisticamente (Tabela 3-4). O tubo possui tricomas
250 glandulares distribuídos regularmente sobre toda a superfície epidérmica, estes tricomas
251 são constituídos por uma célula basal encimada por mais de 10 células dispostas
252 radialmente (Figura 5D). Possui tricomas não glandulares pluricelulares no lobo,
253 compostos por duas células, uma basal com estrias paralelas e uma célula apical com
254 estrias curtas pouco sinuosas (Figura 5B).

255

256 CARACTERES NA SÍNDROME DE ORNITOFILIA

257

258 As flores de espécies polinizadas por aves (ornitofilia) apresentaram células
259 epidérmicas cônicas na face adaxial das pétalas, em forma de papila (*Periandra coccinea* -
260 pétala comum, *Sanchezia speciosa* e *Spathodea campanulata* - lobo), de cúpula (*Delonix*
261 *regia* e *Spathodea campanulata* - tubo) ou planas (*Periandra coccinea* - pétala estandarte),
262 com biometria bastante variável (Tabela 3-5 e Figura 2).

263 Todas as espécies ornitófilas apresentaram células isodiamétricas com paredes
264 anticlinais curvas, com exceção de *Delonix regia*, que mostrou células alongadas com
265 paredes anticlinais retas.

266 A parede periclinal externa das células epidérmicas das pétalas, em todas as
267 espécies, apresentou cutícula com estriações retilíneas ou sinuosas, com padrão
268 diferenciado entre as espécies, no sentido da base para o ápice celular (Tabela 6).

269 *Delonix regia* apresentou células em forma de cúpula nas pétalas estandarte e
270 comum (Figura 6). A altura das células epidérmicas, em ambas as faces, a L e a DA
271 apresentaram valores significativamente maiores na pétala estandarte (Tabela 3-4). A
272 densidade de células, em ambas as faces, foi significativamente maior na pétala comum
273 (Tabela 3).

274 A flor de *P. coccinea* apresentou apenas dois lábios, o carenal ou pétala estandarte e
275 o vexilar ou pétala comum, com características distintas; a pétala estandarte com células
276 planas na face adaxial da epiderme e a pétala comum com células cônicas (Figura 6). A
277 densidade de células epidérmicas em ambas as faces foi significativamente maior na pétala
278 estandarte.

279 O tubo de *S. speciosa* apresentou células da face adaxial da epiderme com valores
280 significativamente menores que no lobo, assim como o número de células por mm² em
281 ambas as faces epidérmicas. No tubo, a DA e a EM apresentaram valores
282 significativamente maiores, quando comparados ao lobo (Tabela 4-5).

283 *Spathodea campanulata* e *Sanchezia speciosa* apresentaram valores para a DA
284 significativamente maiores no tubo, em relação ao lobo. Os lobos reflexos de *S.*
285 *campanulata* mostraram células cônicas com maiores AC e AA, quando comparadas às
286 células do tubo (Tabela 4 e Figura 7). A AAD e a AC foram maiores no lobo do que no
287 tubo (Tabela 3). A L, o DAD e a EM foram significativamente maiores no tubo do que no
288 lobo (Tabela 3-5). Foram observados tricomas glandulares na face adaxial no tubo e lobo
289 (Figura 5C), a porção apical mostrou mais de cinco células dispostas radialmente (Figura
290 5D).

291 O mesofilo em todas as espécies ornitófilas mostrou células braciformes,
292 semelhante ao encontrado nas espécies melitófilas (Figura 3).

293

294 CARACTERES NA SÍNDROME DE QUIROPTEROFILIA

295

296 As células epidérmicas da face adaxial das pétalas de todas as espécies
297 quiropterófilas (*Cereus jamacaru* e *Pachira aquatica*) mostraram paredes periclinais
298 externas planas, sem conicidade (Figura 2E-F e Figura 8), e mesofilo bastante espessado
299 (Figura 8), quando comparado ao encontrado nas espécies melitófilas e ornitófilas (Figura
300 3).

301 As quiropterófilas possuem cutícula com estriação densa, pouco ramificada e
302 disposição transversal ao eixo maior da célula (Tabela 6).

303 Pétalas de *C. jamacaru* mostraram células epidérmicas alongadas com paredes
304 periclinais retas na face adaxial (Figura 8A-C), significativamente mais altas do que nas
305 demais espécies desta síndrome, porém em menor quantidade (Tabela 3). Esta espécie
306 apresentou estômatos paracíticos na face adaxial (Figura 8A). O mesofilo se mostrou mais
307 espessado e compacto, isto é, sem espaços intercelulares evidentes (Tabela 5).

308 As células epidérmicas em *Pachira aquatica* foram alongadas com paredes
309 periclinais retas ou levemente curvadas, com dimensões menores comparadas com a outra
310 espécie desta síndrome (Figura 8 G-I), e, conseqüentemente, apresentaram uma maior
311 densidade (Tabela 3). A altura destas células foi a menor encontrada entre as espécies
312 quiropterófilas, e um dos menores valores entre todas as espécies estudadas (Tabela 3).
313 Esta espécie mostrou estômatos anomocíticos (Figura 8G) e tricomas estrelados 5-braços
314 (Figura 5E). O mesofilo se mostrou mais espessado em comparação com as demais
315 espécies (Tabela 5). A área transversal ocupada pelo parênquima e pelo feixe vascular foi
316 maior entre as espécies quiropterófilas (Tabela 5), os canais de secreção ocuparam um
317 valor percentual de área transversal de $5,06 \pm 1,54$ no mesofilo (Figura 3E e Figura 8I).

318

319 CARACTERES ENTRE AS SÍNDROMES

320

321 Foram encontradas diferenças nos atributos de células cônicas entre pétalas
322 estandarte e demais pétalas de flores melitófilas e ornitófilas, bem como entre áreas de uma
323 mesma pétala (superfície interna e porção reflexa dos lobos da corola) em espécies com
324 morfologia tubular. Houve grande variação, dentro e entre síndromes, em relação ao
325 mesófilo e à espessura e área ocupada pelos tecidos vasculares e parenquimáticos.

326 Todas as espécies melitófilas e algumas ornitófilas apresentaram células cônicas na
327 face adaxial da epiderme das pétalas, característica ausente nas quiropterófilas.

328 Comparando os caracteres micromorfológicos nas pétalas estandarte entre melitófilas
329 e ornitófilas foram encontrados maiores valores significativos para os caracteres AAD, AC,
330 e EM em *B. monandra* (melitófila). *R. bahiensis* (ornitófila) apresentou maiores valores
331 significativos apenas para AA e *D. regia* (ornitófila) apresentou maiores valores
332 significativos para AAB (Tabela 4).

333 Comparando os caracteres micromorfológicos, na análise de variância, entre as três
334 síndromes, foi notado que as síndromes melitofilia e ornitofilia não apresentaram diferença
335 significativa para a maioria das variáveis (AAD, L, AC e EM). Relativo a estes quatro
336 caracteres, estas síndromes divergiram da quiropterofilia. Foi encontrada diferença
337 significativa entre as três síndromes para os caracteres DA, AA e DAD.

338 A análise de agrupamento, utilizando os parâmetros relativos à AAD, L, DAD, AC,
339 AA, DA e EM, permitiu uma separação entre as espécies quiropterófilas das melitófilas e
340 ornitófilas (Figura 9). *A. grandifolium* e *S. campanulata* foram agrupadas pelo DAD e pela
341 EM, enquanto a EM agrupou *R. bahiensis* e *P. coccinea*.

342 A análise de componentes principais, reunindo todas as espécies e sete caracteres
343 micromorfológicos (DA, AC, L, AAD, DAD, AA e EM), mostrou que a DA é a variável
344 com maior importância no agrupamento das espécies, por sua menor variação entre as
345 espécies em estudo (Figura 10).

346 **Discussão**

347

348 Os maiores valores de altura da conicidade e área apical de células cônicas
349 encontradas nas espécies melitófilas são caracteres que facilitam o pouso e locomoção das
350 abelhas sobre as pétalas, corroborando Christensen & Hansen (1998), cuja pesquisa
351 encontrou células cônicas em todas as espécies melitófilas analisadas por eles.

352 A interação visual entre as pétalas e os polinizadores advém da intensificação da
353 cor das pétalas, seja pelo acúmulo de pigmentos (Mol, Grotewold & Koes 1998) ou pela
354 confluência de raios luminosos em uma área reduzida (Kay, Daoud & Stirton 1981),
355 potencializando a atração do polinizador (Noda *et al.* 1994; Di Stilio *et al.* 2009; Arnold
356 2010).

357 A interação mecânica entre as células cônicas que formam a superfície da
358 epiderme, na sua face adaxial, em espécies melitófilas, é importante para a interação flor-
359 polinizador, por tornar a superfície antiderrapante, facilitando o pouso e a locomoção do
360 polinizador sobre as pétalas, quando se dirige ao recurso (Kevan & Barker 1983; Whitney
361 *et al.* 2009; Rands, Glover & Whitney 2011).

362 De modo geral, estas interações têm importantes implicações ecológicas e
363 evolutivas, visto que a estrutura das pernas dos insetos está intimamente relacionada às
364 características da superfície epidérmica, permitindo que estes possam ter segurança na
365 locomoção sobre elas (Whitney & Federle 2013). As células cônicas da epiderme devem
366 ter uma altura suficiente para que o tarso dos polinizadores possam se fixar com firmeza
367 (Dai, Gorb & Schwarz 2002), por isto estas células garantem a aderência do polinizador à
368 pétala (Whitney *et al.* 2011). Nossos resultados corroboram estas evidências, como
369 constatado em oito das onze espécies investigadas, especialmente naquelas onde ocorreu o

370 pouso dos polinizadores, como na região do lobo das pétalas de *Tecoma stans*, constituída
371 de células cônicas.

372 Diferenças encontradas na superfície da epiderme entre as pétalas estandarte e as
373 pétalas comuns, em *Bauhinia monandra*, *Delonix regia* e *Periandra coccinea*, corroboram
374 dados de Ojeda, Francisco-Ortega & Cronk (2009), que constataram a ocorrência deste fato
375 na família Fabaceae.

376 Apesar da pétala estandarte ter como principal função a atração de polinizadores
377 (Faegri & Pijl 1979), em algumas espécies esta morfologia está associada às células
378 cônicas (Ojeda, Francisco-Ortega & Cronk 2009). *Ruellia bahiensis* apresentou células
379 cônicas com maiores dimensões nas pétalas comuns e *Periandra coccinea* mostrou
380 conicidade apenas nas células epidérmicas da face adaxial das pétalas comuns; as células
381 da face adaxial da epiderme das pétalas estandarte se mostraram planas. Estes dados
382 evidenciam que, para estas espécies, a função principal destas células está relacionada ao
383 pouso do polinizador nas pétalas comuns, favorecendo segurança no pouso e estabilidade
384 na locomoção sobre a sua superfície (Rands, Glover & Whitney 2011; Whitney *et al.*
385 2011).

386 A ausência de células cônicas na pétala estandarte de *Periandra coccinea* e a
387 diminuição da altura da conicidade das células epidérmicas em espécies ornitófilas são
388 apontadas por Ojeda *et al.* (2012) como uma perda evolutiva em espécies polinizadas por
389 aves. Outras espécies do gênero *Periandra* são apontadas na literatura como melitófilas
390 (Dutra *et al.* 2009), o que sugere que a espécie estudada pode estar em transição no
391 processo evolutivo de melitofilia para ornitofilia.

392 A importância das células cônicas nas pétalas também se evidencia quando elas
393 ocorrem na região do lobo em corolas tubulares, como ocorreu em *T. stans* (melitófila) e *S.*
394 *campanulata* (ornitófila), onde foi observada uma maior altura da conicidade. Este fato

395 reforça as funções destas células, defendidas por diversos autores (Kay, Daoud & Stirton
396 1981; Noda *et al.* 1994; Gorton & Vogelmann 1996; Mol, Grotewold & Koes 1998). É no
397 lobo também que as abelhas irão pousar; além de aumentar a superfície de contato com o
398 polinizador, estas células fornecem apoio tátil no seu pouso sobre a superfície destas
399 pétalas (Kolossova *et al.* 2001; Whitney *et al.* 2009).

400 A ausência de células cônicas na epiderme de espécies quiropterófilas pode ser
401 explicada pelo fato de que essas flores têm pouca interação da superfície das pétalas com o
402 os morcegos (Christensen & Hansen 1998), fazendo com que na análise de agrupamento de
403 cluster estas espécies ficassem afastadas das demais.

404 Os tricomas glandulares, como observado em *T. stans* e *S. campanulata*, foram
405 considerados por Marinho *et al.* (2013) como estruturas secretoras envolvidas na atração
406 de polinizadores, estes tricomas também são descritos nas pétalas de *Plectranthus ornatus*
407 por Ascensão, Mota & Castro (1999), estes autores afirmam que a verdadeira função não
408 está bem esclarecida, mas que estes podem atuar na atração de polinizadores.

409 Em diferentes espécies de angiospermas, a ornamentação cuticular das paredes
410 periclinais externas das células epidérmicas das pétalas mostrou a ocorrência de estrias
411 epicuticulares com características variadas, mais ou menos densas, retas, sinuosas,
412 paralelas, indo da base ao ápice das células, ou com disposição variada na superfície da
413 célula, semelhantes àquelas encontradas nas espécies em estudo (Kay, Daoud & Stirton *et*
414 *al.* 1981; Rands, Glover & Whitney 2011; Sulborska, Weryszko-Chmielewska & Chwil
415 2012; Çildir, Kahraman & Doğan 2012). Estriação epicuticular paralela foi encontrada em
416 outros estudos com a família Malvaceae para espécies de *Hibiscus* (Rocha & Neves, 2000),
417 características similares foram observadas nas duas espécies desta família, pertencentes a
418 gêneros diferentes, *Abutilon grandiflorum* e *Pachira aquatica*.

419 A presença de estriações, especialmente associada ao relevo cônico na superfície
420 das células epidérmicas, é explicada com função de lente, aumentando o grau de reflexão
421 dos raios luminosos incidentes sobre a superfície das pétalas (Kolossova *et al.* 2001;
422 Mudalige, Kuehnle & Amore 2003), e o espalhamento da luz é considerado predominante
423 à reflexão quando as estrias são mais pronunciadas (Heenan 1998; Mudalige, Kuehnle &
424 Amore 2003). Conseqüentemente, as estriações cuticulares aumentam a capacidade de
425 atração dos polinizadores pela intensificação da cor das pétalas (Whitney *et al.* 2009).

426 A disposição das células no interior do mesofilo nas pétalas que permite a
427 existência de muitos espaços intercelulares, em espécies com ântese diurna, tem influência
428 na atratividade visual de polinizadores, uma vez que esses espaços influenciam na reflexão
429 e difusão dos raios solares entre as células (Kay, Daoud & Stirton 1981; Di Stilio *et al.*
430 2009; Pfündel, Agati & Cerovic 2006). Pétalas com grandes espaços intercelulares no
431 mesofilo também foram registradas por Argiropoulos & Rhizopoulou (2012); as células
432 braciformes são as grandes responsáveis por estes espaços (Sulborska, Weryszko-
433 Chmielewska & Chwil 2012), visto que deixam espaços entre os prolongamentos celulares
434 denominados “braços”.

435 Ainda no mesofilo, a presença de células com grandes dimensões, com uma única
436 célula ocupando o espaço entre as faces adaxial e abaxial da epiderme, encontradas em *A.*
437 *grandifolium*, é descrita na literatura como uma estrutura de secreção em pétalas (Bouchet
438 & Deysson 1974; Rocha, Pimentel & Machado 2011). O produto secretado é, geralmente,
439 mucilagem, de importância taxonômica para a família Malvaceae (Scott & Bystrom 1970;
440 Pimentel, Machado & Rocha 2011). As estruturas secretoras observados no mesofilo de
441 pétalas de *Pachira aquatica*, espécie da mesma família, pode indicar a produção de
442 mucilagem.

443 *Cassia grandis* foi a única espécie que apresentou fibras pericíclicas, responsáveis
444 pela sustentação na planta (Scatena & Scremin-Dias 2003), associadas ao feixe vascular da
445 nervura principal nas pétalas e, por isso, acredita-se que aumenta a resistência deste órgão
446 às vibrações dos animais promovidas durante seu pouso e a polinização. Este fato é
447 reforçado pela constatação de Agostini & Sazima (2003), que verificaram a presença de
448 anteras poricidas nesta espécie.

449 O compartilhamento de características similares em relação às células da face
450 adaxial da epiderme das pétalas, entre as espécies das síndromes de melitofilia e ornitofilia,
451 comprovado neste estudo pela análise de cluster, foi mencionado por Christensen &
452 Hansen (1998). Estes autores afirmam que espécies melitófilas apresentam células cônicas,
453 enquanto esta característica é facultativa em espécies ornitófilas.

454 O valor de importância dos caracteres, distância entre os ápices e altura da
455 conicidade, encontrado na análise dos componentes principais (PCA) indicou serem estes
456 os aspectos mais relevantes na interação tátil do polinizador com a superfície das pétalas,
457 corroborando Whitney & Federle (2013).

458

459 **Conclusões**

460

461 Os caracteres micromorfológicos não delimitam as síndromes de polinização e a
462 sua biometria mostrou uma aproximação entre espécies melitófilas e ornitófilas.

463 A distância entre os ápices em células cônicas da epiderme de pétalas foi o
464 caractere de maior importância na interação com o polinizador e surge com um novo
465 aspecto a ser considerado e mais explorado em estudos futuros.

466 A presença de fibras pericíclicas esclerificadas presentes na nervura principal de
467 pétalas de pétalas indicou uma resposta de resistência mecânica à vibração consequente da
468 interação com o polinizador.

469

470 **Agradecimentos**

471

472 Os autores agradecem à Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de
473 Pernambuco (FACEPE) pela bolsa concedida à V.B.S. Costa, e ao CNPq-Brasil, no qual se
474 insere como bolsista de produtividade a autora R.M.M. Pimentel. Ao Programa de Pós-
475 Graduação em Ecologia da Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE) pelo
476 apoio institucional, à equipe técnica do Centro de Tecnologias Estratégicas de Pernambuco
477 (CETENE) da Universidade Federal de Pernambuco (UFPE) pela colaboração fornecida
478 para a aquisição das imagens de microscopia de varredura, a Andréa Alves e a Laís Leite
479 pelas imagens cedidas.

480

481 **Referências**

482

483 Agostini, K. & Sazima, M. (2003) Plantas ornamentais e seus recursos para abelhas no
 484 Campus da Universidade Estadual de Campinas, Estado de São Paulo, Brasil. *Bragantia*,
 485 Campinas, **62**(3), 335-343.

486

487 Alcorn, K., Whitney, H. & Glover, B. (2012) Flower movement increases pollinator
 488 preference for flowers with better grip. *Functional Ecology*, **26**, 941-947.

489

490 Ascensão, L., Mota, L. & Castro, M.M. (1999) Glandular trichomes on the leaves and
 491 flowers of *Plectranthus ornatus*: morphology, distribution and histochemistry. *Annals of*
 492 *Botany*, **84**, 437-447.

493

494 Argiropoulos, A. & Rhizopoulou, S. (2012) Micromorphology of the petals of the invasive
 495 weed, *Oxalis pes-caprae*. *Weed Biology and Management*, **12**, 47-52 .

496

497 Arnold, S.E.J. (2010) *Flowers through insect eyes: The Contribution of Pollinator Vision*
 498 *to the Evolution of Flower Colour*. Tese (Doutorado). Queen Mary, University of London.
 499 252p.

500

501 Ayres, M., Ayres Júnior, M., Ayres, D.L. & Santos, A.A. (2007) BioEstat 5.0 – *Aplicações*
 502 *estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas: Sociedade Civil Mamirauá*,
 503 Belém. CNPq, Brasília. 290p.

504

505 Bouchet, P. & Deysson, G. (1974) Les canaux à mucilage des Angiospermes: etude
 506 morphologique et ultrastructurale des cellules constituant les canaux à mucilage du
 507 *Sterculia bidwilli* Hook. *Revue Generale de Botanique*, **81**, 369-402.

508

509 Carlquist, S. (1969) Toward acceptable evolutionary interpretations of floral anatomy.
 510 *Phytomorphology*, **19**(4), 332-362.

511

512 Christensen, K.I. & Hansen, H.V. (1998) SEM-studies of epidermal patterns of petals in
 513 the angiosperms. *Opera Botanica*, **135**, 5-87.

514

515 Çildir, H., Kahraman, A. & Doğan, M. (2012) Petal and sepal epidermal micromorphology
 516 of six *Lathyrus* Taxa (Fabaceae) and their systematic value. *Notulae Botanicae Horti*
 517 *Agrobotanici*, **40**(1), 35-41.

518

519 Comba, L., Corbet, S. A., Hunt, H. Outram, S., Parker, J.S. & Glover, B.J. (2000) The role
 520 of genes influencing the corolla in pollination of *Antirrhinum majus*. *Plant, Cell and*
 521 *Environment*, **23**, 639-647.

522

523 Dai, Z.; Gorb, S.N. & Schwarz, U. (2002) Roughness-dependent friction force of the tarsal
 524 claw system in the beetle *Pachnoda marginata* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Journal of*
 525 *Experimental Biology*, **205**, 2479-2488.

526

527 Di Stilio, V.S., Martin, C., Schulfer, A.F. & Connelly, C.F. (2009) An ortholog of
 528 MIXTA-like2 controls epidermal cell shape in flowers of *Thalictrum*. *New Phytologist*,
 529 **183**, 718-728.

- 530 Dutra, V.F., Vieira, M.F., Garcia, F.C.P. & Lima, H.C. (2009) Fenologia reprodutiva,
531 síndromes de polinização e dispersão em espécies de Leguminosae dos campos rupestres
532 do Parque Estadual do Itacolomi, Minas Gerais, Brasil. *Rodriguésia* **60**(2): 371-387.
533
- 534 Endress, P.K. (1994) *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. Cambridge:
535 Cambridge University Press. 528p.
536
- 537 Faegri, K. & van der Pijl, L. (1979) *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press,
538 London. 244p.
539
- 540 Funch L.S. & Barroso, G.M. (1999) Revisão taxonômica do gênero *Periandra* Mart. ex
541 Benth. (Leguminosae, Papilionoideae, Phaseoleae). *Revista Brasileira de Botânica*, **22**(3),
542 339-356.
543
- 544 Glover, B.J. & Martin, C. (1998) The role of petal cell shape and pigmentation in
545 pollination success in *Antirrhinum majus*. *Heredity*, **80**: 778-784.
546
- 547 Gorton, H.L. & Vogelmann, T.C. (1996) Effects of Epidermal Cell Shape and
548 Pigmentation on Optical Properties of *Antirrhinum* Petals at Visible and Ultraviolet
549 Wavelengths. *Plant Physiology*, **112**, 879-8238.
550
- 551 Heenan, P.B. (1998) *Mazus novaezeelandiae* (Scrophulariaceae): taxonomy, distribution,
552 habitats, and conservation. *New Zealand Journal of Botany*, **36**, 407-416.
553
- 554 Johansen, D.A. (1940) *Plant Microtechnique*. New York: McGraw-Hill Book Co. Inc.
555 523p.
556
- 557 Kay, Q.O.N., Daoud, H.S. & Stirton, C.H. (1981) Pigment distribution, light reflection and
558 cell structure in petals. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **83**, 57-84.
559
- 560 Kevan, P.G. & Baker, H.G. (1983) Insects as Flower Visitors and Pollinators. *Annual*
561 *Review Entomology*, **28**, 407-53.
562
- 563 Kevan, P.G. & Lane, M.A. (1985) Flower petal microtexture is a tactile cue for bees.
564 *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **82**, 4750-4752.
565
- 566 Kolosova, N., Sherman, D., Karlson, D. & Dudareva, N. (2001) Cellular and subcellular
567 localization of S-Adenosyl-L-Methionine: benzoic acid carboxyl methyltransferase, the
568 enzyme responsible for biosynthesis of the volatile ester methylbenzoate in snapdragon
569 flowers. *Plant Physiology*, **126**, 956-964.
570
- 571 Machado, C.G. (2009) Beija-Flores (Aves: Trochilidade) e seus recursos florais em uma
572 área de caatinga da Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. *Zoologia*, **26**(2), 255-265.
573
- 574 Machado, I.C. & Lopes, A.V. (2003) Recursos florais e sistemas de polinização e sexuais
575 na Caatinga. *Ecologia e conservação da Caatinga* (orgs Leal, I., Tabarelli, M. & Silva,
576 J.M.C. da), pp. 515-563. Editora Universitária da UFPE, Recife, Brasil.
577
- 578 Machado, I.C. & Lopes, A.V. (2004) Floral traits and pollination systems in the Caatinga,
579 a Brazilian Tropical Dry Forest. *Annals of Botany*, **94**, 365-376.

- 580 Marinho, C.R., Souza, C.D., Barros, T.C. & Teixeira, S.P. (2013) Scent glands in legume
581 flowers. *Plant Biology*, **16**, 215-226.
- 582
- 583 Martins, R.L. & Gribel, R. (2007) Polinização de *Caryocar villosum* (Aubl.) Pers.
584 (Caryocaraceae) uma árvore emergente da Amazônia Central. *Revista Brasileira de*
585 *Botânica*, **30**(1), 37-45.
- 586
- 587 Mendonça, L.B. & Anjos, L. (2005) Beija-flores (Aves, Trochilidae) e seus recursos florais
588 em uma área urbana do Sul do Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, **22**(1), 51-59.
- 589
- 590 Milet-Pinheiro, P. & Schlindwein, C. (2008) Comunidade de abelhas (Hymenoptera,
591 Apoidea) e plantas em uma área do Agreste pernambucano, Brasil. *Revista Brasileira de*
592 *Entomologia*, **52**(4), 625-636.
- 593
- 594 Mol, J., Grotewold, E. & Koes, R. (1998) How genes paint flowers and seeds. *Trends in*
595 *plant science – reviews*, **3**(6), 212-217.
- 596
- 597 Mudalige, R.G., Kuehnle, A.R. & Amore, T.D. (2003) Pigment distribution and epidermal
598 cell shape in *Dendrobium* species and hybrids. *HortScience*, **38**(4), 573-577.
- 599
- 600 Noda, K., Glover, B.J., Linstead, P. & Martin, C. (1994) Flower color intensity depends on
601 specialized cell shape controlled by a MYB-related transcription factor. *Nature*, **369**, 661-
602 664.
- 603
- 604 Ojeda, I., Francisco-Ortega, J. & Cronk, Q.C.B. (2009) Evolution of petal epidermal
605 micromorphology in Leguminosae and its use as a marker of petal identity. *Annals of*
606 *Botany*, **104**, 1099-1110.
- 607
- 608 Ojeda, I., Santos-Guerra, A., Caujapé-Castells, J., Jaén-Molina, R., Marrero, A. & Cronk,
609 Q.C.B. (2012) Comparative Micromorphology of Petals in *Macaronesian lotus*
610 (Leguminosae) Reveals a Loss of Papillose Conical Cells During the Evolution of Bird
611 Pollination. *International Journal of Plant Sciences*, **173**(4), 365-37.
- 612
- 613 Pfündel E.E., Agati, G. & Cerovic, Z.G. (2006) Optical properties of plant surfaces.
614 *Biology of the plant cuticle*. (eds. Riederer, M. & Müller, C.), pp. 216-249, Oxford, UK:
615 Blackwell.
- 616
- 617 Pimentel, R.R., Machado, S.R. & Rocha, J.F. (2011) Estruturas secretoras de *Pavonia*
618 *alnifolia* (Malvaceae), uma espécie ameaçada de extinção. *Rodriguésia*, **62**(2), 253-262.
- 619
- 620 Rands, S.A., Glover, B.J. & Whitney, H.M. (2011) Floral epidermal structure and flower
621 orientation: getting to grips with awkward flowers. *Arthropod-Plant Interactions*, **5**(4),
622 279-285.
- 623
- 624 Rocha, J.F. & Neves, L.J. (2000) Anatomia foliar de *Hibiscus tiliaceus* L. e *Hibiscus*
625 *pernambucensis* Arruda (Malvaceae). *Rodriguésia*, **51**, 113-132.
- 626
- 627 Rocha, E.A. & Agra, M.F. (2002) Flora do Pico do Jabre, Paraíba, Brasil: Cactaceae juss.
628 *Acta Botanica Brasilica*, **16**(1), 15-21.

- 629 Rocha, J.F., Pimentel, R.R. & Machado, S.R. (2011) Estruturas secretoras de mucilagem
630 em *Hibiscus pernambucensis* Arruda (Malvaceae): distribuição, caracterização
631 morfoanatômica e histoquímica. *Acta Botanica Brasilica*, **25**(4), 751-763.
632
- 633 Scatena, V.L. & Dias-Scremin, E. (2003) Parênquima, colênquima e esclerênquima.
634 *Anatomia vegetal* (eds. Appezzato-da-Glória, b. & Carmello-Guerreiro, S.M.), pp. 109-
635 119, Editora UFV, Viçosa.
636
- 637 Schmidt-Lebuhna, A.N., Kessler, M. & Müller, J. (2005) Evolution of *Suessenguthia*
638 (Acanthaceae) inferred from morphology, AFLP data, and ITS rDNA sequences.
639 *Organisms, Diversity & Evolution*, **5**, 1-13.
640
- 641 Scott, F.M. & Bystrom, B.G. (1970) Mucilaginous idioblasts in Okra, *Hibiscus esculentus*
642 L. *New research in plant anatomy* (eds. Robson, N.K.B., Cutler, D.F. & Gregory, M.), pp.
643 15-24, Academic Press, London.
644
- 645 Silva, C.I., Augusto, S.C., Sofia, S.H. & Moscheta, I.S. (2007) Diversidade de Abelhas em
646 *Tecoma stans* (L.) Kunth (Bignoniaceae): Importância na Polinização e Produção de
647 Frutos. *Neotropical Entomology*, **36**(3), 331-341.
648
- 649 Soltis, D.E., Leebens-Mack, J.H. & Soltis, P.S. (2006) Floral color, scent, and cell shape:
650 the skills of *Antirrhinum* to attract pollinators. In: *Advances in Botanical Research:*
651 *Developmental genetics of the flower*. v. 44, New York, NY: Academic Press p. 309. 308-
652 311 Cap. VI.
653
- 654 Sulborska, A., Weryszko-Chmielewska, E. & Chwil, M. (2012) Micromorphology of *Rosa*
655 *rugosa* Thunb. Petal Epidermis Secreting Fragrant Substances. *Acta Agrobotanic*, **65**(4),
656 21-28.
657
- 658 Wilcox, D.B., Dove, D. & McDavid, D.G. (2002) *Image Tool*. Texas: University of Texas
659 Health Science Center.
660
- 661 Whitney, H.M., Federle, W. & Glover, B.J. (2009) Grip and slip: Mechanical interactions
662 between insects and the epidermis of flowers and flower stalks. *Communicative &*
663 *Integrative Biology*, **2**(6): 505-508.
664
- 665 Whitney, H.M., Kalle, M., Andrew, P., Chittka, L., Steiner, U. & Glover, B.J. (2009)
666 Floral iridescence, produced by diffractive optics, acts as a cue for animal pollinators.
667 *Science*, **323**, 130- 133.
668
- 669 Whitney, H.M., Bennett, K.M.V., Dorling, M., Sandbach, L., Prince, D., Chittka, L. &
670 Glover, B.J. (2011) Review: part of a special issue on sexual plant reproduction. Why do
671 so many pet also have conical epidermal cells? *Annals of Botany*, **108**, 609-616.
672
- 673 Whitney, H.M. & Federle, W. (2013) Biomechanics of plant-insect interactions. *Current*
674 *Opinion in Plant Biology*, **16**, 105-111.

675 **Tabela 1.** Características florais das espécies investigadas quanto à micromorfologia floral. Tam.: tamanho; G: grande; MG: muito grande;
 676 actino: actinomorfa; zigo: zigomorfa; UP: unidade de polinização; inf.: inflorescência; isol: isolada; Sínd.: síndrome de polinização; M –
 677 melitofilia; O – ornitofilia; Q = quiropterofilia

Família/espécie	Cor	Tam.	Tipo floral	Simetria	UP	Recurso	Ântese	Sínd
ACANTHACEAE								
<i>Sanchezia speciosa</i> Leonard	vermelha	MG	tubo	actino	inf	néctar	diurna	O
<i>Ruellia bahiensis</i> (Nees) Morong	lilás	G	estandarte	zigo	isol	pólen/néctar	diurna	M
BIGNONIACEAE								
<i>Spathodea campanulata</i> P. Beauv.	vermelha	MG	campanulada	zigo	inf	néctar	diurna	O
<i>Tecoma stans</i> (L.) Juss. ex Kunth	amarela	MG	campanulada	zigo	inf	néctar	diurna	M
CACTACEAE								
<i>Cereus jamacaru</i> DC.	branca	MG	disco	actino	isol	néctar	noturna	Q
FABACEAE								
<i>Bauhinia monandra</i> Kurz	rosa	MG	estandarte	zigo	inf	néctar	diurna	M
<i>Cassia grandis</i> L. f.	rosa	MG	disco	actino	inf	pólen	diurna	M
<i>Delonix regia</i> (Bojer ex Hook.) Raf.	vermelha	MG	estandarte	zigo	inf	néctar	diurna	O
<i>Periandra coccinea</i> (Schrاد.) Benth.	vermelha	MG	estandarte	zigo	inf	néctar	diurna	O
MALVACEAE								
<i>Abutilon grandifolium</i> (Willd.) Sweet	laranja	MG	disco	actino	isol	pólen/ néctar	diurna	M
<i>Pachira aquatica</i> Aubl.	esverdeada	MG	pincel	actino	isol	néctar	noturna	Q

678 **Tabela 2.** Lista de plantas selecionadas para estudo da micromorfologia floral, suas famílias, espécies, locais de coleta, síndromes de polinização
 679 e referências bibliográficas em relação à síndrome de polinização

Síndrome	Família	Espécie	Local de Coleta	Literatura consultada
Melitofilia	Acanthaceae	<i>Ruellia bahiensis</i> (Nees) Morong	Caruaru (PE)	Milet-Pinheiro & Schlindwein 2008
	Bignoniaceae	<i>Tecoma stans</i> (L.) Juss. ex Kunth	Camaragibe (PE)	Silva <i>et al.</i> 2007
	Fabaceae	<i>Bauhinia monandra</i> Kurz	Camaragibe (PE)	
	Fabaceae	<i>Cassia grandis</i> L. f.	Recife (PE)	Agostini & Sazima 2003
	Malvaceae	<i>Abutilon grandifolium</i> (Willd.) Sweet	Barbalha (CE)	
Ornitofilia	Acanthaceae	<i>Sanchezia speciosa</i> Leonard	Areia (PB)	Schmidt-Lebuhna, Kesslera, & Müller 2005
	Bignoniaceae	<i>Spathodea campanulata</i> P. Beauv.	Camaragibe (PE)	Mendonça & Anjos 2005
	Fabaceae	<i>Delonix regia</i> (Bojer ex Hook.) Raf.	Recife (PE)	
	Fabaceae	<i>Periandra coccinea</i> (Schrad.) Benth.	Garanhuns (PE)	Machado 2009
Quiropterofilia	Cactaceae	<i>Cereus jamacaru</i> DC.	Recife (PE)	Rocha & Agra 2002
	Malvaceae	<i>Pachira aquatica</i> Aubl.	Camaragibe (PE)	

680 **Tabela 3.** Valores médios de caracteres das células epidérmicas das pétalas de espécies melitófilas, ornitófilas e quiropterófilas (n=25). SP=
 681 síndrome de polinização; PE= pétala estandarte; PC= pétala comum; AAD= altura das células da face adaxial da epiderme; L= largura da base
 682 das células da face adaxial da epiderme; AAB= altura das células da face abaxial da epiderme; DAD= densidade de células na face adaxial da
 683 epiderme; DAB = densidade de células na face abaxial da epiderme

SP	Espécies	AAD (μm)	L (μm)	AAB (μm)	DAD/ mm^{-2}	DAB/ mm^{-2}
Melitofilia	<i>Abutilon grandifolium</i>	23,59 \pm 2,89	12,97 \pm 1,64	18,88 \pm 2,77	1712,44 \pm 285,35	2724,00 \pm 277,31
	<i>Bauhinia monandra</i> (PE)	44,18 \pm 4,80a	24,47 \pm 3,70a	22,67 \pm 3,20a	1736,89 \pm 333,93b	1032,00 \pm 445,15b
	<i>Bauhinia monandra</i> (PC)	29,37 \pm 2,53b	26,20 \pm 3,41a	23,30 \pm 4,55a	2034,44 \pm 435,43a	1320,14 \pm 267,94a
	<i>Cassia grandis</i>	24,05 \pm 2,97	23,30 \pm 3,85	17,69 \pm 3,08	2499,33 \pm 123,70	2442,66 \pm 286,54
	<i>Ruellia bahiensis</i> (PE)	24,02 \pm 6,19a	24,88 \pm 3,35a	15,08 \pm 4,30a	1742,22 \pm 215,82a	814,89 \pm 101,43b
	<i>Ruellia bahiensis</i> (PC)	41,07 \pm 6,47b	24,51 \pm 2,54a	16,18 \pm 3,70a	1408,22 \pm 164,32b	862,44 \pm 37,28a
	<i>Tecoma stans</i> (lobo)	29,64 \pm 6,75a	27,07 \pm 2,35a	19,21 \pm 3,30a	1607,11 \pm 187,07a	746,67 \pm 190,93a
	<i>Tecoma stans</i> (tubo)	32,20 \pm 4,67a	28,12 \pm 4,16a	20,70 \pm 6,41a	908,44 \pm 180,75b	529,78 \pm 81,90b
Ornitofilia	<i>Delonix regia</i> (PE)	31,78 \pm 4,73a	22,74 \pm 2,87a	34,85 \pm 4,25a	994,22 \pm 198,90b	1028,22 \pm 124,45b
	<i>Delonix regia</i> (PC)	24,15 \pm 3,19b	19,58 \pm 2,07b	26,10 \pm 4,47b	1273,80 \pm 219,69a	1273,80 \pm 120,58a
	<i>Periandra coccinea</i> (PE)	32,03 \pm 5,58a	21,68 \pm 10,94a	26,74 \pm 4,25a	626,67 \pm 43,06b	786,22 \pm 120,45b
	<i>Periandra coccinea</i> (PC)	29,10 \pm 3,66b	19,14 \pm 7,21a	24,84 \pm 4,53a	1261,33 \pm 135,82a	1027,78 \pm 83,75a
	<i>Sanchezia speciosa</i> (lobo)	37,61 \pm 6,54a	32,38 \pm 3,33a	31,50 \pm 4,08a	678,00 \pm 110,47 a	685,33 \pm 55,64a
	<i>Sanchezia speciosa</i> (tubo)	31,65 \pm 4,05b	14,79 \pm 5,14b	29,24 \pm 3,85b	282,22 \pm 41,36b	443,78 \pm 102,35b
	<i>Spathodea campanulata</i> (lobo)	39,45 \pm 4,68a	25,32 \pm 1,76b	29,81 \pm 3,36b	1795,55 \pm 718,97b	1076,67 \pm 176,99a
	<i>Spathodea campanulata</i> (tubo)	31,95 \pm 2,69b	27,98 \pm 4,06a	34,92 \pm 4,75a	2528,89 \pm 991,98a	834,22 \pm 126,75b
Quiropterofilia	<i>Cereus jamacaru</i>	64,18 \pm 8,62A	41,19 \pm 4,79A	51,91 \pm 7,30A	193,55 \pm 33,63B	178,22 \pm 21,39B
	<i>Pachira aquatica</i>	23,70 \pm 2,72B	24,17 \pm 2,80B	17,47 \pm 4,63B	654,44 \pm 269,34A	523,11 \pm 163,09A

684 X = dados em processamento; Médias seguidas de letras minúsculas iguais na mesma coluna, por espécie, não diferiram significativamente, pelo teste de Tukey $P \leq 0.05$.
 685 Médias seguidas de letras maiúsculas iguais na coluna, entre as espécies, não diferiram significativamente, pelo teste Tukey $P \leq 0.05$.

686

687 **Tabela 4.** Valores médios de características relacionadas às células da face adaxial da epiderme de pétalas em espécies melitófilas, ornitófilas e
 688 quiropterófilas (n=25 para todas as espécies). SP: síndrome de polinização; PE: pétala estandarte; PC: pétala comum; AC: altura da conicidade;
 689 AA: área do ápice da célula cônica; DA: distância entre os ápices das células cônicas

SP	Espécies	AC (μm)	AA (μm^2)	DA (μm)
Melitofilia	<i>Abutilon grandifolium</i>	10,14 \pm 1,29	32,33 \pm 12,47	18,38 \pm 4,52
	<i>Bauhinia monandra</i> (PE)	25,31 \pm 2,76a	196,70 \pm 52,65a	24,60 \pm 6,02a
	<i>Bauhinia monandra</i> (PC)	12,73 \pm 2,84b	148,01 \pm 36,58b	25,91 \pm 3,16a
	<i>Cassia grandis</i>	6,42 \pm 0,86	Ausente	17,32 \pm 3,81
	<i>Ruellia bahiensis</i> (PE)	12,11 \pm 5,58b	477,49 \pm 94,01a	25,02 \pm 4,63a
	<i>Ruellia bahiensis</i> (PC)	25,54 \pm 4,15a	387,99 \pm 72,20b	25,04 \pm 5,22a
	<i>Tecoma stans</i> (lobo)	15,89 \pm 6,12a	290,88 \pm 86,84	24,86 \pm 7,80b
	<i>Tecoma stans</i> (tubo)	14,20 \pm 3,81a	Ausente	39,37 \pm 8,11a
Ornitofilia	<i>Delonix regia</i> (PE)	6,99 \pm 1,51a	Ausente	26,04 \pm 4,29a
	<i>Delonix regia</i> (PC)	6,92 \pm 1,40a	Ausente	20,90 \pm 4,59b
	<i>Periandra coccinea</i> (PE)	Ausente	Ausente	Ausente
	<i>Periandra coccinea</i> (PC)	14,00 \pm 3,65	463,00 \pm 63,37	27,99 \pm 7,10
	<i>Sanchezia speciosa</i> (lobo)	12,21 \pm 2,79a	479,97 \pm 102,24a	38,73 \pm 13,54b
	<i>Sanchezia speciosa</i> (tubo)	12,26 \pm 2,19a	483,26 \pm 100,00a	54,40 \pm 13,16a
	<i>Spathodea campanulata</i> (lobo)	21,71 \pm 3,10a	63,36 \pm 25,69a	24,65 \pm 4,30b
	<i>Spathodea campanulata</i> (tubo)	9,53 \pm 3,94b	51,33 \pm 16,29a	31,86 \pm 15,02a
Quiropterofilia	<i>Cereus jamacaru</i>	Ausente	Ausente	Ausente
	<i>Pachira aquatica</i>	Ausente	Ausente	Ausente

690 X = dados em processamento; Médias seguidas de letras minúsculas iguais na mesma coluna, por espécie, não diferiram significativamente, pelo teste de Tukey $P \leq 0.05$.
 691 Médias seguidas de letras maiúsculas iguais na coluna, entre as espécies, não diferiram significativamente, pelo teste Duncan de $P \leq 0.05$.

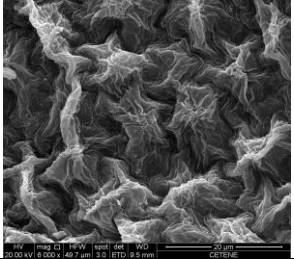
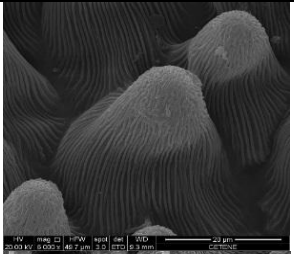
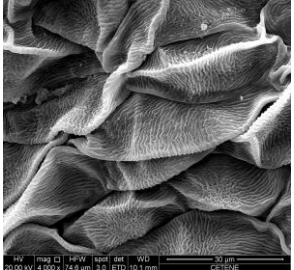
692 **Tabela 5.** Valores médios do mesofilo das pétalas de flores em espécies melitófilas, ornitófilas e quiropterófilas. SP: síndrome de polinização;
 693 PE= pétala estandarte; PC= pétala comum; EM= espessura do mesofilo (n=25); AFV= área ocupada pelo tecido vascular (n=5); AP= área
 694 ocupada pelo parênquima (n=5)

SP	Espécies	EM (μm)	AFV (%)	AP (%)
Melitofilia	<i>Abutilon grandifolium</i>	59,80 \pm 13,77	5,14 \pm 0,92	70,00 \pm 7,12
	<i>Bauhinia monandra</i> (PE)	474,47 \pm 126,47a	6,10 \pm 1,69a	82,71 \pm 3,36b
	<i>Bauhinia monandra</i> (PC)	513,61 \pm 76,20a	5,21 \pm 1,19a	87,63 \pm 2,60a
	<i>Cassia grandis</i>	198,87 \pm 25,60	11,63 \pm 1,57	61,22 \pm 5,64
	<i>Ruellia bahiensis</i> (PE)	74,26 \pm 12,34b	5,58 \pm 1,06a	59,51 \pm 1,90b
	<i>Ruellia bahiensis</i> (PN)	128,91 \pm 23,76a	3,96 \pm 0,93b	71,81 \pm 3,49a
	<i>Tecoma stans</i> (lobo)	125,85 \pm 29,53b	2,28 \pm 0,76b	70,30 \pm 4,04a
	<i>Tecoma stans</i> (tubo)	147,50 \pm 12,14a	4,18 \pm 1,45a	72,33 \pm 8,03a
Ornitofilia	<i>Delonix regia</i> (PE)	271,41 \pm 89,30a	8,07 \pm 0,82a	71,63 \pm 1,70a
	<i>Delonix regia</i> (PC)	179,86 \pm 82,49b	5,43 \pm 2,35b	73,41 \pm 6,84a
	<i>Periandra coccinea</i> (PE)	106,98 \pm 15,68b	5,37 \pm 1,58a	64,15 \pm 4,74b
	<i>Periandra coccinea</i> (PC)	374,63 \pm 34,27a	6,77 \pm 2,17a	83,57 \pm 0,76a
	<i>Sanchezia</i> sp. (lobo)	53,68 \pm 10,38a	3,25 \pm 1,60a	35,08 \pm 4,98a
	<i>Sanchezia</i> sp. (tubo)	29,48 \pm 4,81b	2,88 \pm 0,78a	32,27 \pm 10,43a
	<i>Spathodea campanulata</i> (lobo)	129,89 \pm 19,89b	5,12 \pm 0,78b	63,95 \pm 4,23b
<i>Spathodea campanulata</i> (tubo)	346,67 \pm 29,95a	7,47 \pm 1,55a	75,71 \pm 3,85a	
Quiropterofilia	<i>Cereus jamacaru</i>	573,50 \pm 114,14B	6,91 \pm 0,78B	76,82 \pm 3,34A
	<i>Pachira aquatica</i>	1067,08 \pm 83,70A	12,66 \pm 4,71A	78,66 \pm 3,45A

695 X = dados em processamento; Médias seguidas de letras minúsculas iguais na coluna, por espécie, não diferiram significativamente, pelo teste de Tukey $P \leq 0.05$. Médias
 696 seguidas de letras maiúsculas iguais na coluna, entre as espécies, não diferiram significativamente, pelo teste Duncan de $P \leq 0.05$.

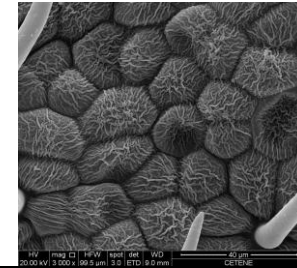
697

698 **Tabela 6.** Ornamentação da estriação epicuticular das paredes periclinais externas da epiderme em pétalas de flores melitófilas, ornitófilas e
699 quiropterófilas

Família/espécie	Estriação (densidade, sinuosidade, disposição)	
MELITÓFILAS		
<i>Abutilon grandifolium</i> (Will.) Sweet (Malvaceae)	Menos densa, levemente sinuosa, paralela, curta, irregular	
<i>Bauhinia monandra</i> Kurz (Fabaceae)	Estandarte - densa, retilínea na base e ligeiramente sinuosa no ápice, paralela	
	Comum - densa, ligeiramente sinuosa, paralela	

Cassia grandis L. f. (Fabaceae)

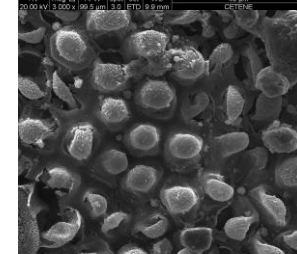
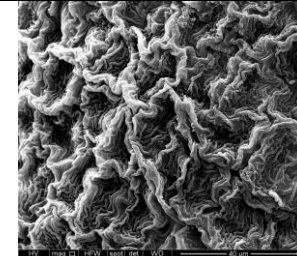
Densa, sinuosas, disposição irregular



Ruellia bahiensis (Nees) Morong
(Acanthaceae)

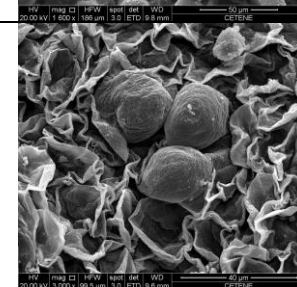
Estandarte - densa, sinuosa, paralela

Comum - densa, sinuosa, paralela

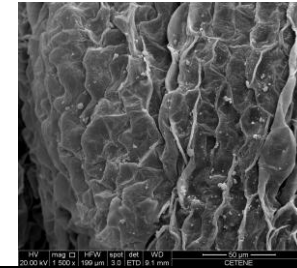


Tecoma stans (L.) Juss. ex Kunth
(Bignoniaceae)

Lobo - menos densa, levemente sinuosa, disposição irregular



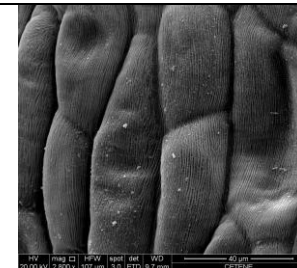
Tubo - menos densa, sinuosa, disposição irregular



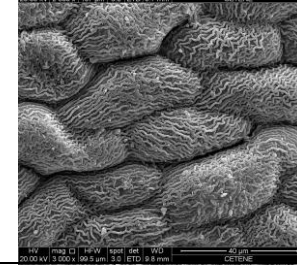
ORNITÓFILAS

Delonix regia (Bojer ex Hook.) Raf.
(Fabaceae)

Estandarte - densa, retilínea, paralela, longitudinal

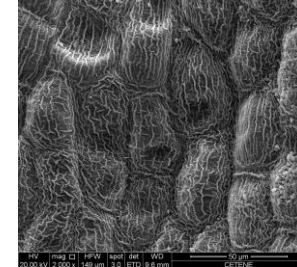


Comum - densa, sinuosa, longitudinal e diagonal

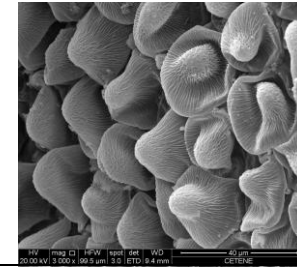


Periandra coccinea (Schrad.) Benth.
(Fabaceae)

Estandarte - menos densa, levemente sinuosa,
distribuídas em várias direções



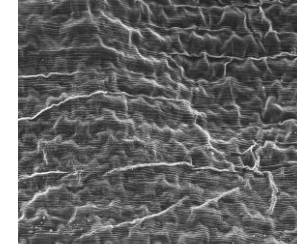
Comum - densa, retilínea, paralela, levemente sinuosa
no ápice da célula



100 μm
20.00 kV 3.000 x 100.5 μm 3.0 ETD 5.4 mm
CETENE

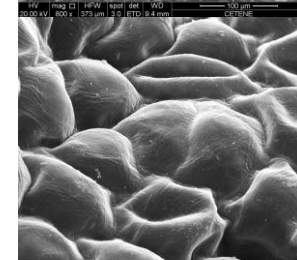
Sanchezia speciosa Leonard (Acanthaceae)

Tubo - pouco densa, levemente sinuosa, paralela



100 μm
20.00 kV 6.000 x 137.5 μm 3.0 ETD 5.4 mm
CETENE

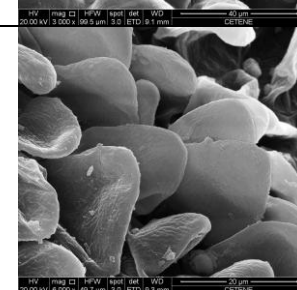
Lobo - pouco densa, levemente sinuosa, paralela



100 μm
20.00 kV 3.000 x 100.5 μm 3.0 ETD 5.4 mm
CETENE

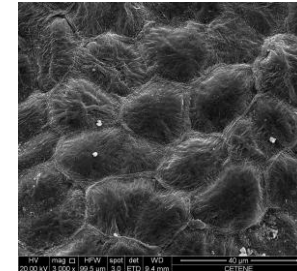
Spathodea campanulata P. Beauv.
(Bignoniaceae)

Lobo - menos densa, levemente sinuosa, paralela



100 μm
20.00 kV 3.000 x 100.5 μm 3.0 ETD 5.4 mm
CETENE

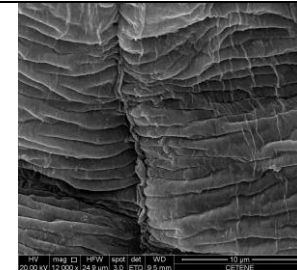
Tubo - menos densa, levemente sinuosa, paralela



QUIROPTERÓFILAS

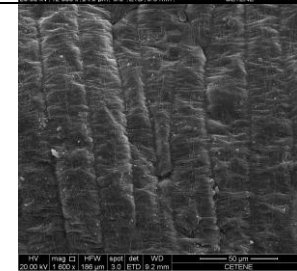
Cereus jamacaru DC. (Cactaceae)

Densa, levemente ramificada, disposição transversal ao eixo maior da célula



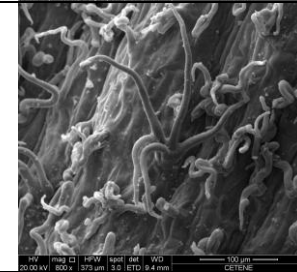
Opuntia dillenii (Ker Gawl.) Haw. (Cactaceae)

Densa, levemente ramificada, disposição transversal ao eixo maior da célula

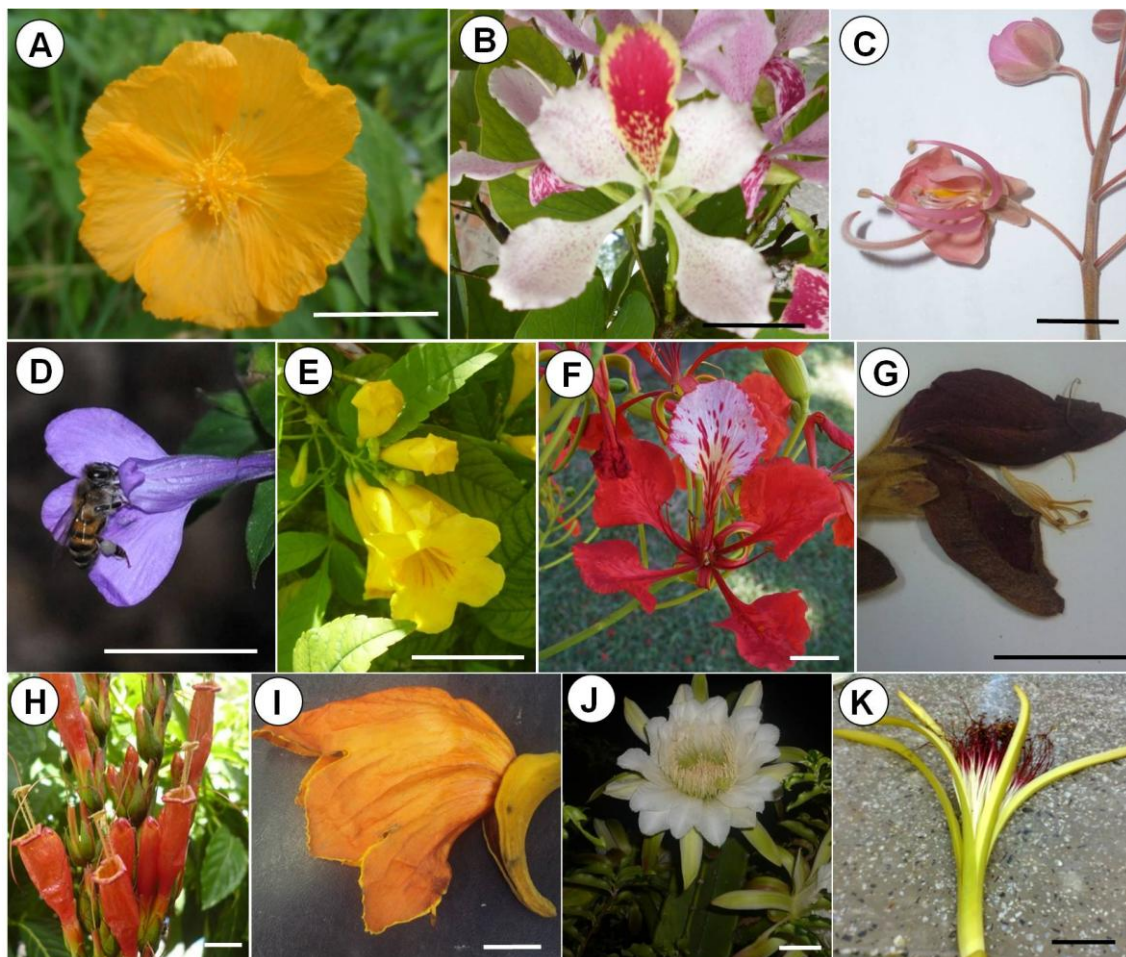


Pachira aquatica Aubl. (Malvaceae)

Menos densa, levemente sinuosa, paralela, curta, irregular

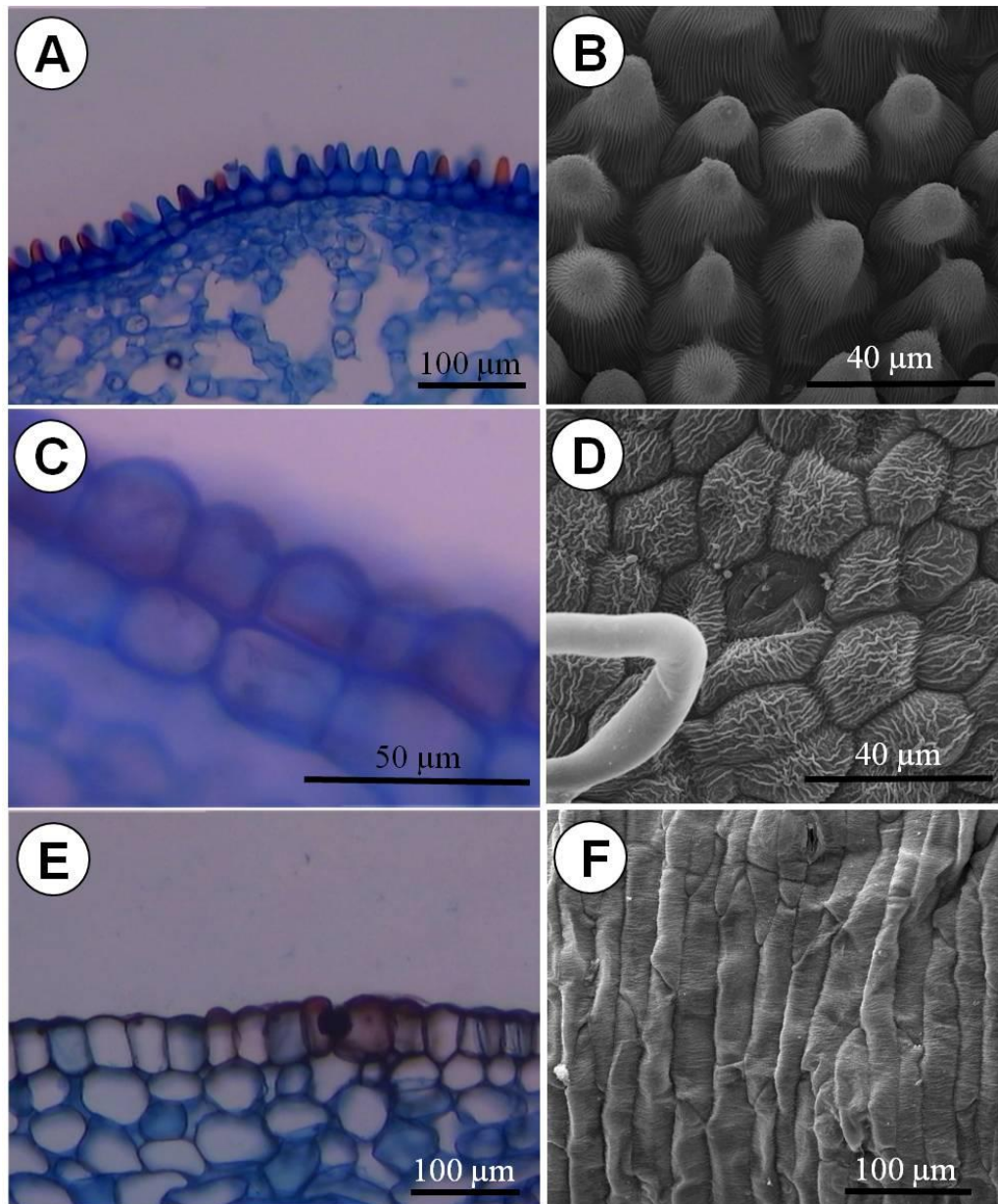


700



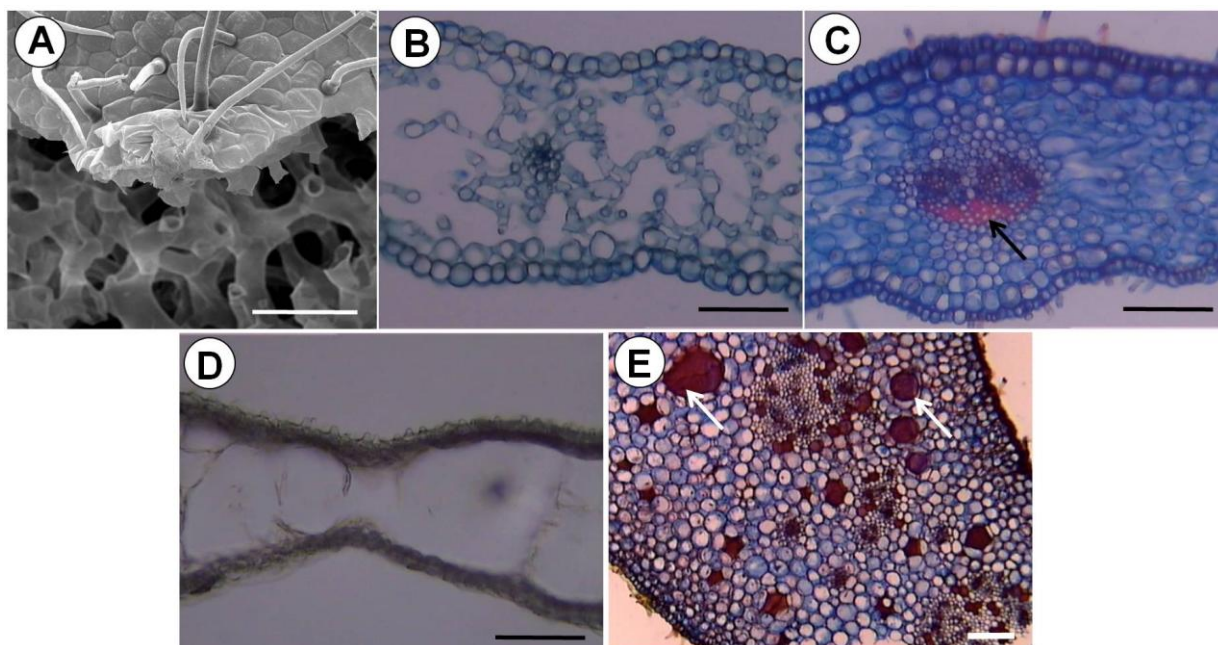
701

702 **Figura 1.** Espécies investigadas quanto à micromorfologia floral; A-E. Flores melitófila; A.
 703 *Abutilon grandifolium* (Willd.) Sweet (Malvaceae); B. *Bauhinia monandra* Kurz. (Fabaceae); C.
 704 *Cassia grandis* L. f. (Fabaceae); D. *Ruellia bahiensis* (Nees) Morong (Acanthaceae); E. *Tecoma*
 705 *stans* (L.) Juss. ex Kunth (Bignoniaceae); F-I. Flores ornitófilas; F. *Delonix regia* (Fabaceae);
 706 G. *Periandra coccinea*; H. *Sanchezia speciosa* Leonard (Acanthaceae); I. *Spathodea*
 707 *campanulata* P. Beauv. (Acanthaceae); J-L. Flores quiropterófilas, J. *Cereus jamacaru* DC.
 708 (Cactaceae); K. *Pachira aquatica* Aubl. (Malvaceae). Barras: D=1cm; A-E, G-I, K=2cm; F, J
 709 3cm. Fotos: A. Andréa Alves; B-C, E-F, H-K: Vanessa Costa; D. Laís Leite; G. Imagem da
 710 exsicata depositada no Herbário Dárdano de Andrade Lima do Instituto Agrônômico de
 711 Pernambuco (IPA).

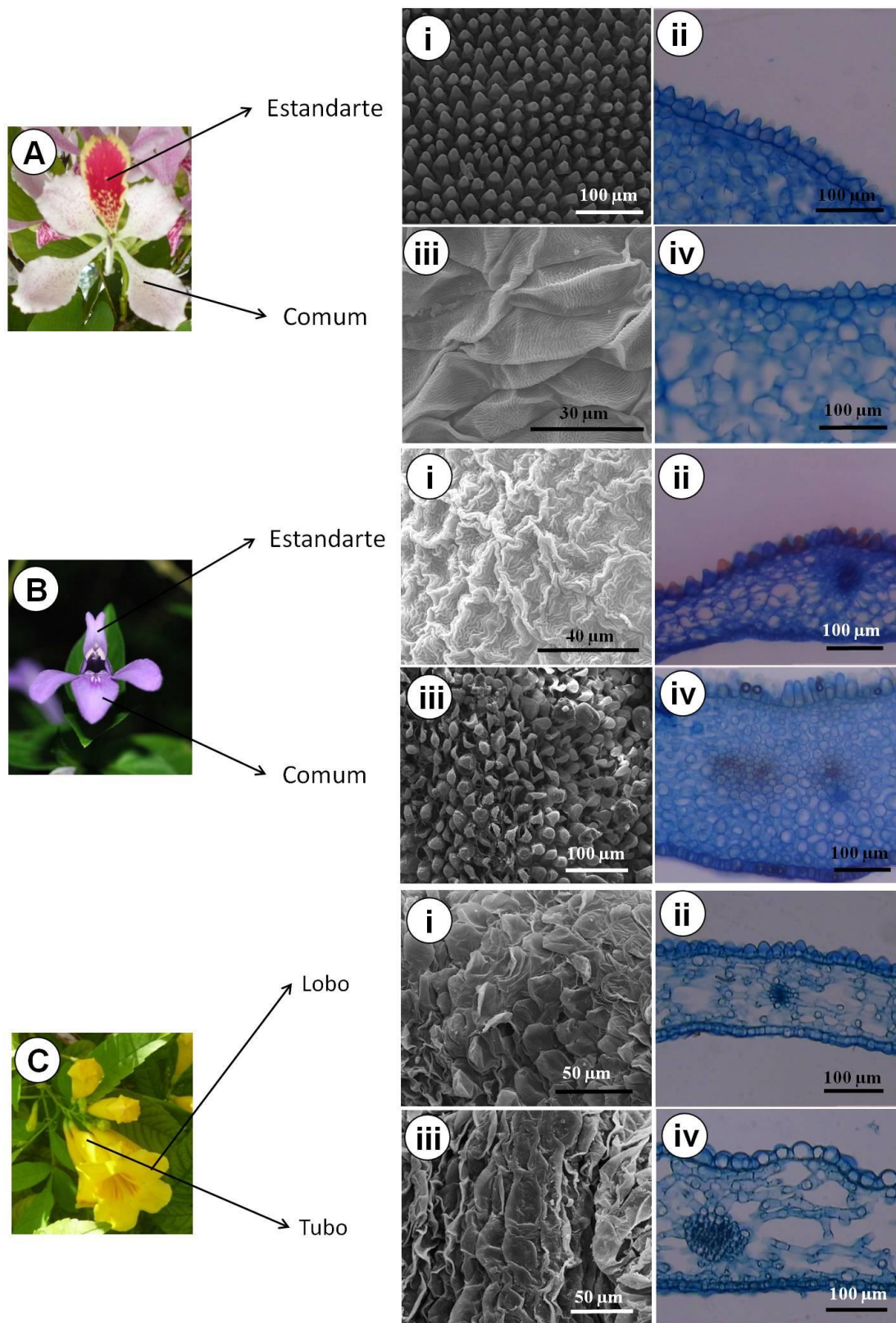


712

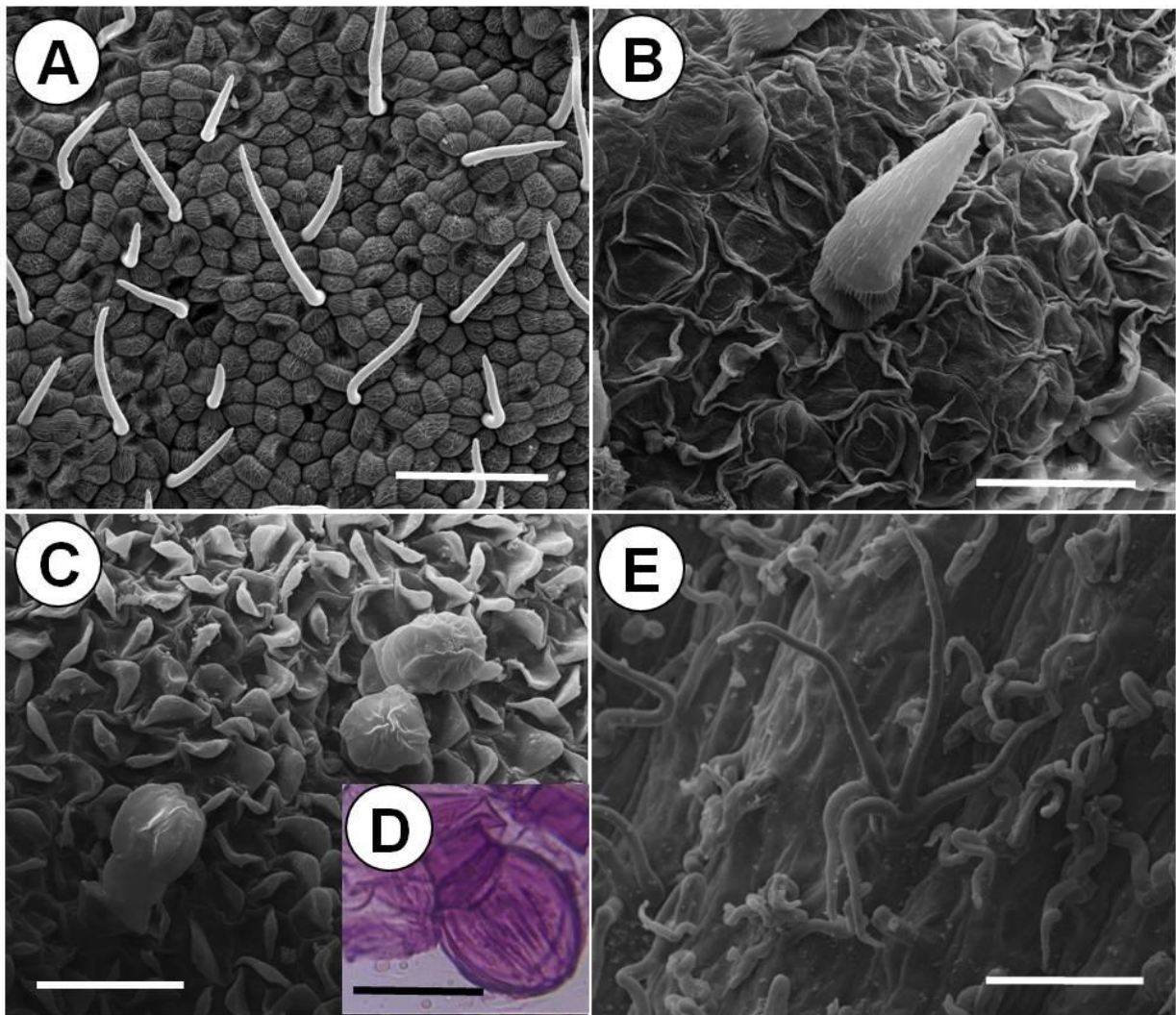
713 **Figura 2.** Células da face adaxial da epiderme de pétalas. A-B. Célula cônica com forma de
 714 papila em *Bauhinia monandra* (espécies melitófila); C-D. Célula cônica com forma de cúpula
 715 em *Cassia grandis* (espécies melitófila); E-F. Célula plana em *Cereus jamacaru*.



716
 717 **Figura 3.** Mesofilo em pétalas de espécies distribuídas em três síndromes de polinização. A. Vista
 718 frontal, em microscopia eletrônica de varredura, evidenciando células bractiformes no lábio vexilar em
 719 *Periandra coccinea* (ornitófila); B. Vista transversal, em microscopia ótica, evidenciando células
 720 bractiformes no lábio vexilar em *Periandra coccinea*; C. Vista transversal, em microscopia ótica,
 721 evidenciando fibras pericíclicas esclerificadas na bainha do feixe da nervura principal (seta) associadas
 722 ao feixe da nervura principal no mesofilo e células bractiformes em *Cassia grandis* (melitófila); D Vista
 723 transversal, em microscopia ótica, mostrando grandes células secretoras em *Abutilon gradifolium*
 724 (melitófila); E. Vista transversal, em microscopia ótica, mostrando o mesofilo espessado e estruturas
 725 secretoras (setas) em *Pachira aquatica*. Barras: 100µm.

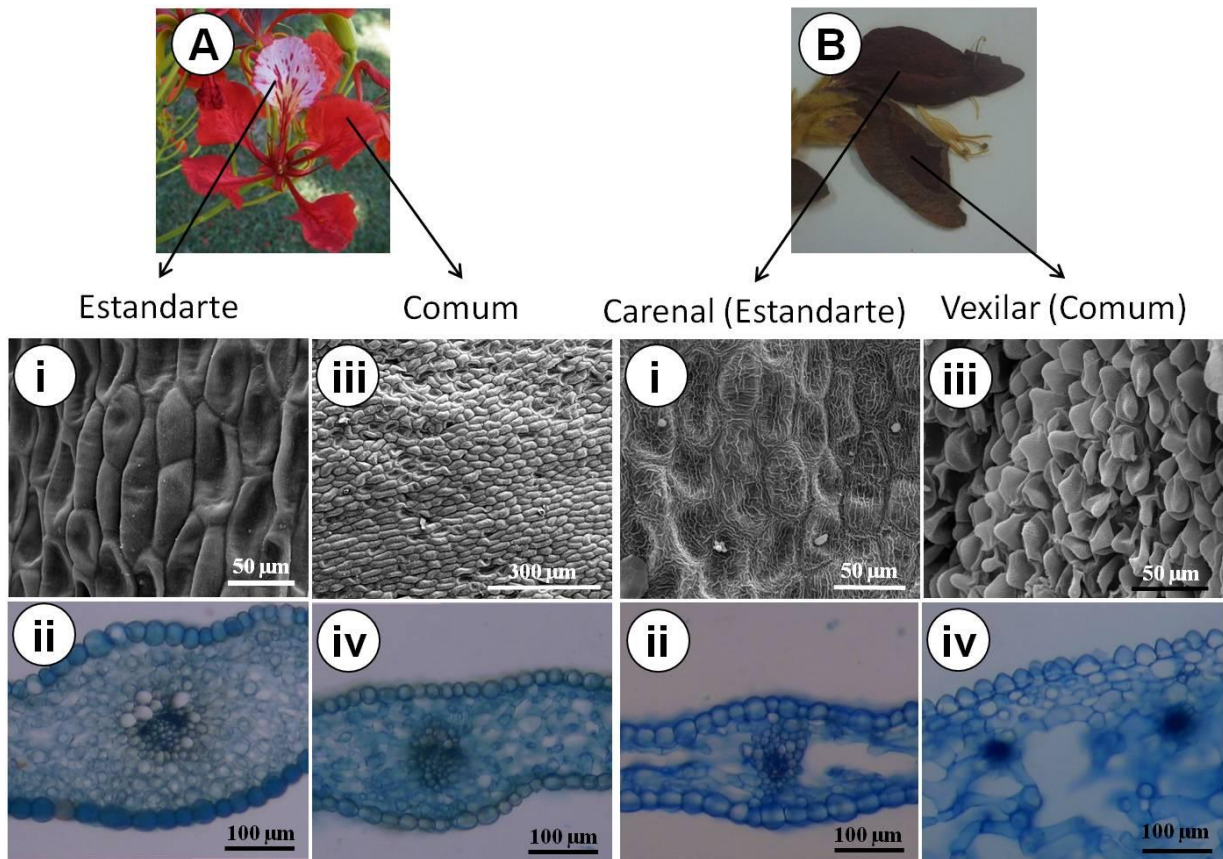


726
 727 **Figura 4.** Diferenças microestruturais da face adaxial da epiderme entre os tipos de pétalas (estandarte
 728 e comum) e áreas (lobo e tubo) em espécies melitófilas. A. *Bauhinia monandra*; B. *Ruellia bahiensis*;
 729 C. *Tecoma stans*. Fotos: A e C. Vanessa Costa; B. Laís Leite.



730
 731 **Figura 5.** Tipos de tricomas presentes nas espécies analisadas. A. Tricomas tectores em *Cassia grandis*;
 732 B. Tricoma tector em *Tecoma stans* (lobo); C-D. Tricomas glandulares, C. Vista frontal em microscopia
 733 eletrônica de varredura de *Spathodea campanulata* (lobo), D. Vista frontal em microscopia ótica em
 734 *Tecoma stans* (tubo); E. Tricoma estrelado com 5 braços em *Pachira aquatica*. Barras: A e E= 100 µm;
 735 B-D=50µm.
 736

737

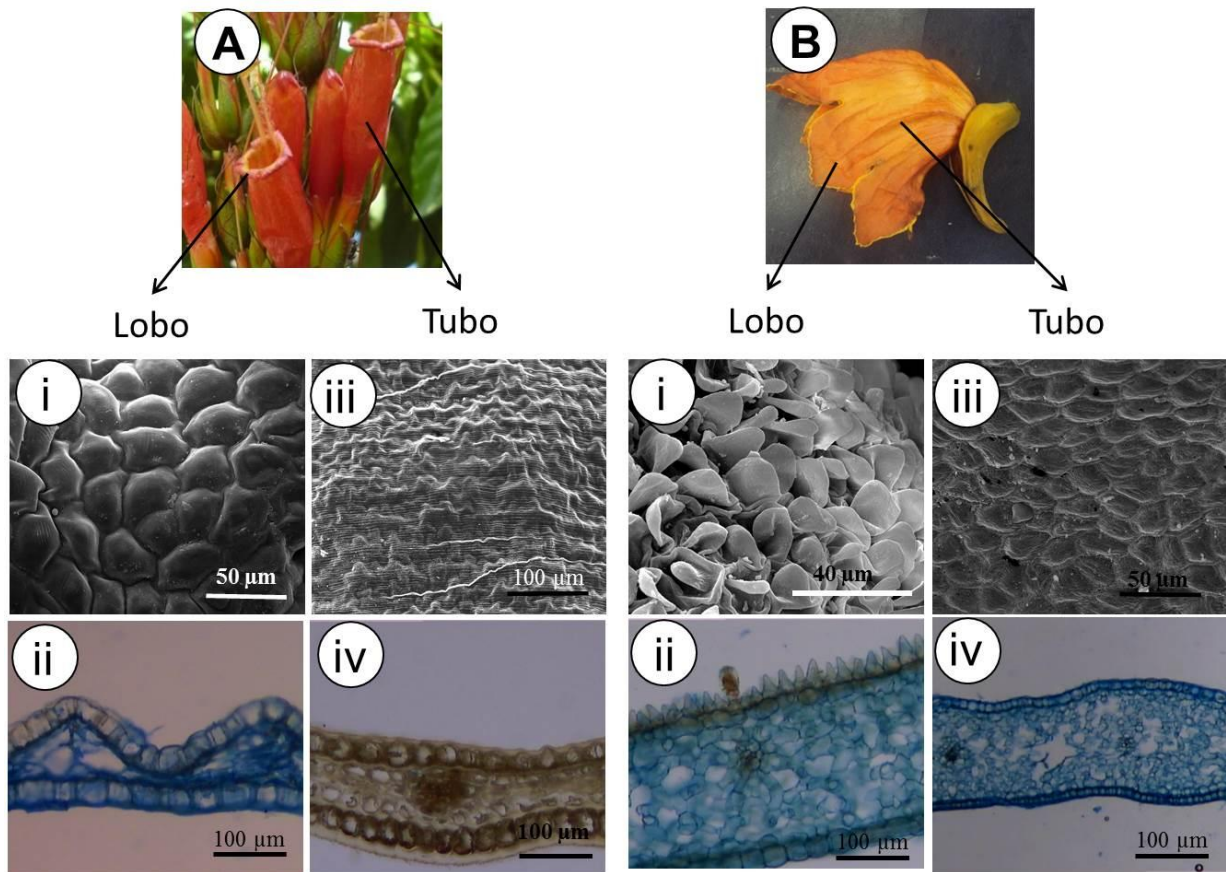


738

739 **Figura 6.** Diferenças microestruturais em diferentes tipos de pétalas (estandarte e comum) em espécies
 740 ornitófilas. A. *Delonix regia*, células em forma de cúpula na face adaxial da epiderme em ambas as
 741 pétalas; B. *Periandra coccinea*, lábio carenal (i e ii) com células planas na face adaxial da epiderme, e
 742 lábio vexilar (iii e iv) com células cônicas na face adaxial da epiderme. Fotos: A. Vanessa Costa; B.
 743 Imagem da exsicata depositada no Herbário Dárdano de Andrade Lima do Instituto Agrônomo de
 744 Pernambuco (IPA).

745

746

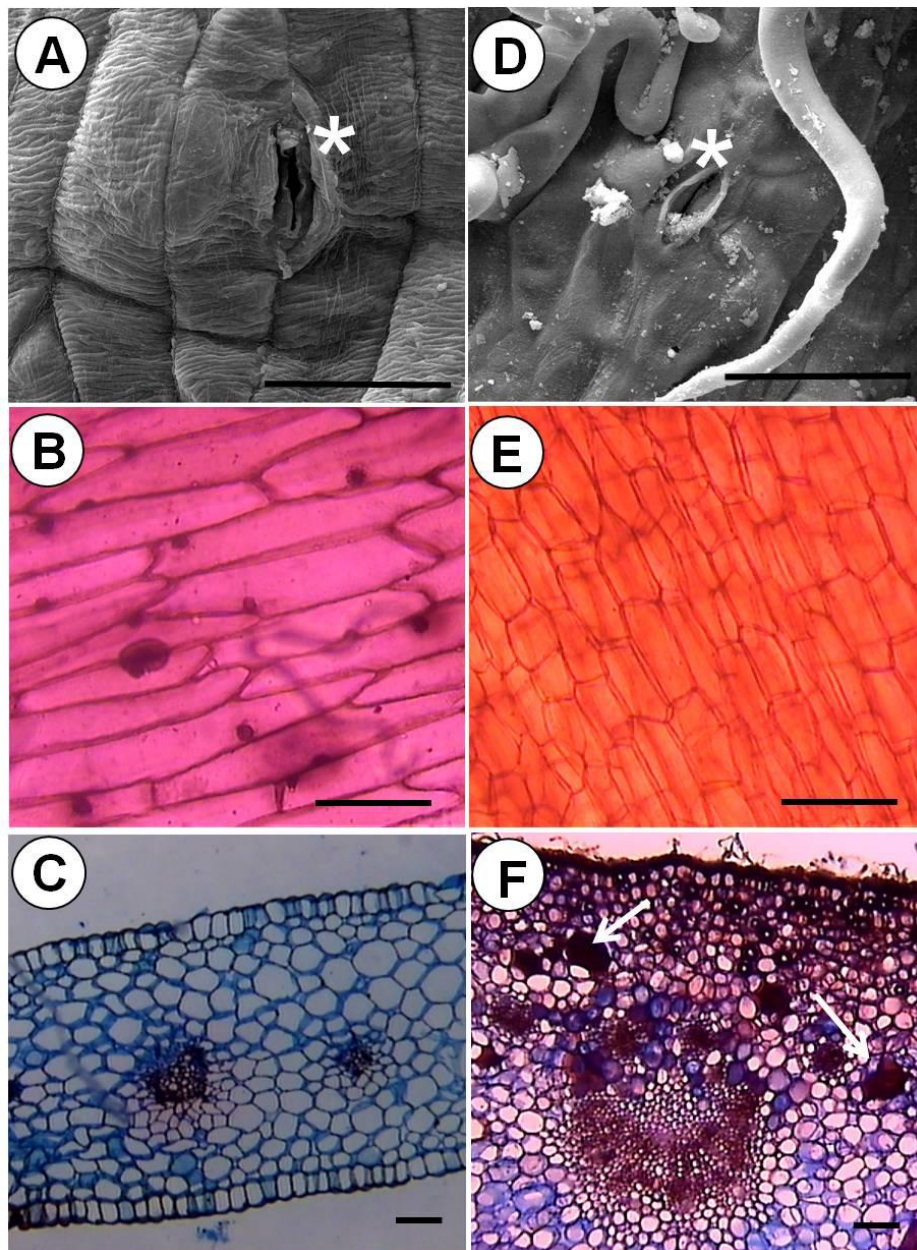


747

748 **Figura 7.** Diferenças microestruturais apresentadas entre as diferentes áreas da flor (lobo e tubo) em
 749 espécies ornitófilas. A. *Sanchezia speciosa*, células cônicas em formato de cúpula na superfície adaxial
 750 da epiderme, em ambas as áreas; B. *Spathodea campanulata*, células cônicas do tipo papila cúpula na
 751 superfície adaxial da epiderme no lobo (i e ii) e células cônicas do tipo cúpula na superfície adaxial da
 752 epiderme no tubo (iii e iv). Fotos: Vanessa Costa.

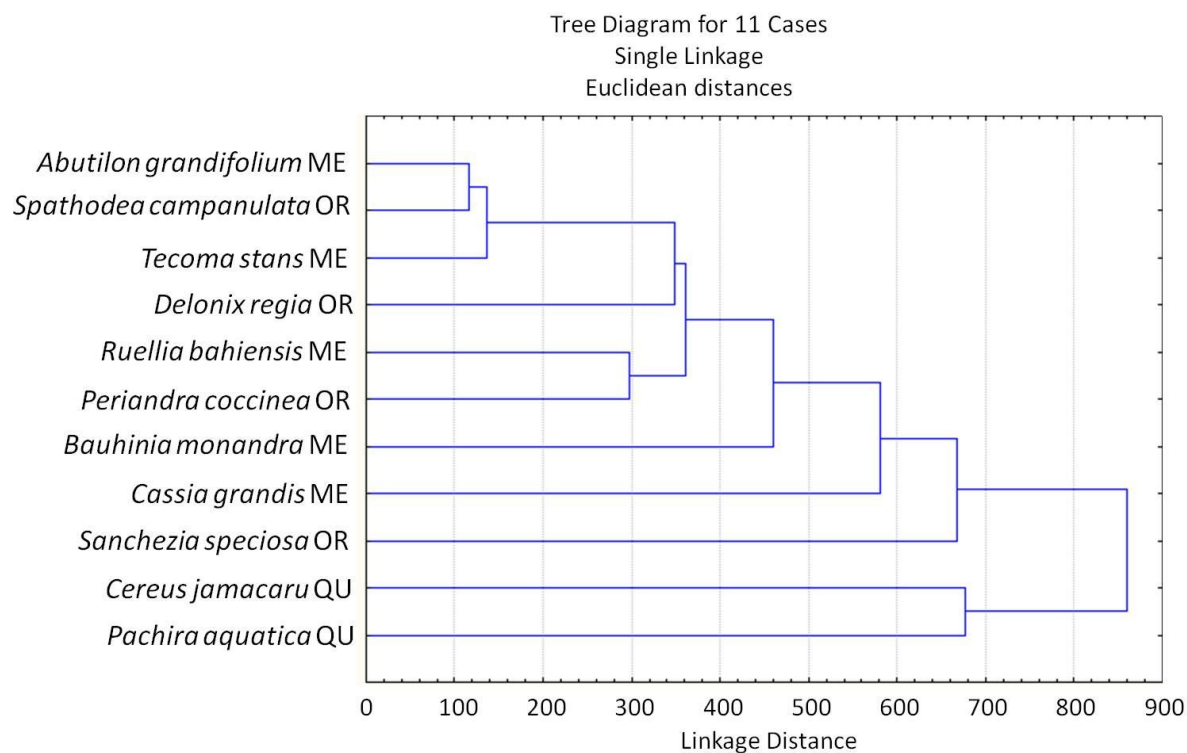
753

754



755
 756 **Figura 8.** Microestrutura das pétalas em espécies quiropterófilas, com células planas na face adaxial
 757 da epiderme. A-C. *Cereus jamacaru*; D-F. *Pachira aquatica*. A,D. Vista frontal em microscopia
 758 eletrônica de varredura; B,E. Vista frontal em microscopia ótica; C,F. Secção transversal em
 759 microscopia ótica. *. Estômato anomocítico; “seta”. Estruturas secretoras no mesofilo. Barras: A e D=
 760 40 μ m; B-C, E-F= 100 μ m.
 761

762

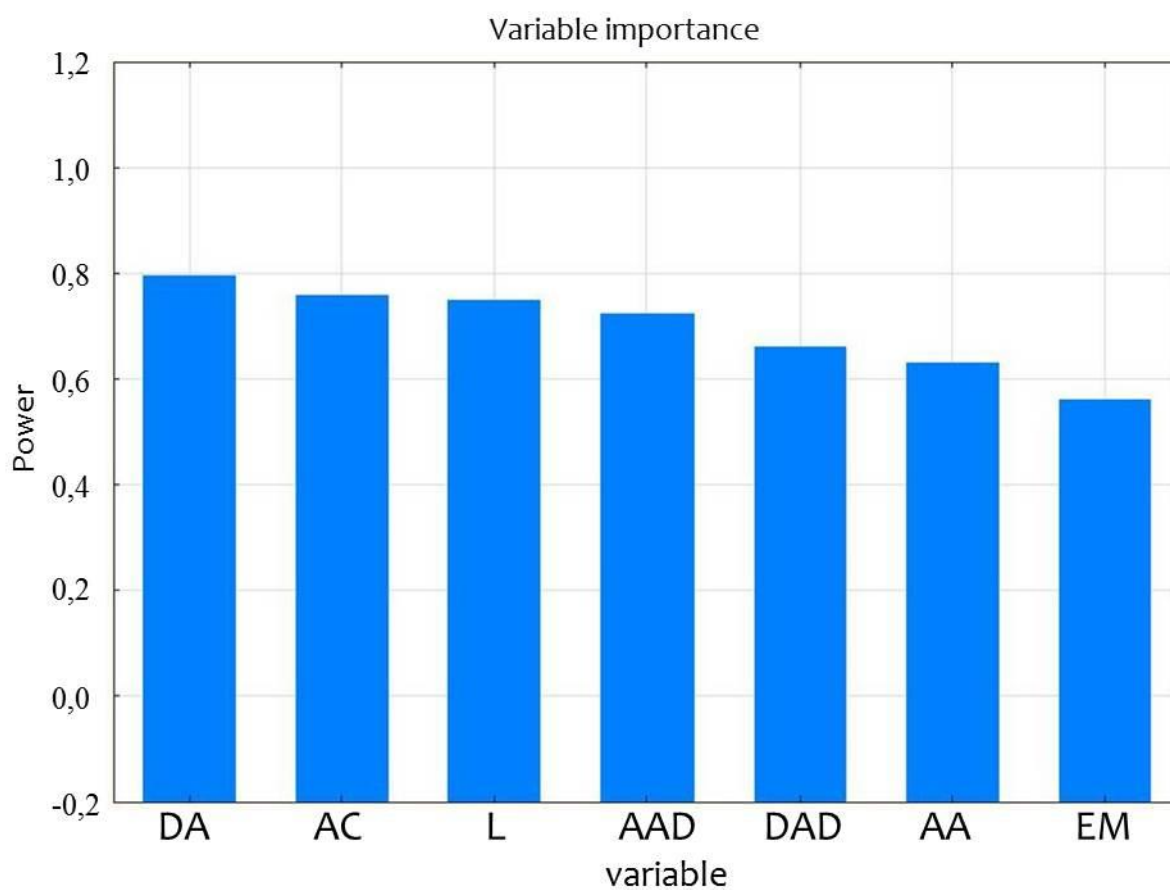


763

764 **Figura 9.** Dendrograma da análise de agrupamento (Cluster) de oito caracteres anatômicos
 765 quantitativos, altura das células na face adaxial da epiderme, largura das células na face adaxial da
 766 epiderme, distância entre os ápices, altura da conicidade, área do ápice, densidade de células cônicas
 767 por mm^{-2} na face adaxial, altura das células na face abaxial da epiderme e espessura do mesofilo das
 768 pétalas de flores com síndromes de polinização por abelhas, aves e morcegos. ME: melitófila; OR:
 769 ornitófila; QU: quiropterófila.

770

771



772

773 **Figura 10.** Fenograma de agrupamento através de PCA para 11 espécies com síndromes de polinização
774 por abelhas, aves e morcegos, baseado em sete caracteres anatômicos quantitativos de pétalas das flores
775 (DA: distância entre ápices das células cônicas; AC: altura da conicidade; L: largura da base das células
776 da face adaxial da epiderme; AAD: altura das células na face adaxial da epiderme; DAD = densidade de
777 células por mm^{-2} da face adaxial da epiderme; AA: área do ápice; EM: espessura do mesofilo).

ANEXOS

ANEXO I – NORMAS DA REVISTA

Journal of Applied Ecology

Manuscript Structure

STANDARD PAPERS. Original articles should not exceed 7000 words inclusive of all parts of the paper apart from online Supporting Information. Typescripts should be arranged as follows, with each section starting on a separate page.

Title page. This should contain:

A concise and informative title.

A list of author names, affiliation(s), and e-mail addresses.

The name, complete mailing address (including e-mail address, telephone and fax numbers) of the corresponding author.

A running title not exceeding 45 characters.

A word count of the entire paper broken down into summary, main text, acknowledgements, references, tables and figure legends.

The number of tables and figures.

The number of references.

Summary. This is called the Abstract on the web submission site. The Summary should outline the purpose of the paper and the main results, conclusions and recommendations, using clear, factual, numbered statements. Authors should follow a formula in which point 1 sets the context and need for the work; point 2 indicates the approach and methods used; the next 2-3 points outline the main results; and the last point identifies the wider implications and relevance to management or policy. The final summary point must carry the subheading '*Synthesis and applications*' and is the most important of all in maximising the impact of the paper. It should synthesis the paper's key messages and should be generic, seminal and accessible to non-specialists. The whole Summary should be readily understandable to all the Journal's readers and must not exceed 350 words.

Keywords. A list in alphabetical order not exceeding ten words or short phrases, excluding words used in the title and chosen carefully to reflect the precise content of the paper.

Introduction. State the reason for the work, the context, background, aims and the hypotheses being tested. End the Introduction with a brief statement of what has been achieved.

Materials and methods. Include sufficient details for the work to be repeated. Where specific equipment and materials are named, the manufacturer's details (name, city and country) should be given so that readers can trace specifications by contacting the manufacturer. Where commercially available software has been used, details of the supplier should be given in brackets or the reference given in full in the reference list.

Results. State the results of experimental or modelling work, drawing attention to important details in tables and figures. The Results section should conform to the highest standards of rigour.

Discussion. Point out the importance of the results and place them in the context of previous studies and in relation to the application of the work (expanding on the Synthesis and applications section of the Summary). Include clear recommendations for management or policy.

Acknowledgements. Be brief. If authors refer to themselves as recipients of assistance or funding, they should do so by their initials separated by points (e.g. J.B.T.). Do not acknowledge Editors by name.

Data Accessibility. To enable readers to locate archived data from papers, we require that authors list the database and the respective accession numbers or DOIs for all data from the manuscript that has been made publicly available. An example of what this section should look like can be found in the [Data Archiving Q&A](#).

References (see Manuscript Specifications below).

Tables (see Specifications). Each table should be on a separate page, numbered and accompanied by a legend at the top. These should be referred to in the text as Table 1, etc. Avoid duplication between figures and tables.

Figures (see Specifications). Figures and their legends should be grouped together at the end of the paper before Supporting Information (if present). If figures have been supplied as a list at the end of the text file (as recommended), they should appear above their respective legend. Figures should be referred to in the text as Fig. 1, Figs 1 & 2, etc. Photographic material should also be referred to as Figures. Do not include high-resolution versions of figures at submission; reduce the size and resolution of graphics to a file size of less than 1 MB. If a manuscript is accepted, higher quality versions of figures can be submitted at a later stage.

Supporting Information. Essential supporting information can be published in the online version of the article. Instructions for the preparation of Supporting Information are given [here](#) and general guidance is available [here](#).

In order to promote the advancement of science through the process of documenting and making available the research information and supporting data behind published studies, the editors of this journal strongly encourage authors to make arrangements for archiving their underlying data.

REVIEWS. Reviews should not exceed 8000 words inclusive of all parts of the paper. The layout should follow the same format and specifications as for Standard Papers except that the organisation of the main text need not follow the division into Introduction, Materials and methods, Results and Discussion.

FORUM ARTICLES. Forum articles should be short contributions up to 4000 words inclusive of all parts of the paper. Format and specifications are as for Standard Papers except that any Summary section should be short (no more than 150 words) and the layout of the main text can be flexible.

PRACTITIONER'S PERSPECTIVES. There is no prescribed structure to [Practitioner's Perspectives](#) but the prose style should be light and the article should be written with the minimum of technical language and jargon, so as to be understandable to a general audience. Manuscripts should be presented in the following order: the first line should state 'Article type: Practitioner's Perspective', followed on a new line by an article title of maximum 10 words, author names and addresses, including an e-mail address for the corresponding author, the body of the text (if headers are used within the text, keep them to a minimum), and the references (maximum 20), using the standard referencing system of the Journal, and finally a short biosketch (30-100 words for one author/150 words for the first three authors,

respectively) describing the research interests of the author(s). The overall word count, inclusive of all of the above (i.e. text, title line, author details, references, biosketch), should not exceed 4000 words. Should you wish to include a small figure or other illustration, this can be accommodated by a reduction in the number of words on a pro rata basis.

Manuscript Specifications

Manuscripts should be carefully prepared, checked and submitted in final form. They should be typed in double spacing. **Pages and lines must be numbered consecutively** including those containing acknowledgements, references, tables and figures. **Submissions should, ideally, be a single Word file with figures embedded at the end of the text.** This file will be converted to PDF (portable document format) upon upload. Referees will be given access to the PDF version although the Word file will remain accessible to the Editorial Office. **Authors must therefore open PDF files during submission to check that conversion has not introduced any errors.**

If you wish to write your paper in LaTeX please also upload a PDF version of your paper for reference.

LANGUAGE. Manuscripts must be written in English. They should be clear, concise and grammatically correct. Spelling should conform to the *Concise Dictionary of Current English*. Journal style is not to use the serial comma (also known as the Oxford or Harvard comma) before and/or/nor unless meaning would otherwise be obscured. Editors reserve the right to modify accepted manuscripts that do not conform to scientific, technical, stylistic or grammatical standards, and minor alterations of this nature may not be seen by authors until the proof stage.

PRE-SUBMISSION ENGLISH-LANGUAGE EDITING. Authors for whom English is a second language should have their manuscript corrected by a native English speaker prior to submission where necessary. Alternatively, authors may wish to consider having their manuscript professionally edited before submission to improve the English. A list of independent suppliers of editing services can be found [here](#). All services are paid for and arranged by the author, and use of one of these services does not guarantee acceptance or preference for publication.

SCIENTIFIC NAMES. Give Latin names in full, together with the naming authority, at first mention in the main text. Subsequently, the genus name may be abbreviated, except at the beginning of a sentence. If there are many species, cite a Flora or check-list which may be consulted for authorities instead of listing them, in the text. Do not give authorities for species cited from published references. Give priority to scientific names in the text (with colloquial names in parentheses if desired). Latin names following common names should not be separated by a comma or brackets.

MANUFACTURERS' NAMES. Special pieces of equipment should be described such that a reader can trace specifications by writing to the manufacturer; thus: 'Data were collected using a solid-state data logger (CR21X, Campbell Scientific, Utah, USA).' Where commercially available software has been used, details of the supplier should be given in brackets or the reference given in full in the reference list.

UNITS, SYMBOLS AND ABBREVIATIONS. Authors should use the International System of Units (S.I., Systeme International d'Unités; see *Quantities, Units and Symbols*, 2nd edn (1975) The Royal Society, London). Mathematical expressions should contain symbols not abbreviations. If the paper contains many symbols, they should be defined as early in the text

as possible, or within the Materials and methods section. Journal style for time units are: s, min, h, days, weeks, months, years. Use 'L' for litre not 'l' to avoid confusion with 'one'. Use the negative index for units, e.g. number of insects g^{-1} dry wt (also note there is no period for wt). Probability values should be denoted as *P*.

MATHEMATICAL MATERIAL. Mathematical expressions should be carefully represented. Wherever possible, mathematical equations and symbols should be typed in-line by keyboard entry (using Symbol font for Greek characters, and superscript options where applicable). Do not embed equations or symbols using Equation Editor or Math Type, or equivalents, when simple in-line, keyboard entry is possible. Equation software should be used only for displayed multi-line equations, and equations and symbols that cannot be typed. Suffixes and operators such as d, log, ln and exp will be set in Roman type: matrices and vectors will be set in italic. Make sure that there is no confusion between similar characters like l ('ell') and 1 ('one'). Ensure that expressions are spaced as they should appear. If there are several equations they should be identified by an equation number (i.e. 'eqn 1' after the equation, and cited in the text as 'equation 1').

NUMBER CONVENTIONS. *Text:* Numbers from one to nine should be spelled out except when used with units, e.g. two eyes but 10 stomata; 5 °C, 3 years and 5 kg. *Tables:* Do not use excessive numbers of digits when writing a decimal number to represent the mean of a set of measurements. The level of significance implied by numbers based on experimental measurements should reflect, and not exceed, their precision; only rarely can more than 3 figures be justified. Be consistent within tables.

FIGURES (INCLUDING PHOTOGRAPHS). Please follow the instructions on figure format and content carefully to avoid delays in manuscript processing. All illustrations are classified as figures.

Figures should be placed at the end of the document and each must have a legend, presented separately from the figure. The legend should provide enough detail for the figure to be understood without reference to the text. Information (e.g. keys) that appear on the figure itself should not be duplicated in the legend. In the full-text online edition of the Journal, figure legends may be truncated in abbreviated links to the full screen version. Therefore, the first 100 characters of any legend should inform the reader of key aspects of the figure.

Figures should be drawn to publication quality and to fit into a single column width (71 mm) wherever possible. To make best use of space, you may need to rearrange parts of figures. If figures are prepared that will require reduction, please ensure that axes, tick marks, symbols and labels are large enough to allow reduction to a final size of about 8 point, i.e. capital letters will be about 2mm tall. Figures should not be boxed and tick marks should be on the inside of the axes. Lettering should use a sans serif font (e.g. Helvetica, Arial) with capitals used for the initial letter of the first word only. Bold lettering should not be used. Units of axes should appear in parentheses after the axis name. All lettering and symbols must be proportioned, clear and easy to read, i.e. no labels should be too large or too small. Label multi-panel figures (a), (b), (c), etc., preferably in the upper left corner. Use greyscales (e.g. 0, 20, 40, 60, 80, 100%) in preference to pattern fills where possible. If colour figures are submitted for colour online publication only, ensure that after conversion to greyscale they remain entirely intelligible for the black-and-white print publication of your paper. Full instructions on preparing your figures are available [here](#).

Colour figures (including photographs) must be accompanied by a **Colour Work Agreement Form**. The cost of colour printing must be met by the author (currently £150 for the first figure, £50 thereafter, exclusive of VAT). If no funds are available to cover colour costs, the Journal offers free colour reproduction online (with black-and-white reproduction in print). If authors

require this, they should write their figure legend to accommodate both versions of the figure, and indicate their colour requirements on the Colour Work Agreement Form. This form should be completed in all instances where authors require colour, whether in print or online. Therefore, at acceptance, please download the form and return it to the Production Editor (Penny Baker, Wiley-Blackwell, John Wiley & Sons, 9600 Garsington Road, Oxford OX4 2DQ, UK. E-mail: penny.baker@wiley.com). Please note that if you require colour content your paper cannot be published until this form is received.

File formats. At the time of submission, or after acceptance of the manuscript for publication, figure files should be supplied as follows. Photographic figures should be saved in tif format at 300 d.p.i. (or failing that in jpg format with low compression) and should have good contrast. Line figures should be saved as vector graphics (i.e. composed of lines, curves, points and fonts; not pixels) in pdf, eps, ai, svg or wmf format, or embedded as such in Word, as this enhances their display when published online. Combination figures (those composed of vector and pixel/raster elements) should also be saved in pdf, eps, ai, svg or wmf format where possible (or embedded as such in Word). If line figures and combination figures cannot be saved in vector graphics format, they should be saved in tif format at high resolution (i.e. 600 d.p.i.) (do not save them in jpg format as this will cause blurring). If you are unsure about the quality of your figures, please inspect a small portion by zooming in to check that fonts, curves and diagonal lines are smooth-edged and do not appear unduly blocky or burred when viewed at high magnification. Note that line and combination figures supplied in tif format are downsampled for online publication, authors should therefore preferentially opt for vector graphic formats for these figure types (note, however, that for print publication full resolution files will be used). For full instructions on preparing your figures please refer to our [Electronic Artwork Information for Authors](#) page.

TABLES. Tables should be constructed using 'Tabs' rather than spaces or software options. Units should appear in parentheses after the column or row title, e.g. Time (days). Each table should be on a separate page, numbered and titled, and included at the end of the paper before the figures. The table caption must appear above the table and must NOT end in a full stop. Table footnotes should be indicated using symbols *, †, ‡, ¶, § (not superscripted); these should be doubled-up if more than 5 are needed (**, ††, ‡‡, ¶¶, §§), or if more than 10 are needed use superscript letters a, b, c, etc., throughout. References to tables in the text should not be abbreviated, e.g. Table 1.

DATA ACCESSIBILITY. A list of databases with relevant accession numbers or DOIs for all data from the manuscript that has been made publicly available should be included in this section. For example:

Data Accessibility

Species descriptions: uploaded as online supporting information

Phylogenetic data: TreeBASE Study accession no. Sxxxx

R scripts: uploaded as online supporting information

Sample locations, IMA2 input files and microsatellite data: DRYAD entry doi: xx.xxxx/dryad.xxxx

CITATIONS AND REFERENCES. Citation to work by four or more authors should be abbreviated with the use of *et al.* (e.g. Manel *et al.* 1999). Citation to work by one, two or three authors should always give the author names in full. Work with the same first author and date should be coded by letters, e.g. Thompson *et al.* 1991a,b. Citations should be listed in chronological order in the text and be separated by a semi-colon, e.g. Balmford & Gaston 1999; Royle *et al.* 2007. The references in the Reference list should be in alphabetical order

with the journal name unabbreviated. The format for papers, theses, entire books and chapters in books is as follows:

Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. (1996) *Ecology: Individuals, Populations and Communities*, 3rd edn. Blackwell Science, Oxford.

Tuytens, F.A.M. (1999) *The consequences of social perturbation caused by badger removal for the control of bovine tuberculosis in cattle: a study of behaviour, population dynamics and epidemiology*. PhD thesis, University of Oxford.

McArthur, W.M. (1993) History of landscape development. *Reintegrating Fragmented Landscapes* (eds R.J. Hobbs & D.A.Saunders), pp. 10-22. Springer Verlag, Berlin.

Hill, M.O., Roy, D.B., Mountford, J.O. & Bunce, R.G.H. (2000) Extending Ellenberg's indicator values to a new area: an algorithmic approach. *Journal of Applied Ecology*, **37**, 3-15.

References should be cited as 'in press' only if the paper has been accepted for publication. Work not yet submitted for publication or under review should be cited as 'unpublished data', with the author's initials and surname given; such work should not be included in the Reference section. Any paper cited as 'in press' or under review elsewhere must be uploaded as part of the manuscript submission as a file 'not for review' so that it can be seen by the editors and, if necessary, made available to the referees.

We recommend the use of a tool such as EndNote or Reference Manager for reference management and formatting.

EndNote reference styles can be searched for here:

<http://www.endnote.com/support/enstyles.asp>

Reference Manager reference styles can be searched for here:

<http://www.refman.com/support/rmstyles.asp>

Citations from the world wide web: Authors may sometimes wish to cite information available from the world wide web in similar ways to the citation of published literature. In using this option, authors are asked to ensure that:

- (i) fully authenticated addresses are included in the reference list, along with titles, years and authors of the sources being cited, and the most recent date the site was accessed;
- (ii) (ii) the sites or information sources have sufficient longevity and ease of access for others to follow up the citation;
- (iii) (iii) the information is of a scientific quality at least equal to that of peer-reviewed information available in learned scientific journals;
- (iv) (iv) hard literature sources are used in preference where they are available.

It is likely that official web sites from organisations such as learned societies, government bodies or reputable NGOs will most often satisfy quality criteria.

Licence to publish

Authors of accepted manuscripts will be required to grant Wiley-Blackwell an exclusive licence to publish the article on behalf of the British Ecological Society. Signing an Exclusive Licence Form is a condition of publication and papers will not be published until a signed form is received. (Papers subject to government or Crown copyright are exempt from this requirement.) Once a paper is accepted, the corresponding author will receive an email from Wiley-Blackwell prompting them to login to Author Services, where they will be able to complete the licence agreement on behalf of all co-authors. You can download a copy of the Exclusive Licence Form [here](#) to view the terms and conditions. Do not complete this PDF until you are prompted to do so by Author Services. Please read the licence form carefully before signing: conditions are changed from time to time and may not be the same as the last time you completed one of these forms.

Funder arrangements A number of funders, including Research Councils UK (RCUK), the NIH and Wellcome Trust, require deposit of the accepted (post-peer-reviewed) version of articles that they fund, if these are not already published via an open access route. The BES

journals are all compliant with these mandates and full details of the arrangements can be found [here](#).

OnlineOpen

OnlineOpen is available to authors who wish to make their article available to non-subscribers on publication, or whose funding agency requires grantees to archive the final version of their article. With OnlineOpen, the author, the author's funding agency, or the author's institution pays a fee to ensure that the article is made available to non-subscribers upon publication via Wiley Online Library, as well as deposited in the funding agency's preferred archive. The charge for OnlineOpen publication is \$3,000 (discounted to \$2,250 for papers where the first or corresponding author is a current member of the British Ecological Society, www.britishecologicalsociety.org). For the full list of terms and conditions, [click here](#).

Following acceptance, any authors wishing to designate their paper OnlineOpen will be required to complete the [payment form](#) and will be given the option of signing a range of different Creative Commons licences, depending on author choice and funder mandate.

Prior to acceptance there is no requirement to inform the Journal that you intend to publish your paper OnlineOpen if you do not wish to. All OnlineOpen articles are treated in the same way as any other article. They go through the Journal's standard peer-review process and will be accepted or rejected based on their own merit.

Tracking of accepted manuscripts

After a paper has been accepted for publication, it will be uploaded as an Accepted Article on Wiley Online Library within approximately 2 working days. Accepted Articles are the peer-reviewed version of the manuscript BEFORE copyediting, typesetting and proofing. The paper will be assigned its DOI (digital object identifier) at this stage so that it can be cited and tracked as normal.

Any final, minor corrections can still be made to the paper at proof stage.

Author Services enables authors to track their article through the production process to publication online and in print. Authors can check the status of their articles online and choose to receive automated e-mails at key stages of production. Authors will receive an e-mail with a unique link that enables them to register and have their article automatically added to the system. A complete, current e-mail address must be provided when submitting the manuscript. Visit the [Author Services](#) page for more details on online production tracking and for a wealth of resources including FAQs, tips on article preparation, submission and more.

Proofs

The corresponding author will receive an e-mail alert containing a link to a web address from where a PDF file of the proof can be downloaded. A reliable e-mail address must therefore be provided for the corresponding author. Acrobat Reader will be required to read the file. This software, which can be downloaded free of charge from www.adobe.com/products/acrobat/readstep2.html, will enable the file to be opened, read on screen, and printed out in order for any corrections to be added. Further instructions will be sent with the proof. Authors whose e-mail connection is unreliable, or who are likely to be out of contact and cannot have their e-mail checked regularly, should nominate an alternative person to receive and correct the proofs; they should do this when submitting their final typescript. Alterations to the text, other than typesetting errors, may be charged to the author. Proofs should be checked carefully; it is the corresponding author's responsibility to ensure they are correct.

Once corrected proofs of a manuscript are available, the 'Accepted Article' version will be replaced online by the EarlyView version of the paper.

Corrected proofs must be returned by e-mail, fax or first-class post/airmail within 3 days of receipt to: Production Editor, Journal of Applied Ecology, Wiley-Blackwell, John Wiley & Sons, 9600 Garsington Road, Oxford OX4 2DQ, UK, e-mail: penny.baker@wiley.com, tel: +44 (0) 1865 476477, fax: +44 (0) 1865 714591. If you register with Author Services when your paper is accepted you will receive an e-mail within 48 hours to confirm that your proof corrections have been received.

The editors reserve the right to correct the proofs, using the accepted version of the typescript, if the author's corrections are overdue and the Journal would otherwise be delayed.

Early View publication

The *Journal of Applied Ecology* is covered by the Early View service. Early View articles are complete, full-text articles published online in advance of their publication in a printed issue. Articles are therefore available as soon as they are ready, rather than having to wait for the next scheduled print issue. To register to receive an e-mail alert when your Early View article is published, click here and log in to [Wiley Online Library](#).

Early View articles are complete and final. They have been fully reviewed, revised and edited for publication, and the authors' final corrections have been incorporated. Because they are in their final form, no changes can be made after online publication. The nature of Early View articles means that they do not yet have volume, issue or page numbers, so Early View articles cannot be cited in the traditional way. They are therefore given a Digital Object Identifier (DOI), which allows them to be cited and tracked before allocation to an issue. After print publication, the DOI remains valid and can continue to be used to cite and access the article. More information about DOIs can be found at <http://www.doi.org/faq.html>

Offprints

The corresponding author will receive a PDF offprint of their article free of charge at the time of publication within an issue of the Journal (i.e. once the article is paginated). Printed offprints may be ordered using the Offprint Order Form supplied with the proofs (see form for charges), provided that the form is returned promptly (i.e. at the time of proof correction). Order forms should be returned to C.O.S. Printers Pte Ltd, 9 Kian Teck Crescent, Singapore 628875; Fax: +65 6265 9074; E-mail: offprint@cosprinters.com. Printed Offprints are normally dispatched by surface mail within 3 weeks of publication of the issue in which the paper appears. Please contact the publishers if offprints do not arrive: however, please note that offprints are sent by surface mail, so overseas orders may take up to 6 weeks to arrive. The PDF offprint is e-mailed to the first author at his or her first e-mail address on the title page of the paper, unless advised otherwise; therefore please ensure that the name, address and e-mail of the receiving author are clearly indicated on the manuscript title page if he or she is not the first author of the paper. A copy of the Publisher's Terms and Conditions for the use of the PDF file will accompany the PDF offprint and the file can only be distributed in accordance with these requirements. Authors can also nominate up to three colleagues whom they would like to receive a complimentary PDF offprint.

Author material archive policy

Please note that unless specifically requested otherwise, Wiley-Blackwell will dispose of all hard copy and electronic material 2 months after publication. If you require the return of any material submitted, please inform the editorial office or production editor when your paper is accepted for publication.

Southwood Prize for the best young author

The British Ecological Society awards the Southwood Prize to the author of the best paper by a young investigator in any subject area published in each volume of the *Journal of Applied*

Ecology. Authors will be invited to indicate their eligibility at the time of acceptance. The first-named or sole author will be considered if they are at the start of their independent research career.