

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO  
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA

**Abelhas coletoras de óleo e suas interações com as flores de  
Plantaginaceae produtoras de óleo floral**

Aline Cristina Martins

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia,  
Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, como  
parte das exigências para a obtenção do título de  
Mestre em Ciências, Área: Entomologia

RIBEIRÃO PRETO -SP

2009

# **Livros Grátis**

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO  
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA

**Abelhas coletoras de óleo e suas interações com as flores de  
Plantaginaceae produtoras de óleo floral**

Aline Cristina Martins

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia,  
Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, como  
parte das exigências para a obtenção do título de  
Mestre em Ciências, Área: Entomologia

Orientador: Prof. Isabel Alves dos Santos

RIBEIRÃO PRETO -SP

2009

*O correr da vida embrulha tudo, a vida é assim: esquenta e esfria, aperta e daí afrouxa, sossega e depois desinquieta. O que ela quer da gente é coragem. O que Deus quer é ver a gente aprendendo a ser capaz de ficar alegre a mais, no meio da alegria, e ainda mais alegre ainda no meio da tristeza! Só assim de repente, na horinha em que se quer, de propósito – por coragem. Será? Era o que eu às vezes achava. Ao clarear do dia.*

*Guimarães Rosa, Grande Sertão Veredas*

Este trabalho é dedicado a Stefan Vogel, pelos 40 anos da descoberta da flores produtoras de óleo e sua fundamental contribuição ao estudo das interações entre plantas e polinizadores.

## Agradecimentos

Gostaria de agradecer às três instituições que financiaram este trabalho de mestrado: FAPESP, através do projeto Jovem Pesquisador “Abelhas coletoras de óleo: Biologia, relação com plantas, análise química e morfologia funcional; a CAPES, através do auxílio PROAP e ao CNPq pela bolsa de mestrado a mim concedida. E às instituições ambientais que permitiram a realização dos trabalhos de campo: IBAMA, IEF-MG, Secretaria Municipal do Meio Ambiente de Porto Alegre.

A minha orientadora, Isa, pela escolha do tema “*Angelonia*” e aceite a minha orientação.

Ao Antonio Aguiar, Felipe Vivallo e Vinícius Castro Souza pelo auxílio como especialistas e discussões valiosíssimas. Muito obrigada!

As pessoas que me ajudaram a encontrar as populações estudadas de *Angelonia*: Gabriel Melo, Antonio Aguiar, Pedro Lage Viana, Nara Mota e Vitor Giorni. Sem a ajuda de vocês, teria sido muito mais difícil.

Ao Antonio por ter, gentilmente, cedido os dados de *Angelonia cornigera* coletados por ele em abril de 2008 no Piauí, para compor parte desta dissertação e uma publicação conjunta futura.

Ao Felipe Vivallo, por ter me cedido, gentilmente, os dados de distribuição das espécies de *Paracentris* e do grupo *hyptidis*.

A todos os colegas que me acompanharam em campo, nas diversas expedições: *Rio Preto*: Antonio A., Jéssica G., Nara M., Vitor G., Milton Aguiar, Anísio e Deco; *Porto Murtinho*: Antonio A., Flávia E., Flávia B., Silvio N., Júlia A. e Roberta F; *Porto Alegre*: Antonio A., Lauren Pordany, Camillo Pedrolo, Verônica L. K. da Silveira e toda equipe de guardas-parque do Parque Natural Morro do Osso.

Aos meus colegas de curso e amigos Flávia Esteves, Léo Correia da Rocha Filho, Rodrigo Feitosa, Tiago Carrijo e Cristiane Krug por tão ricas discussões, companhia e amizade.

Aos companheiros de laboratório: Mariana Taniguchi, Eduardo Pinto, Guaraci Cordeiro, Paola Marchi, Denise Alves, Sérgio Hilário, Samuel Boff, Charles e Tiago Caetano, pela ótima convivência. Ao Eduardo, em especial, por ter lido e comentado a discussão com muita dedicação.

Aos taxonomistas que auxiliaram na identificação de plantas e insetos: Adelita Linzmeier, Amanda C. Pires, Antonio J. C. Aguiar, Felipe Vivallo, Gabriel A. R. Melo, Héctor Vargas, João M. F. de Camargo, Marcel G. Hermes, Maria Candida Mamede, Mirian N. Moralez, Rodrigo B. Gonçalves e Vinícius C. Souza.

Ao laboratório de Microscopia Eletrônica do Museu de Zoologia da USP, pela confecção das imagens. Ao Gabriel A. R. de Paula, pela dedicação na confecção das ilustrações.

A todos aqueles que lutam pela criação e manutenção de unidades de conservação extraordinárias, como o Parque Estadual do Rio Preto. Obrigada por fazer um trabalho que é de todos nós.

## Sumário

<b>Lista de figuras</b> .....	ix
<b>Lista de tabelas</b> .....	xvi
<b>Resumo</b> .....	17
<b>Abstract</b> .....	18
<b>CAPITULO 1: “Abelhas coletoras de óleo e as Plantaginaceae produtoras de óleo floral: uma revisão.</b> .....	20
A síndrome do óleo floral .....	22
Abelhas coletoras de óleo na Região Neotropical .....	24
A produção de óleo em Plantaginaceae .....	20
<b>Introdução</b> .....	37
<b>Materiais e Métodos</b> .....	40
As espécies estudadas .....	40
Áreas de estudo .....	41
Observações de campo .....	42
Morfologia floral .....	43
Morfologia dos aparatos coletores de óleo.....	43
Distribuição geográfica de plantas e abelhas .....	43
<b>Resultados</b> .....	52
Morfologia floral .....	52
Composição das assembléias de visitantes florais e atividade dos visitantes.....	54
Morfologia dos elaióspatos.....	57
Congruência entre distribuição geográfica de plantas e polinizadores.....	57
<b>Discussão</b> .....	77
Morfologia floral .....	82
Assembléia de visitantes florais e atividade dos visitantes.....	84
Abelhas coletoras de óleo e suas fontes de lipídeos florais.....	86
Morfologia dos elaióspatos .....	87
Congruência entre distribuição geográfica de plantas e polinizadores .....	88
<b>Considerações finais</b> .....	92
<b>Referências bibliográficas</b> .....	93
<b>Anexos</b> .....	<b>99</b>
1. Registros de distribuição geográfica das espécies de <i>Angelonia</i> e <i>Basistemon</i> que possuem informação sobre seus visitantes florais.....	99

2. Registros de distribuição geográfica dos visitantes coletores de óleo.....101

## Lista de Figuras

- FIGURA 1.** Filogenia de Plantaginaceae, com destaque para o clado *Angelonia* (destacado em cinza) (Modificado de fig. 2, pg 302 em Albach et al. 2005)..... 32
- FIGURA 2.** Plantaginaceae produtoras de óleo: **A.** *Monopera perennis* em Porto Murtinho (MS), Brasil (Foto: Gabriel A. R. Melo); **B.** *Monttea aphylla* em Chubut, Rio Negro, Argentina (Foto: Station Alpine Joseph Fourier, França); **C.** *Angelonia pubescens* em Teresina de Goiás (GO), Brasil (Foto: Gabriel A. R. Melo); **D.** *Basistemom silvaticus* em Porto Murtinho (MS), Brasil. .... 33
- FIGURA 3.** *Angelonia salicariifolia* em Porto Murtinho (MS), Brasil: **A.** Hábito: planta herbácea crescendo em pequenas ilhas de terra úmida em meio a áreas alagadas; **B.** Flor aberta mostrando o aspecto de “boca aberta”, característico de diversas espécies do gênero.....34
- FIGURA 4.** Bolsas de óleo em *Angelonia integerrima*: **A.** Botão floral em vista frontal mostrando o conspícuo par de bolsas de óleo; **B.** Flor em corte lateral mostrando o interior de uma das bolsas de óleo e a concentração de tricomas glandulares na parede anterior da flor (em verde) (imagem produzida em Lupa Leica e montada no *software* Automontage Pro) (escala = 1 mm).....35
- FIGURA 5.** Ilustração da *Flora Brasiliensis*, de Carl Friedrich Philipp von Martius, de duas espécies do gênero *Angelonia*, sendo uma atualmente classificada em *Monopera* (Barringer 1983): **A.** *Angelonia integerrima*; **B.** *Monopera perennis* (citada como *Angelonia micrantha*). (Fonte: <http://florabrasiliensis.cria.org.br>).....36
- FIGURA 6.** As quatro localidades onde foram estudadas as cinco espécies de *Angelonia* e uma de *Basistemom*. Cada área compreende uma formação vegetal diferente. As áreas de caatinga e chaco (Piauí e Mato Grosso do Sul) são relacionadas biogeograficamente (Zanella 2002b). Os campos rupestres (Minas Gerais) fazem parte do cerrado e, em conjunto com as formações anteriores, formam a diagonal de áreas secas da América do Sul. A floresta estacional semidecidual (no Rio Grande do Sul) é a mais divergente de todas, sendo uma formação florestal úmida, apresenta também áreas abertas de campos, onde ocorre *Angelonia integerrima*.....47
- FIGURA 7. A-D:** Distribuição geográfica das espécies de *Angelonia* e *Basistemom* objetos de estudo do presente trabalho, com adição daquelas que também possuem

registros de visitantes florais: **A.** *Angelonia cornigera*, *Angelonia eriostachys* e *A. integerrima*; **B.** *Angelonia campestris*, *A. goyazensis* e *A. pubescens*; **C.** *Angelonia minor* e *A. salicariifolia*; **D.** *Basistemon spinosus* e *B. silvaticus*. Os dados foram obtidos a partir da compilação da literatura e consulta a herbários.....48

**FIGURA 8.** Vista geral das quatro áreas de estudo: **A.** Campos rupestres do Parque Estadual do Rio Preto (MG), mostrando a cobertura de gramíneas nesta porção; **B.** Área de campos no Parque Natural Morro do Osso (RS) e, ao fundo, um capão de mata semidecídua; **C.** Área parcialmente alagada, de chaco, em Porto Murtinho (MS). As altas palmeiras observadas na imagem, denominadas carandás (*Copernicia australis*) são um elemento característico da flora na região; **D.** Área de Caatinga em São Miguel do Tapuio (PI) (Foto: Antonio Aguiar). A imagem da área na época do estudo (abril de 2008) mostra uma vegetação úmida pela ocasião da estação chuvosa.....49

**FIGURA 9.** Flores de *Angelonia* e as indicações das principais estruturas morfológicas utilizadas no estudo: (st) estames, (pc) calo proximal, (dc) calo distal, (pt) palato, os lobos da corola e as bolsas de óleo: **A.** *Angelonia salicariifolia*; **B.** *Angelonia goyazensis*. Note o formato diferencial dos lobos entre as duas espécies, em especial, os lobos laterais e o labelo. Os estames e pistilo em todas as espécies de *Angelonia* possuem posição nototribica. Ambas as espécies apresentam calo proximal bem-desenvolvido, longo e bífido. Esta e outras estruturas do labelo estão envolvidas na interação com os visitantes.....50

**FIGURA 10.** Desenho esquemático da flor de *Angelonia salicariifolia*, mostrando como as medidas foram realizadas: (a) largura da abertura da corola, (b) profundidade total da corola e (c) distância do acesso aos elaióforos que, nesta espécie, é quase nula: **A.** em vista frontal; **B.** em vista lateral.....51

**FIGURA 11.** Três espécies estudadas de *Angelonia*: **A.** *A. integerrima*; **B.** *A. cornigera* (Foto: Antonio Aguiar); **C.** *A. eriostachys*. As imagens mostram o aspecto geral das inflorescências de cada espécie..... 63

**FIGURA 12.** Ilustração da flor de *Angelonia goyazensis* mostrando três fases fenológicas: **A.** Fase 1: o par de estames inferior está ativo e produz pólen; **B.** Fase 2: o par de estames superior está ativo e produz pólen, enquanto o par inferior encontra-se retraído e sem pólen; **C.** Fase 3: ambos pares de estames estão retraídos e o pistilo,

mais exposto que nas fases anteriores está, provavelmente, receptivo (st: estames; ps: pistilo; pt: palato; dc: calo distal) .....64

**FIGURA 13.** Ilustração da flor de *Angelonia eriostachys*, pertencente ao grupo morfológico 1. Em corte lateral é mostrada a metade direita e interna da flor. Note a localização dos tricomas na parede anterior da corola e a separação das duas bolsas através da lígula. Nesta imagem, a flor está na fase feminina, tendo o pistilo alongado e os estames retraídos. Além dos elaióforos, a flor de *A. eriostachys*, bem como outros órgãos, são densamente tricomáticos. (e= elaióforos; st= estames; ps= pistilo; li= lígula) (Escala = 2,5 mm).....65

**FIGURA 14.** Ilustração da flor de *Basistemon silvaticus*. Em corte lateral, é mostrada a metade direita e interna da flor aberta. Note a abrangência da área ocupada pelos elaióforos e sua maior concentração nas discretas bolsas. Não existe separação interna entre as duas bolsas de óleo, exceto pelo calo mediano anterior. A flor encontra-se em fase masculina, com um dos pares de estames oferecendo pólen. (Escala = 2,5 mm) (e= elaióforos; st= estames; ps= pistilo; cm= calo mediano)..... 66

**FIGURA 15.** Dois tipos morfológicos das flores de *Angelonia*, considerando o comprimento total do tubo da corola: **A.** Flor de tubo curto: foto lateral da flor de *Angelonia goyazensis*; o tubo curto e os longos lobos da corola lembram o aspecto de “boca aberta”, característico de grande parte das espécies de *Angelonia*; **B.** Flor de tubo longo: foto lateral de *A. eriostachys*; o tubo é longo e os lobos curtos fazem com que a corola tenha o aspecto “fechado”, ao contrário do padrão mais comum no gênero. O aspecto das flores de tubo longo lembra o das flores de *Basistemon*. (Escala = 5 mm)..... 67

**FIGURA 16.** Hábito e flores de *Basistemon silvaticus*: **A.** Flores em vista frontal. Note a extensa região tricomática em cor verde intensa e os estames em posição nototribica. Os cinco lobos da corola são de tamanho semelhante e na região mediana encontra-se o calo branco; **B.** Flor (variedade branca) em vista lateral mostrando a discreta bolsa de óleo. Note que a região glandular verde pode ser vista por transparência; **C.** Hábito da planta. Podem ser observados o caule lenhoso e os espinhos axilares, característico do grupo de espécies a qual pertence..... 68

**FIGURA 17.** Labelo: estruturas especializadas das flores de *Angelonia* e *Basistemon*: **A.** Calo mediano (*Basistemon silvaticus*); **B.** Calo proximal bífido e bilobado

(*Angelonia cornigera*); **C.** Calo distal, branco e protuberante (*Angelonia eriostachys*); **D.** Calo proximal, longo e bífido e o calo distal, excrescência protuberante, de cor igual ao restante da corola. Note o palato, área profunda e verde (*Angelonia goyazensis*); **E.** Calo proximal, bífido e o calo distal, semelhante ao de *A. goyazensis*, porém menos evidente e coincidente com a curvatura do labelo. Note o palato, bem evidente e verde, imediatamente após o calo proximal (*Angelonia salicariifolia*); **F.** Calo proximal, branco e protuberante, precedido pela região de protuberâncias ou calo distal. Note o formato diferenciado do labelo desta espécie (*Angelonia integerrima*)..... 69

**FIGURA 18.** O principal polinizador de *Angelonia integerrima*, *Centris (Hemisiella) vulpecula* em visita as flores: **A.** A fêmea coletando óleo. Note que, devido ao comprimento do tubo da corola, todo o corpo da abelha permanece dentro da flor; **B.** Transferência do óleo das pernas anteriores para as posteriores, comportamento que ocorre em intervalos regulares durante a coleta de óleo; **C.** Macho de *C. (H.) vulpecula* em pouso sobre a planta, durante seu comportamento de marcação de território nas flores de *Angelonia*. Esta é uma das posturas que o macho apresenta, além de voar continuamente sobre as flores e perseguir as fêmeas que nela forrageiam..... 70

**FIGURA 19.** Abelhas coletoras de óleo da tribo Centridini, visitantes florais de espécies de *Angelonia*: **A.** *Centris (Xanthemisia) bicolor* forrageando em *Angelonia eriostachys*. As fêmeas de *Centris* fazem esse tipo de vôo de reconhecimento em volta da inflorescência, antes de pousar para explorar o óleo nas flores; **B.** *Centris hyptidis* coletando óleo em *A. cornigera*. Note a posição da abelha, onde pernas anteriores permanecem dentro da flor e o pólen é depositado na região anterior da cabeça (Foto: Antonio Aguiar); **C.** *Centris (Paracentris) burgdorfii* coletando óleo em *A. goyazensis*. De maneira semelhante a figura anterior, note as pernas anteriores em atividade, enquanto a fronte contata os órgãos férteis de *A. goyazensis*.....71

**FIGURA 20.** Exploração dos elaióforos de *Angelonia eriostachys* por *Centris (Paracentris) burgdorfii*: reconstrução do comportamento, a partir da montagem da abelha dentro da flor. A corola cortada lateralmente mostra em seu interior, a região glandular e parte dos estames em posição nototribica. Embora essa espécie seja uma abelha de grande porte, seu corpo permanece quase todo dentro do tubo da corola, o que facilita o acesso e não requer pernas longas para a exploração dos elaióforos. O

pólen é depositado sobre o mesoscuto e, posteriormente, serão transferidas para o estigma receptivo de flores em fase feminina ..... 72

**FIGURA 21.** Abelhas coletoras de óleo da tribo Tapinotaspidini visitantes florais de *Angelonia* e seu comportamento durante a coleta de óleo/pólen: **A - B.** *Chalepogenus* sp. em *A. cornigera* (Fotos: Antonio Aguiar). De maneira semelhante a outros visitantes de *Angelonia*, esta espécie coleta óleo com as pernas anteriores e o pólen é depositado em posição nototribica durante a coleta. Na imagem **B** observa-se a coleta de pólen por estas abelhas. Eventualmente, durante este comportamento, estas abelhas também podem atuar como polinizadores, se o estigma estiver receptivo; **C - E.** *Arhysoceble* sp em *Angelonia goyazensis*. Esta espécie, que atua como polinizador de *A. goyazensis*, também coleta óleo e pólen nas flores. Em **C - D** observa-se a coleta de óleo, que os indivíduos desta espécie realizam com as pernas anteriores, de maneira alternada. Durante a coleta de óleo, observa-se o contato do mesoscuto com as anteras. As fêmeas também podem coletar pólen, de maneira semelhante à espécie anterior, na posição “de cima para baixo”, como observado na figura **E**..... 73

**FIGURA 22.** Visitantes de *Basistemon silvaticus*: **A.** Fêmea de *Dialictus* sp. coletando pólen. Em sua carga polínica, foi observada grande quantidade do pólen de *B. silvaticus*; **B.** *Caenonomada bruneri* coletando óleo. É possível observar a perna anterior direita dentro da flor, explorando os elaióforos e o contato da frente com os estames. As pernas médias oferecem apoio para a abelha durante a coleta de óleo; **C - D.** Fêmeas de *Centris hyptidoides* coletando óleo. Em ambas as fotos, é possível observar a perna anterior no interior da corola. **C.** da mesma maneira que ocorre em *Caenonomada*, a frente contata os estames e as pernas médias oferecem apoio; **D.** Apesar da baixa qualidade da imagem, é possível observar que, quando assume esta postura, a fêmea de *C. hyptidoides* pode ser considerada pilhadora de óleo, devido a ausência de contato com os órgãos férteis..... 74

**FIGURA 23.** Microscopia eletrônica de varredura dos elaióspatos dos polinizadores especializados em Plantaginaceae, *Caenonomada bruneri* (A - B) e *Centris hyptidoides* (C - E): **A.** Detalhe do tarsômero 3 (escala= 0,05 mm) da perna anterior, em vista ventral. Note as cerdas dorsais (ds) que formam um conjunto na margem do tarsômero, lembrando um pente; **B.** Visão geral dos tarsômeros 2-4 da perna anterior (escala= 0,2 mm); **C.** Detalhe do tarsômero 2 da perna anterior (escala= 0,05 mm) de *C. hyptidoides*. A superfície anterior (as) é coberta por estas cerdas longas, foliáceas e

curvas, com ápice oval. **D.** Tarsômeros 2-4 (escala= 0,2 mm). Além das cerdas curvas da superfície anterior, os tarsômeros possuem cerdas simples e curvadas de ápice côncavo, lembrando o formato de uma colher; **E** Basitarso anterior em vista ventral (escala= 0,2 mm). Nesta imagem do basitarso é possível observar o pente único de cerdas (ac), peculiaridade do grupo *hyptidis*, e as cerdas posteriores ao pente (pgs). Atrás do pente primário, existem numerosas cerdas simples foliáceas e na parte ventral (vp) cerdas plumosas entremeadas por cerdas simples e grossas..... 75

**FIGURA 24.** Microscopia eletrônica de varredura do aparato coletor de óleo de *Chalepogenus* sp., polinizador de *A. cornigera*: **A.** Tarsômeros anteriores 2-4 (escala: 0,03 mm). Os tarsômeros 2 – 4 nesta espécie também são equipados com pêlos especializados na coleta de óleo. Nesta imagem é possível observar que a superfície ventral é coberta por cerdas foliáceas; **B.** Basitarso anterior (bta) (escala: 0,02 mm). Enquanto a superfície anterior é coberta por cerdas simples, largas e grossas (cs), a superfície ventral possui cerdas finas e ramificadas (cr); **C.** Detalhe do tarsômero 3, mostrando as cerdas curvadas (cc) (Escala: 0,01 mm). Estas cerdas possuem um canal mediano longitudinal por onde o óleo escorre..... 76

**FIGURA 25.** Distribuição geográfica: **A.** *Angelonia eriostachys* e seus principais polinizadores: *Centris (Xanthemis) bicolor* e *Centris (Paracentris) burgdorfi*; **B** *Angelonia goyazensis* e seus principais polinizadores: *Centris (Centris) aenea*, *Centris (Paracentris) burgdorfi* e *Centris (Paracentris) klugii*. Ambas espécies enquadram-se no padrão (1), descrito nos resultados, onde a distribuição da planta é restrita, porém os polinizadores apresentam ampla distribuição geográfica..... 77

**FIGURA 26.** Distribuição geográfica: **A.** *Basistemom spinosus* e *Arhysoceble aff. huberi*. Observa-se a congruência na distribuição das duas espécies; **B.** *Basistemom silvaticus* e seu principais polinizadores, *Centris hyptidoides*, *Caenonomada aff. unicalcarata* e *Caenonomada bruneri*. As duas primeiras espécies apresentam distribuição congruente com *B. silvaticus* e relacionadas a distribuição da vegetação do Chaco na região. *Caenonomada bruneri* possui distribuição muito mais ampla, e pouco congruente com a distribuição da planta que visita..... 78

**FIGURA 27.** Distribuição geográfica: **A.** *Angelonia pubescens* e seus principais polinizadores: *Centris hyptidis* e *Centris thelyopsis*; **B.** *Angelonia cornigera* e seus principais polinizadores: *Centris hyptidis*, *Caenonomada unicalcarata* e *Tapinotaspis*

*nordestina*. Em ambos os casos observa-se alta sobreposição entre a distribuição da planta e de seus polinizadores..... 79

**FIGURA 28.** Distribuição geográfica: **A.** *Angelonia campestris* e seu principal polinizador: *Centris (Paracentris) xanthomelaena*. Assim como as espécies apresentadas na Fig 27, estas espécies são congruentes em sua distribuição e fortemente associadas a Caatinga; **B.** *Angelonia integerrima* e seu principal polinizador: *Centris (Hemisiella) vulpecula*. Enquanto *A. integerrima* ocorre, principalmente, no sul do Brasil, *C. (H.) vulpecula* foi coletada principalmente no norte da Argentina e a única área de sobreposição é a localidade onde foram coletadas neste estudo..... 80

**FIGURA 29.** Distribuição geográfica: **A.** *Angelonia salicariifolia* e seus principais polinizadores: *Centris hyptidoides* (Chaco) e *Centris (Hemisiella) tarsata* (Caatinga); **B.** *Angelonia minor* e seus principais polinizadores *Centris (Trachina) fuscata* e *Centris (Hemisiella) trigonoides*. Ambas as espécies de plantas possuem distribuição ampla e disjunta, e seus polinizadores apresentam pouca sobreposição e estão largamente distribuídas na região Neotropical..... 81

## Lista de Tabelas

<b>TABELA 1.</b> Distribuição geográfica, recursos ofertados e visitantes das espécies de Plantaginaceae do clado <i>Angelonia</i> : <i>Angelonia</i> , <i>Basistemon</i> , <i>Melosperma</i> , <i>Monopera</i> e <i>Monttea</i> (Albach et al. 2005, com inclusão de <i>Monopera</i> ).....	27
<b>TABELA 2.</b> Local, tipo de vegetação e período de observação das populações das espécies de Plantaginaceae produtoras de óleo estudadas.....	46
<b>TABELA 3.</b> Características morfométricas ( $M \pm DP$ ) (mm) das espécies de Plantaginaceae produtoras de óleo estudadas.....	59
<b>TABELA 4.</b> Principais características morfológicas das flores das espécies de Plantaginaceae produtoras de óleo floral estudadas.....	60
<b>TABELA 4.</b> Visitantes florais das seis espécies de Plantaginaceae produtoras de óleo floral estudadas.....	61
<b>TABELA 5.</b> Fontes de óleo para os visitantes florais de Plantaginaceae para coleta de óleo, incluindo as espécies de <i>Angelonia</i> e <i>Basistemon</i> .....	90

## Resumo

Os óleos florais são os recursos alternativos ao pólen e néctar oferecidos por onze famílias de angiospermas às abelhas coletoras de óleo. A produção deste recurso surgiu ao menos 28 vezes e a coleta destes, em cinco linhagens distintas entre as abelhas. Na região Neotropical, Malpighiaceae é a família mais diversa e melhor conhecida em termos de seu sistema de polinização e relação com abelhas coletoras de óleo. Plantaginaceae é conhecida por alguns trabalhos, focados principalmente em *Angelonia* e *Monttea*. No presente estudo, são apresentadas as relações entre abelhas coletoras de óleo e flores de Plantaginaceae (cinco espécies de *Angelonia* e uma de *Basistemon*), com especial atenção aos aspectos morfológicos de ambos, aspectos comportamentais das abelhas durante a coleta e a sobreposição geográfica entre os parceiros deste mutualismo. Este trabalho apresenta pela primeira vez dados dos visitantes de três espécies: *A. eriostachys*, *A. goyazensis* e *Basistemon silvaticus*; além de dados inéditos sobre espécies já estudadas: *A. cornigera*, *A. integerrima* e *A. salicariifolia*. Foi observado que as estruturas especializadas presentes no labelo de todas as espécies estudadas de *Angelonia* estão associadas à imposição da postura correta do visitante e sua fixação na flor. As flores de *Basistemon* são mais simples neste sentido e apresentam apenas um discreto calo mediano. Apesar da morfologia destas estruturas diferirem consideravelmente entre as espécies, é possível estabelecer relações de origem entre elas. A assembléia de visitantes das flores de *Angelonia* e *Basistemon* variou entre três a dezoito espécies. Estas espécies foram consideradas polinizadoras ou visitantes ilegítimos. As abelhas do gênero *Centris* foram consideradas as principais polinizadoras das plantas estudadas, porém, espécies de Tapinotaspidini, em especial o gênero *Caenonomada*, também detêm esse papel. As abelhas que coletam óleo também coletam pólen, com exceção dos gêneros *Centris*, *Caenonomada* e *Tapinotaspis*, que coletam apenas óleo. O comportamento adequado dos polinizadores de *Angelonia* e *Basistemon*, imposto pela morfologia floral, implica na coleta do óleo com as pernas anteriores e o contato com os órgãos férteis na frente ou mesoscuto em flores com corola mais profunda. Algumas espécies estão morfológicamente adaptadas a coleta nestas flores, como exemplo, as abelhas *Centris* grupo *hyptidis*, que possuem aparatos coletores divergentes de todo o padrão apresentado pelo gênero. Quanto à distribuição destas plantas e de seus potenciais polinizadores, em alguns casos, há grande sobreposição e os potenciais polinizadores podem ou não ser especialistas nestas fontes de óleo. Os casos de baixa congruência geográfica mostram que muitos destes potenciais polinizadores não dependem das fontes de óleo de *Angelonia* e *Basistemon*.

**Palavras-chave:** Angiospermas, Neotropical, *Angelonia*, *Basistemon*, polinização.

## Abstract

Floral oils are alternative flower reward to pollen and nectar that are offered by eleven families of angiosperms to oil-collecting bees. The production of this resource appeared at least 28 times, and its collection has been observed in five different lineages of bees. In the Neotropical Region, Malpighiaceae is the most diverse and best known family concerning to the pollination system and the interactions with oil-collecting bees. Plantaginaceae is well known due to some studies mostly on *Angelonia* and *Monttea*. In this study, the relationship between the oil-collecting bees and the Plantaginaceae flowers (five species of *Angelonia* and one of *Basistemon*) is presented, being given special attention to the morphological aspects of both, the bees' behavior during the oil collection and the geographical overlap between the partners of this mutualism. This work presents for the first time the visitors of three species (*A. eriostachys*, *A. goyazensis* and *Basistemon silvaticus*), as well as new data on already studied species (*A. cornigera*, *A. integerrima* and *A. salicariifolia*). It was recorded that the specialized structures that are found on the lip (*labellum*) of all the known species of *Angelonia* are associated to the imposition of the correct posture of the visitor and their fixation on the flower. The *Basistemon* flowers are, in this way, less complex and they present only a discrete median callus. Although the morphology of these structures differ considerably among species, it is possible to establish relationships between their origins. The assemblage of visitors of the flowers of *Angelonia* and *Basistemon* varied from three to eighteen species. These species were considered pollinators or illegitimate visitors of the studied species. The bees of the genus *Centris* were considered the main pollinators of these plants; however species of Tapinotaspidini also play this role. These bees collect oil and pollen, in most species, having as exceptions the genera *Centris*, *Caenonomada* e *Tapinotaspis* that collect only oil. The correct behavior of the visitors of *Angelonia* and *Basistemon* flowers, imposed by the floral morphology, results the collection of oil with the forelegs and the contact of their fertile organs with their anterior head or dorsal thorax (in flowers with deep corolla). Some species are morphologically adapted to sample in these flowers, for example, the *Centris* bees group *hyptidis*, that have collecting apparatus that diverge from the pattern found in the genera. In respect to the distribution of these plants and their potential pollinators, in some cases, there is a large overlap and the potential pollinators may or may not be specialists in these oil sources. The cases of low geographical congruency show that many of these potential pollinators do not depend only on the oil sources of *Angelonia* and *Basistemon*.

**Keywords:** Angiosperms, Neotropical, *Angelonia*, *Basistemon*, pollination.

## **CAPÍTULO 1**

### **Abelhas coletoras de óleo e as Plantaginaceae produtoras de óleo floral: uma revisão**

## **Abelhas coletoras de óleo e as Plantaginaceae produtoras de óleo floral: uma revisão**

### ***A síndrome do óleo floral***

Há 40 anos foi publicada a descoberta dos óleos florais, recompensa oferecida por algumas plantas aos seus polinizadores especializados (Vogel 1969). Stefan Vogel, em uma viagem a América do Sul entre os anos de 1964 e 1965, notou que plantas do gênero *Angelonia* produziam líquidos florais hidrofóbicos em glândulas da corola. Vogel descobriu que esse líquido era óleo não-volátil e denominou tais glândulas de *elaióforos*. As observações em *Angelonia* e subseqüentemente em *Calceolaria* (tradicionalmente conhecidas como Scrophulariaceae) foram publicadas pela primeira vez no Congresso Internacional de Botânica de 1969 e, posteriormente, em notas científicas (Vogel 1969, 1971, 1973).

Posteriormente Vogel publicou uma extensa monografia sobre diversas famílias produtoras de óleos florais e seus polinizadores (Vogel 1974). Neste trabalho, foi reportada a produção de óleos florais em Scrophulariaceae e também, em outras quatro famílias de angiospermas: Iridaceae, Krameriaceae, Malpighiaceae e Orchidaceae. Vogel (1974) diferenciou as glândulas produtoras de óleo em dois tipos: I. elaióforos tricomáticos: agrupamento de pêlos glandulares (Iridaceae, Orchidaceae e Scrophulariaceae) e II. elaióforos epiteliais: agrupamento de células epidérmicas glandulares, recobertas por uma fina cutícula (Krameriaceae, Malpighiaceae e Orchidaceae).

As diferenças entre a estrutura dos elaióforos, bem como, sua posição, tamanho e outras características da flor estão relacionadas às adaptações morfológicas e comportamentais das abelhas coletoras de óleo (Vogel 1974, Neff e Simpson 1981, Buchmann 1987, Cocucci et al. 2000). As espécies de abelhas especializadas na coleta deste recurso pertencem às tribos Centridini, Tapinotaspidini e Tetrapediini (Região Neotropical), Macropidiini e Ctenoplectrini (Holártica) e Redivivini (Afrotropical) (Buchmann 1987).

A síndrome das flores de óleo está presente em quatro grandes domínios biogeográficos (Holártico, Paleotropical, Capensico e Neotropical), e a produção deste recurso evoluiu independentemente e constituem um exemplo de convergência evolutiva (Vogel 2009). Com o aumento nos estudos desta síndrome floral, foram descobertas ainda que, na Região Neotropical, duas famílias associadas à Tapinotaspidini, Solanaceae (*Nierembergia*) (Cocucci 1991) e Melastomataceae (*Memecylon*, *Mouriri*, *Spathandra*, *Votomita*, *Warneckea*) (Buchmann e Buchmann 1981, Buchmann 1987) também produzem

óleos florais como recompensa as abelhas visitantes. As famílias Primulaceae (Vogel 1986) e Cucurbitaceae (Vogel 1990), na região Holártica, também possuem espécies produtoras de óleo floral associadas às abelhas Melitinae. O gênero *Ctenoplectra* (Melitinae, Ctenoplectrini) possui cerdas especializadas nos esternos, com os quais coleta óleo nas *Thladiantha* e *Momordica* (Cucurbitaceae), que produzem também néctar que alimenta fêmeas e machos (Vogel 1981). *Ctenoplectra* ocorre na região Holártica, Ásia e Austrália (Michener 2007). *Macropis* (Melitinae, Macropidiini) ocorre na Europa e coleta óleo em flores de Primulaceae (*Lysimachia*) que é misturado ao pólen para provisão das larvas (Vogel 1976). Recentemente, foi observado que outras famílias (Convolvulaceae, Commelinaceae, Cyperaceae) também produzem óleo, principalmente em órgãos extraflorais, que são coletados por *Tapinotaspidoides* (Apinae, Tapinotaspidini) (Melo e Gaglianone 2005). A origem da produção de óleo nas angiospermas é polifilética e surgiu ao menos 28 vezes e desapareceu outras 36-38 vezes na história evolutiva destas plantas (S. Renner e H. Schaefer, comunicação pessoal). Assim também, as abelhas coletoras de óleo estão distribuídas em grupos não-relacionados, Melitinae está dentro da linhagem denominada “abelhas de língua curta” e as demais tribos dentro de Apinae, um dos grupos das “abelhas de língua longa” [para filogenias das abelhas de língua curta e língua longa verificar, respectivamente: Alexander e Michener (1995) e Roig-Alsina e Michener (1993)].

A recente reestruturação da classificação das angiospermas, baseada em estudos moleculares do APG II (*Angiosperm Phylogeny Group*), causou modificações na classificação da tradicional família Scrophulariaceae. Esta família abrigava 10 gêneros produtores de óleo floral, distribuídos na África (*Alonsoa*, *Anastrabe*, *Bowkeria*, *Colpias*, *Diascia*, *Hemimeris* e *Ixianthes*) e na Região Neotropical (*Angelonia*, *Basistemon*, *Calceolaria*, *Monopera* e *Monttea*) (Barringer 1983, Buchmann 1987, Steiner 1993). Os gêneros africanos são polinizados por abelhas coletoras de óleo de Melitinae (*Rediviva*) e, os neotropicais, por Centridini e Tapinotaspidini.

Segundo a nova classificação, os gêneros africanos foram reagrupados em Stilbaceae (*Anastrabe*, *Bowkeria* e *Ixianthes*) ou mantidos em Schophulariaceae (*Alonsoa*, *Colpias*, *Diascia* e *Hemimeris*) (Oxelman 2005). Os gêneros neotropicais foram separados em dois grupos: *Calceolaria*, com cerca de 200 espécies em sua maioria andinas (Molau 1988), foi reclassificado em uma nova família, Calceolariaceae (Olmstead et al 2001). O outro grupo, composto por *Angelonia*, *Basistemon*, *Melosperma*, *Monopera* e *Monttea* foram reclassificados em Plantaginaceae (Fig. 1) (Albach et al 2005).

### *Abelhas coletoras de óleo na região Neotropical*

Três tribos neotropicais da subfamília Apinae (*sensu* Melo e Gonçalves 2005) apresentam estruturas especializadas para coleta de óleos florais e extra-florais: Centridini, Tapinotasipidini e Tetrapediini. As estruturas morfológicas adaptadas à coleta de óleo compreendem pêlos e cerdas plumosas e/ou foliáceas, presentes nas pernas anteriores e/ou médias ou externos das fêmeas (Neff e Simpson 1981, Cocucci et al. 2000). A tribo Centridini é composta por dois gêneros: *Epicharis* e *Centris*, que apresentam o padrão *four-legged* de pentes basitarsais, isto é, o aparato coletor de óleo (elaióspato) está presente nas pernas anteriores e médias, uma adaptação relacionada primariamente à exploração de elaióforos epiteliais de Malpighiaceae (Neff e Simpson 1981). *Epicharis* está exclusivamente associado à Malpighiaceae, cujas flores são exploradas por ambos os pares de pernas, anteriores e médios. As fêmeas friccionam os basitarsos sobre os elaióforos epiteliais enquanto se fixam com as mandíbulas na base da pétala estandarte (Gaglianone 2001). *Centris* é composto atualmente por 265 espécies, destas, 228 ocorrem na região Neotropical (Moure et al. 2007). Embora grande parte das espécies de *Centris* colete óleos florais, o subgênero *Xerocentris* aparentemente não apresenta este comportamento e "perdeu" as estruturas coletoras (Michener 2007). *Centris* está associado a diversas espécies de plantas de óleo das famílias Calceolariaceae, Iridaceae, Krameriaceae, Malpighiaceae, Orchidaceae, Plantaginaceae e Solanaceae (Vogel 1974, Simpson et al. 1977, Cocucci 1991, Simpson et al. 1990, Vogel e Machado 1991, Rasmussen 1999). Algumas espécies como *Centris* (*Heterocentris*)  *analis* explora óleo em flores de Malpighiaceae (Oliveira e Schlindwein 2009) e também em flores de *Angelonia* (Plantaginaceae) (vide o ítem *Resultados*).

O padrão *four-legged* característico de Centridini varia em *Centris*, principalmente nos subgêneros *Paracentris* e *Wagenknechtia*. A origem dessas modificações é polifilética, já que em ambos estes subgêneros existem espécies que apresentam o padrão tradicional ou “*four-legged*” (Neff e Simpson 1981). *Centris* (*Wagenknechtia*) *vardyorum*, por exemplo, apresenta pentes basitarsais modificados em cerdas grossas e almofadas (*pads*) de pêlos plumosos e finos nas superfícies anterior e ventral, que agem como um absorvente do óleo produzido em elaióforos tricomáticos de *Monttea* (Plantaginaceae) (Simpson et al. 1990). Outro exemplo é *Centris* grupo *hyptidis*, linhagem composta por três espécies (*C. hyptidis*, *C. hyptidoides* e *C. thelyopsis*), que apresenta modificações especializadas no elaióspato anterior, como a perda do pente secundário (Vivallo e Melo 2009). *Centris hyptidis* possui pernas anteriores desproporcionalmente longas, característica associada à exploração das bolsas de óleo de *Angelonia pubescens* (Vogel e Machado 1991) e *Angelonia cornigera* (Machado et al.

2002). *Centris hyptidoides* e *Centris thelyopsis*, embora não possuam pernas tão longas, estão também associadas exclusivamente a *Angelonia* (cf. “resultados” e Vivallo e Melo 2009).

A grande diversidade morfológica de estruturas coletoras de óleo está presente na tribo Tapinotaspidini (Roig-Alsina 1997, Cocucci et al 2000). Esta tribo é composta por 94 espécies distribuídas em 12 gêneros exclusivamente neotropicais (Aguiar 2007). Nos gêneros *Arhysoceble*, *Chalepogenus*, *Paratetrapedia* e *Trigonopedia* o elaióspato é formado por pentes coletores na margem externa do basitarso anterior e cerdas plumosas na superfície côncava; *Lanthanomelissa* apresenta cerdas foliáceas na superfície e na margem do basitarso anterior; *Monoeca* possui o aparato coletor semelhante à *Centris*, com pentes de cerdas nas margens internas dos basitarsos anterior e médio; *Tapinotaspis* apresenta cerdas plumosas longas e especializadas na superfície dos tarsômeros da perna média e *Tapinotaspoides* possui franjas de cerdas longas e especializadas nas margens dos esternos (Vogel 1974, Neff e Simpson 1981, Roig-Alsina 1997, Cocucci et al. 2000, Melo e Gaglianone 2005). Em *Caenonmada* os tarsômeros das pernas anteriores e médias apresentam também um conjunto de cerdas foliáceas (Cocucci et al 2000). As abelhas da tribo Tapinotaspidini coletam óleo em flores de Malpighiaceae (Teixeira e Machado 2000), Orchidaceae (Mickeliunas et al 2006), Iridaceae (Cocucci e Vogel 2001), Solanaceae (Cocucci 1991), Melastomataceae (Buchmann e Buchmann 1981), Krameriaceae (Simpson 1989), Calceolariaceae (Rasmussen 1999) e Plantaginaceae (Vogel e Machado 1991, Aguiar e Melo 2009).

Em Tetrapediini, a coleta de óleo é feita apenas por *Tetrapedia*, que é generalista e visitante ilegítimo explorando óleo de várias fontes como Plantaginaceae (*Angelonia*) (Vogel e Machado 1991), Iridaceae (*Sysirinchium*) (Alves-dos-Santos 1999), Orchidaceae (*Oncidium*) (Singer e Cocucci 1999) e Malpighiaceae (Buchmann 1987). Em *Tetrapedia*, o aparato se apresenta como um pente na margem externa do basitarso da perna anterior (Neff e Simpson 1981, Alves-dos-Santos et al. 2002).

Todas as abelhas coletoras de óleos florais são solitárias. As fêmeas de Centridini, em geral, constroem seus ninhos no solo plano ou em barrancos, podendo formar grandes agregações (Michener 2007). Algumas espécies fazem ninhos em cavidades pré-existentes (Aguiar e Garófalo 2004). Assim também ocorre em *Tetrapedia*, onde os ninhos são construídos em cavidades (Michener 2007). Muitas espécies de Tapinospidini nidificam no solo com exceção dos gêneros *Paratetrapedia*, *Tropidopedia* e *Lophopedia* que nidificam em madeira podre (Aguiar et al. 2004). A tribo Osirini é conhecida como cleptoparasita dos ninhos de Tapinotaspidini (Rozen et al. 2006). O papel do óleo coletado

por estas abelhas, embora ainda não totalmente conhecido, é associado ao processo de nidificação, como agente impermeabilizante da parede do ninho ou como fonte de energia, mais nutritiva que o néctar (Vogel 1974, Neff e Simpson 1981, Buchmann 1987, Frankie et al 1993, Vinson et al. 1997, Pereira et al. 1999).

### ***A produção de óleo em Plantaginaceae***

Os gêneros neotropicais produtores de óleo floral de Plantaginaceae, formam um grupo monofilético denominado clado *Angelonia* (Fig. 1) (Albach et al. 2005). A proximidade morfológica entre os gêneros *Angelonia* e *Monopera* sugere a inclusão do segundo no clado. Com exceção de algumas espécies de *Basistemon* e de *Melosperma*, todas as espécies do clado *Angelonia* produzem óleos florais como recompensa aos seus visitantes. *Monttea* oferece também néctar, enquanto *Melosperma* oferece apenas néctar (Sérsic e Cocucci 1999). As espécies de *Basistemon* que não produzem óleo, pela ausência de elaióforos (Barringer 1985), são ainda desconhecidas quanto ao seu mecanismo de recompensa aos seus polinizadores (Tabela 1).

As Plantaginaceae produtoras de óleo floral variam em hábito e morfologia, embora algumas características, como corola tubular, de cor roxa ou branca, estames pares e elaióforos localizados em bolsas, sejam consistentes entre as espécies (Fig. 2). Os elaióforos tricomáticos estão localizados em bolsas que podem ser únicas (*Monopera*) ou pares. As flores tubulares exigem dos polinizadores o uso apenas das pernas anteriores para coleta de óleo. A transferência do pólen em *Angelonia*, *Monttea* e em *Basistemon spinosus* ocorre através da frente das abelhas visitantes (Simpson et al. 1990, Vogel e Machado 1991, Vogel e Cocucci 1995). O desenvolvimento das bolsas de óleo difere dentre estes gêneros. Em *Basistemon*, o acesso aos elaióforos é próximo a abertura da corola e não há a formação de uma bolsa bem delimitada. *Monopera* é relacionado à *Angelonia*, porém difere desta pela presença de apenas uma bolsa na corola e ausência de calos no lobo médio (Barringer 1983). Em *Angelonia* encontraremos as flores mais especializadas, onde duas bolsas de óleo estão presentes e bem delimitadas e a corola possui estruturas diversas, como os calos (Vogel 1974, Vogel e Machado 1991).

O clado *Angelonia* ocorre principalmente na América do Sul sendo que, *Angelonia* estende sua distribuição a toda região Neotropical. *Angelonia* apresenta espécies com hábitos diversos, podendo ser herbáceas ou arbustivas e que vivem, em geral, em solo úmido junto a rios e áreas alagadas (Fig. 3A). Suas flores são gamopétalas, formando um tubo

mal-definido que se abre em cinco lobos e cujo aspecto lembra o de uma “boca aberta”, na maioria das espécies (Fig. 3B). No fundo da corola encontram-se duas bolsas que variam entre as espécies em tamanho e forma e abrigam em seu interior os elaióforos tricômicos (Fig. 4A-B). Atualmente existem 26 espécies de *Angelonia* descritas (Barringer 1981), destas 17 ocorrem no Brasil (Souza 1996). Mas estes números podem se alterar já que o gênero necessita de uma revisão e o *status* de algumas destas espécies pode mudar (VC Souza, comunicação pessoal). *Angelonia* foi o estímulo a descoberta das plantas produtoras de óleo por Stefan Vogel na década de 1960 que, em sua primeira monografia sobre as plantas produtoras de óleo (Vogel 1974), descreveu em detalhes as flores de *Angelonia angustifolia*, *A. integerrima* e *A. pubescens*.

Aspectos da polinização e interação com abelhas coletoras de óleo são conhecidos para quatro espécies de *Angelonia*: *A. salicariifolia* (citada como *A. hirta*), *A. campestris* (citada como duas espécies, *A. bisaccata* e *A. hookeriana*), *A. pubescens* e *A. cornigera* (Vogel e Machado 1991, Machado et al. 2002, Aguiar e Melo 2009, Vivallo e Melo 2009). Suas flores são visitadas por *Centris*, principalmente, que parece ser o único polinizador efetivo para a maioria delas, exceto *A. cornigera* que é polinizada também por *Tapinotaspidis nordestina* (Tapinotaspidini) (Machado et al. 2002). As fêmeas de *Centris hyptidis* possuem pernas anormalmente alongadas, porém ao contrário da primeira, *T. nordestina* apresenta esta modificação no par médio. *Caenonomada* é outro gênero da tribo capaz de polinizar as flores de *A. cornigera*, tocando os órgãos férteis com a fronte durante a coleta de óleo (Aguiar e Melo 2009).

Espécies que exploram óleos florais em outras fontes, como Malpighiaceae, também visitam as flores de *Angelonia* em busca deste recurso. Em *Angelonia salicariifolia* três espécies visitantes, *Centris (Hemisiella) trigonoides*, *C. (Trachina) fuscata* e *C. (Paracentris) xanthomelaena* (Vogel e Machado 1991), visitam outras fontes de óleo, como Malpighiaceae e Krameriaceae (Aguiar et al. 2003, Gimenes e Lobão 2006). Indivíduos de *C. (H.) trigonoides* e *C. (T.) fuscata* atuam eficientemente na polinização de *A. salicariifolia* (Vogel e Machado 1991).

O gênero *Basistemon* é composto por oito espécies de arbustos que se distribuem na Argentina, Bolívia, Brasil, Paraguai e Peru, sendo que destas, quatro apresentam glândulas de óleo na corola (Barringer 1985). Apenas um visitante foi reportado para *Basistemon*, no norte da Argentina: *Arhysoceble aff. huberi* (Ducke, 1908) (Vogel e Cocucci 1995), considerado como efetivo polinizador de *Basistemon spinosus*. Embora quatro espécies sejam

provavelmente produtores de óleo, até o momento apenas em *B. spinosus* foi corroborada a produção deste recurso. A extensão e a densidade dos tricomas glândulares é diferente entre as espécies de *Basistemon*. *Basistemon spinosus* apresenta um tapete contínuo de tricomas que ocupa uma área de 6 mm<sup>2</sup> densamente agrupados (cerca de 210 tricomas/mm<sup>2</sup>) (Vogel e Cocucci 1995). Outras espécies do gênero podem não apresentar tricomas glandulares na corola (*Basistemon bogotensis*, *B. intermedius*, *B. klugii* e *B. peruvianus*), apresentar apenas na base da corola (*Basistemon argutus*), apresentar baixa (*Basistemon pulchellus*), intermediária (*Basistemon silvaticus*) ou alta (*B. spinosus*) densidade de tricomas (Barringer 1985). Como apenas o sistema de polinização de *B. spinosus* (Vogel e Cocucci 1995), ainda não são conhecidos os visitantes das espécies de *Basistemon* com ausência total de tricomas. Presume-se que estas espécies possam ser visitadas por abelhas Halictini ou Meliponini para coleta de pólen, já que este é o único recurso que essas flores ofereceriam. Em *Monttea* (Simpson et al. 1990) e *Angelonia* (Vogel e Machado 1991, Machado et al. 2002) esses coletores de pólen são caracterizados pela visita ilegítima, raramente ou nunca atuando como polinizadores.

A posição de *Monopera* como pertencente ao clado *Angelonia* é inferida aqui através da proximidade morfológica entre os gêneros, que já foram considerados como um único grupo (Fig. 5). Existem apenas duas espécies descritas de *Monopera*: *M. perennis*, que ocorre na região centro-oeste do Brasil e Paraguai e *M. micrantha*, que ocorre no nordeste do Brasil. São raros os registros destas espécies nos herbários brasileiros e na literatura. O primeiro registro de interação com abelhas coletoras de óleo *Monopera perennis* foi realizado, em Porto Murtinho, Mato Grosso do Sul, visitada por *Caenonomada bruneri* (Tapinotaspidini), que também coleta óleo em *Angelonia* (Aguiar e Melo 2009).

As flores de *Monttea* produzem óleos florais coletados por abelhas *Centris* dos subgêneros *Wagenknechtia*, *Paracentris* e *Penthemisia* (Simpson et al. 1990, Sérsic e Cocucci 1999). *Monttea aphylla* é visitada por *Centris* (*Paracentris*) *brethesi* e *Centris* (*Wagenknechtia*) *vardyorum*, que usam as pernas anteriores, equipadas com almofadas de cerdas especializadas com alta capacidade de absorção dos óleos produzidos pelos tricomas (Simpson et al. 1990). De maneira pouco usual, estas flores oferecem também o néctar, em pequenas quantidades, aos seus visitantes (Sérsic e Cocucci 1999).

Alguns aspectos dentro das Plantaginaceae produtoras de óleo permanecem incertos, como a evolução da morfologia das bolsas de óleo, a presença de calos e a polinização das espécies que não produzem óleo em *Basistemon*.

**TABELA 1.** Distribuição geográfica, recursos ofertados e visitantes florais conhecidos das espécies de Plantaginaceae do clado *Angelonia*: *Angelonia*, *Basistemon*, *Melosperma*, *Monopera* e *Monttea* (baseado em Albach et al. 2005, com inclusão de *Monopera*).

Espécie <sup>1</sup>	Sinônimos ou nova combinação	Distribuição geográfica <sup>3</sup>	Recurso ofertado <sup>4</sup>	Recurso coletado e visitantes	Tipo de vegetação da área de estudo <sup>2</sup>
<i>Angelonia acuminatissima</i>		<i>Bolívia</i> (Santa Cruz); <i>Paraguai</i> (Concepción)	O, P		
<i>A. alternifolia</i>		<i>Brasil</i> (Goiás, Mato Grosso do Sul)	O, P		
<i>A. angustifolia</i>	<i>A. minor</i>	<i>Brasil</i> (Acre, Alagoas, Amapá, Amazonas, Bahia, Mato Grosso, Pará); <i>Costa Rica</i> ; <i>Cuba</i> ; <i>Jamaica</i> ; <i>México</i> .	O, P	- Óleo: <i>Centris</i> ( <i>Hemisiella</i> ) <i>trigonoides</i> , <i>Centris</i> ( <i>Trachina</i> ) <i>fuscata</i> (Vogel 1974)	Floresta Amazônica (?)
<i>A. arguta</i>	<i>A. serrata</i>	<i>Brasil</i> (Bahia, Ceará, Espírito Santo, Minas Gerais, Pernambuco, Piauí)	O, P		
<i>A. biflora</i>	<i>A. grandiflora</i>	<i>Brasil</i> (Ceará, Pernambuco, Paraíba, Piauí, Rio Grande do Norte)	O, P		
<i>A. bisaccata</i>	<i>A. campestris</i>	<i>Brasil</i> (Bahia, Ceará, Minas Gerais, Paraíba, Pernambuco, Piauí)	O, P	- Óleo: <i>Centris</i> ( <i>Paracentris</i> ) <i>xanthomelaena</i> , <i>Tetrapedia</i> cf <i>rugulosa</i> - Pólen: <i>Plebeia</i> <i>mosquito</i> , <i>Trigona</i> <i>spinipes</i> (Vogel e Machado 1991)	Caatinga/Alagoinhas (PE)
<i>A. blanchetii</i>		<i>Brasil</i> (Bahia, Minas Gerais)	O, P		
<i>A. ciliaris</i>		<i>Belize</i> (Belize, El Cayo, Orange Walk); <i>Guatemala</i> (Petén); <i>México</i> (Tabasco)	O, P		
<i>A. chiquitensis</i>		<i>Bolívia</i> (somente conhecido do tipo de Santa Ana de Chiquitos, Santa Cruz)	O, P		

<i>A. cornigera</i>	<i>Psidium cornigerum</i>	Brasil (Bahia, Espírito Santo, Maranhão, Pernambuco, Paraíba, Piauí, Sergipe)	O, P	- Óleo: <i>Caenonomada unicalcarata</i> , <i>Centris hyptidis</i> , <i>Tapinotaspis nordestina</i> (Aguiar e Melo 2009, Machado et al. 2002)	Caatinga/Buíque (PE) e São Miguel do Tapuio (PI)
<i>A. crassifolia</i>		Brasil (Distrito Federal, Goiás, Minas Gerais)	O, P		
<i>A. eriostachys</i>	<i>A. spectabilis</i>	Brasil (Minas Gerais)	O, P		
<i>A. goyazensis</i>		Brasil (Bahia, Distrito Federal, Minas Gerais)	O, P		
<i>A. haslerana</i>		Paraguai (Caaguazu, Central, La Cordillera, Paraguari, San Pedro)	O, P		
<i>A. hirta</i>	<i>A. evitae</i> , <i>A. leandrii</i> , <i>A. salicariifolia</i> , <i>A. gardneri</i> , <i>Physidium gardneri</i>	Brasil (Alagoas, Bahia, Espírito Santo, Mato Grosso do Sul, Paraíba, Pernambuco, Rio de Janeiro, Sergipe); Argentina (Corrientes, Formosa, Misiones); Colômbia; Cuba; Guiana; Paraguai; Porto Rico; Trinidad e Tobago; Venezuela.	O, P	- Óleo: <i>Centris (T.) fuscata</i> , <i>C. (Centris) aenea</i> , <i>C. (H.) trigonoides</i> , <i>C. (Hemisiella) tarsata</i> , <i>C. (P.) xanthomelaena</i> , <i>T. cf. rugulosa</i> , <i>Centris (Melacentris) obsoleta</i> (Machado et al. 2002; Vogel e Machado 1991)	Caatinga/Alagoinhas (PE)
<i>A. hookeriana</i>	<i>A. campestris</i>	Brasil (Bahia, Ceará, Minas Gerais, Paraíba, Pernambuco, Piauí)	O, P	- Óleo: <i>C. (P.) xanthomelaena</i> , <i>T. cf. rugulosa</i> - Pólen: <i>P. mosquito</i> , <i>T. spinipes</i> (Vogel e Machado 1991)	Caatinga/Alagoinhas (PE)
<i>A. incurata</i>		Argentina (Chaco, Corrientes, Formosa, Misiones), Paraguai (Boquerón, Central, Concepción, Itapua, La Cordillera, Olimpo, Paraguari, Presidente Hayes)	O, P		

<i>A. integerrima</i>		<i>Argentina</i> (Chaco, Corrientes, Entre Rios, Formosa, Misiones, Santa Fé); <i>Brasil</i> (Mato Grosso do Sul, Paraná, Rio Grande do Sul, Santa Catarina, São Paulo); <i>Paraguai</i> (Misiones, Paraguari, San Pedro), <i>Uruguai</i> (Rio Negro, Rivera).	O, P	- Óleo: <i>Arhysoceble xanthopoda</i> , <i>Centris</i> ( <i>H.</i> ) <i>trigonoides</i> , <i>Centris</i> ( <i>Hemisiella</i> ) <i>vulpecula</i> (citada como <i>Centris lanipes</i> ), <i>Centris</i> ( <i>T.</i> ) <i>fuscata</i> - Pólen: <i>Dialictus</i> sp (Gonçalves e Melo 2005, Pinheiro et al. 2008, Vogel 1974)	Cerrado/ Pirassununga (SP) Campos sulinos/ Ponta Grossa (PR) e Viamão (RS)
<i>A. jamaicensis</i>		<i>Jamaica</i>	O, P		
<i>A. linarioides</i>		<i>Brasil</i> (Bahia, Goiás, Minas Gerais)	O, P		
<i>A. parviflora</i>		<i>México</i> (Yucatán)	O, P		
<i>A. pilosella</i>		<i>Cuba</i> (Camaguay, Isla de Pinos, Las Villas, Oriente, Pinar del Rio)	O, P		
<i>A. pratensis</i>		<i>Brasil</i> (Bahia, Ceará, Goiás, Minas Gerais, Piauí)	O, P		
<i>A. procumbens</i>	<i>A. cofreana</i> , <i>A. veronicoides</i> <i>Physidium</i> <i>prucumbens</i> , <i>Schelveria arguta</i> ,	<i>Brasil</i> (Bahia, Minas Gerais)	O, P		
<i>A. pubescens</i>		<i>Brasil</i> (Alagoas, Bahia, Ceará, Goiás, Maranhão, Pará, Paraíba, Pernambuco, Piauí, Rio Grande do Norte)	O, P	- Óleo: <i>Centris thelyopsis</i> , <i>Tetrapedia</i> cf <i>rugulosa</i> - Óleo e Pólen: <i>Centris hyptidis</i> , <i>Arhysoceble huberi</i> (Vivallo e Melo 2009, Vogel e Machado 1991)	Caatinga/Alagoinhas (PE)

<i>A. salicariifolia</i>	<i>A. evitae</i> <i>A. hirta</i> , <i>A. gardneri</i> , <i>A.</i> <i>leandrii</i> , <i>Physidium</i> <i>gardneri</i>	<i>Brasil</i> (Alagoas, Bahia, Espírito Santo, Mato Grosso do Sul, Paraíba, Pernambuco, Rio de Janeiro, Sergipe); <i>Argentina</i> (Corrientes, Formosa, Misiones); <i>Colômbia</i> ; <i>Cuba</i> ; <i>Guiana</i> ; <i>Paraguai</i> ; <i>Porto Rico</i> ; <i>Trinidad e Tobago</i> ; <i>Venezuela</i> .	O, P	- Óleo: <i>Centris (H.) tarsata</i> , <i>Caenomada bruneri</i> (Aguiar e Melo 2009)	Chaco/Porto Murtinho (MS)
<i>A. tomentosa</i>		<i>Brasil</i> (Bahia, Goiás, Minas Gerais)	O, P		
<i>A. verticillata</i>		<i>Brasil</i> (Bahia)	O, P		
<i>B. argutus</i>		<i>Brasil</i> (Rio de Janeiro)	O, P		
<i>B. bogotensis</i>		<i>Colômbia</i> (Cundinamarca); <i>Venezuela</i> (Falcon)	P (?)		
<i>B. intermedius</i>		<i>Peru</i> (Huanuco)	P (?)		
<i>B. klugii</i>		<i>Peru</i> (San Martin)	P (?)		
<i>B. peruvianus</i>	<i>Russelia peruviana</i>	<i>Peru</i> (San Martin)	P (?)		
<i>B. pulchellus</i>	<i>Basistemon rusbyi</i> , <i>Desdemona</i> <i>pulchella</i>	<i>Bolívia</i> (El Beni); <i>Brasil</i> (Mato Grosso)	O, P		
<i>B. silvaticus</i>	<i>Saccanthus</i> <i>silvaticus</i>	<i>Bolívia</i> (Chuquisaca); <i>Brasil</i> (Mato Grosso do Sul)	O, P		
<i>B. spinosus</i>	<i>Saccanthus</i> <i>violaceus</i>	<i>Argentina</i> (Salta, Jujuy, Formosa, Tucuman); <i>Bolívia</i> (Chuquizaca, Santa Cruz); <i>Paraguai</i> (Chaco, Concepción)	O, P	- Óleo: <i>Arhysoclebe aff. huberi</i> (citada como <i>Paratetrapedia</i> sp.) (Vogel e Cocucci 1995)	Chaco/ Yaquiásmé (Salta)
<i>Melosperma andicola</i>		<i>Argentina</i> , <i>Chile</i>	N, P		Andina/Parque Nacional Aconcagua (Mendoza)

<i>Monopera micrantha</i>	<i>A. micrantha</i>	Brasil (Bahia, Pernambuco, Piauí)	O (?), P (?)		
<i>M. perennis</i>	<i>A. micrantha</i> var. <i>perennis</i>	Brasil (Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Cuiabá, Goiás) Paraguai (Central, Concepción)	O, P (?)	- Óleo: <i>Caenonomada bruneri</i> (Aguiar e Melo 2009)	Chaco/Porto Murtinho (MS)
<i>Monttea aphylla</i>		Argentina (Mendoza, San Luís, La Rioja) Chile	O, P e N	- Óleo: <i>Centris (Paracentris) brethesi</i> , <i>Centris (Wagenknechtia) vardyorun</i> (citada como <i>Centris (W.)</i> sp nov.), <i>Centris (Paracentris) tricolor</i> , - Néctar: <i>Centris (Wagenknechtia) rhodophthalma</i> (machos), <i>Bombus opifex</i> , <i>Xylocopa</i> sp (Sérsic e Cocucci 1999, Simpson et al 1990)	Andina – Monte/Potreros (Mendoza); Las Quijadas (San Luis); Piedra Pintada (La Rioja)
<i>M. chilensis</i>		Chile (IV Región)	O, P e N	- Óleo: <i>C. (Paracentris) nigerrima</i> , <i>Centris (Penthemisia) chilensis</i> (fêmeas) - Néctar: machos (Sérsic e Cocucci 1999)	Chilean Matorral/Coquimbo (IV Región)
<i>M. schickendantzii</i>		Argentina (Córdoba), Chile	O, P e N	- Óleo: <i>Centris (P.) tricolor</i> - Néctar: <i>Bombus opifex</i> (Sérsic e Cocucci 1999)	Chaco Árido/ Depto. Pocho (Córdoba)

- Os nomes das espécies estão descritos como citados nas referências e os sinônimos ou novas combinações correspondentes seguem a proposta de Souza (1996) para as espécies brasileiras.
- Foi utilizada a nomenclatura para a vegetação da área de estudo mencionada no trabalho original, exceto quando os autores não descreveram a vegetação local e, neste caso, foi utilizado o sistema de classificação das ecoregiões do mundo, corresponde ao local do estudo (Olson e Dinnerstein 2002).
- Segundo Barringer 1981, 1983 e 1985, com adição dos dados de Souza (1996) para *Angelonia*, *Monopera* e *Basistemon* e de Simpson et al. (1990) e Sérsic e Cocucci (1999) para *Monttea* e *Melosperma*.
- Recurso ofertado aos visitantes: (O) óleo (P) pólen (N) néctar.

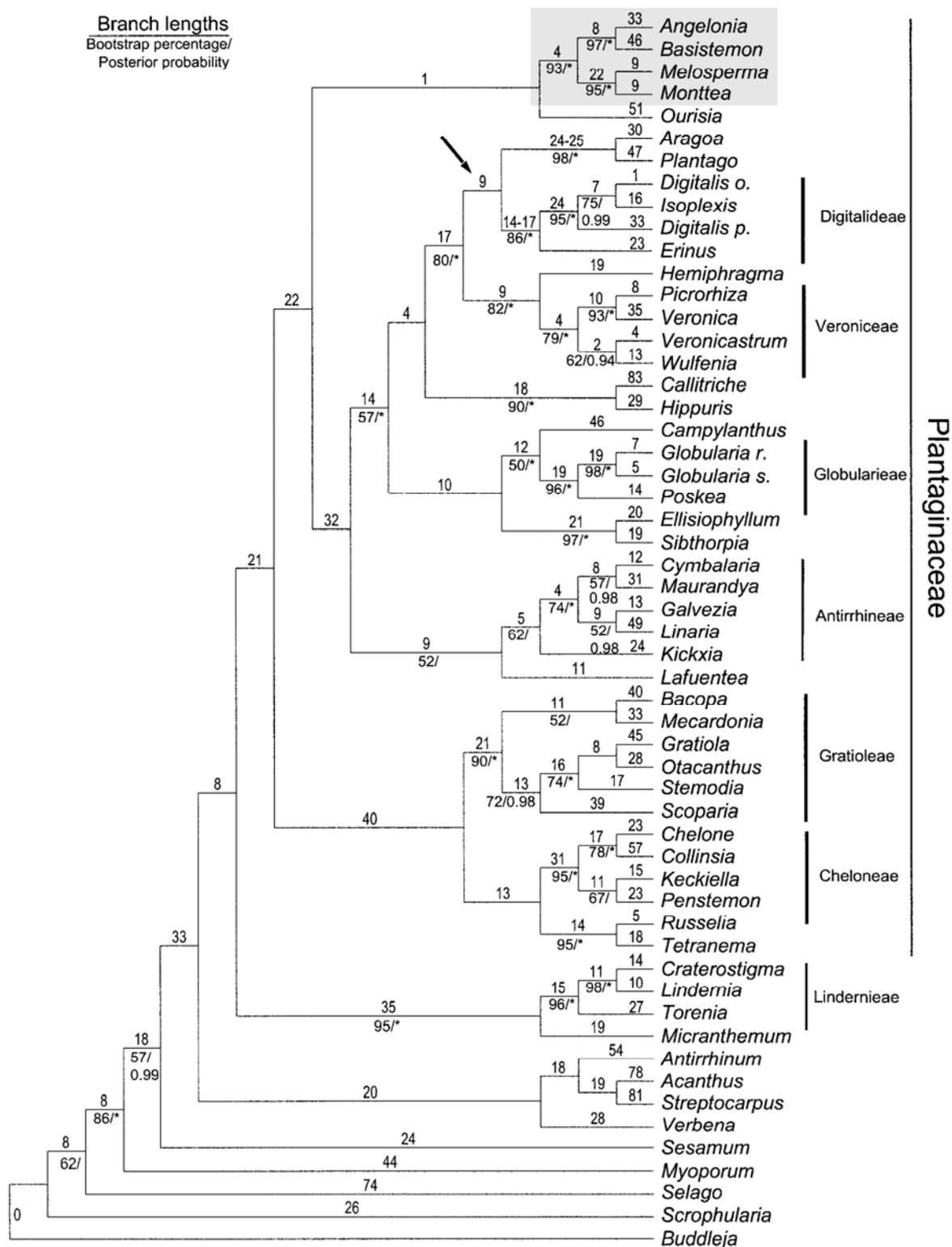


FIGURA 1. Filogenia de Plantaginaceae, com destaque para o clado *Angelonia* (em cinza) (Modificado de Albach et al. 2005, fig. 2)



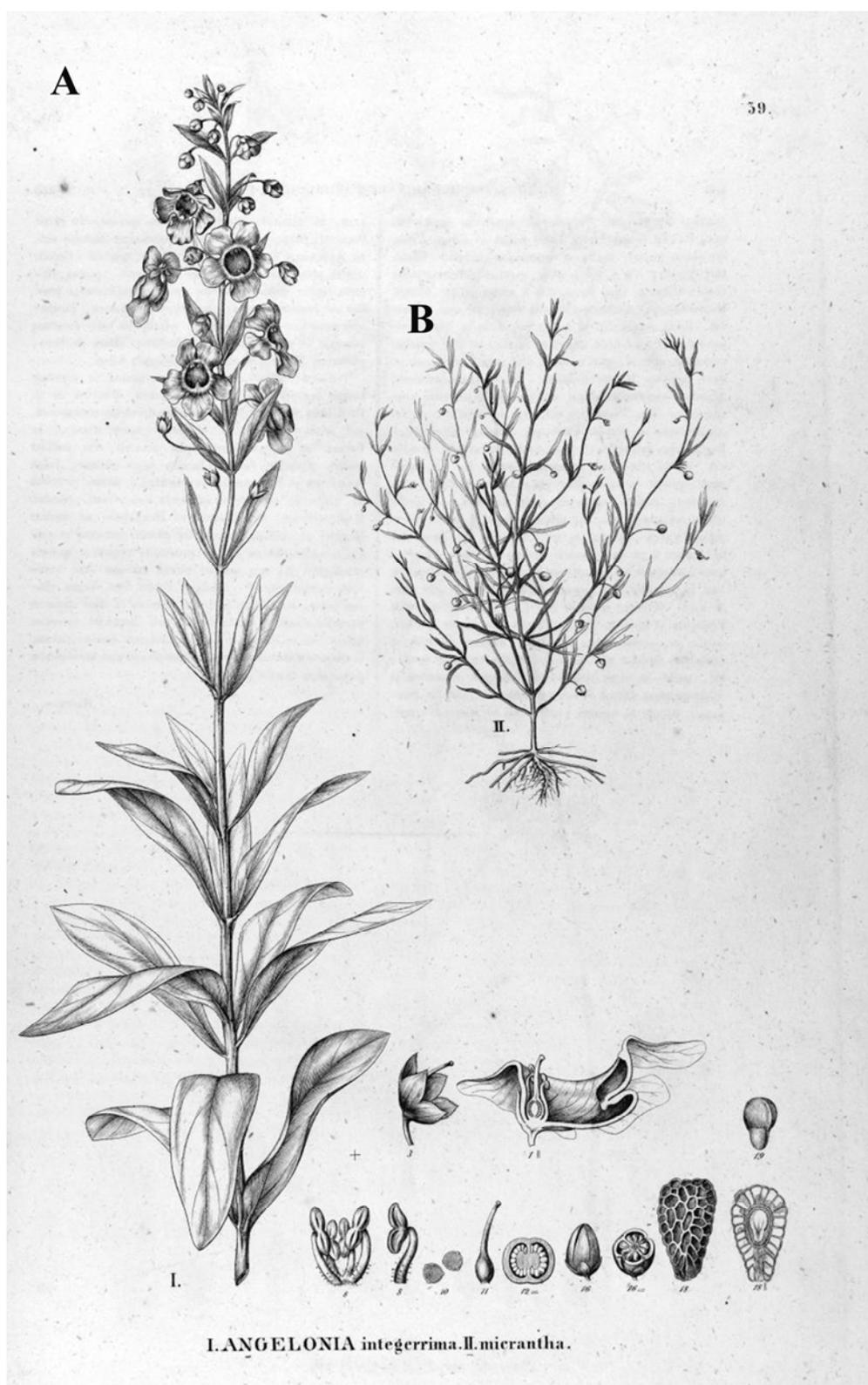
**FIGURA 2.** Plantaginaceae produtoras de óleo: **A.** *Monopera perennis* em Porto Murtinho (MS), Brasil (Foto: Gabriel A. R. Melo); **B.** *Monttea aphylla* em Chubut, Rio Negro, Argentina (Foto: Station Alpine Joseph Fourier, França); **C.** *Angelonia pubescens* em Teresina de Goiás (GO), Brasil (Foto: Gabriel A. R. Melo); **D.** *Basistemon silvaticus* em Porto Murtinho (MS), Brasil.



**FIGURA 3.** *Angelonia salicariifolia* em Porto Murtinho (MS), Brasil: **A.** Hábito: planta herbácea crescendo em pequenas ilhas de terra úmida em meio a áreas alagadas; **B.** Flor aberta mostrando o aspecto de “boca aberta” característico de diversas espécies do gênero.



**FIGURA 4.** Bolsas de óleo em *Angelonia integerrima*: **A.** Botão floral em vista frontal mostrando o par de bolsas; **B.** Flor em corte lateral mostrando a concentração de tricomas glandulares na parede anterior da flor (em verde) (imagem produzida em Lupa Leica e montada no *software* Automontage Pro) (escala = 1 mm).



**FIGURA 5.** Ilustração da Flora Brasiliensis, de Carl Friedrich Philipp von Martius, de duas espécies do gênero *Angelonia*, uma delas atualmente classificada em *Monopera* (Barringer 1983): **A.** *Angelonia integerrima*; **B.** *Monopera perennis* (citada como *Angelonia micrantha*). (Fonte: <http://florabrasiliensis.cria.org.br>).

## CAPÍTULO 2

Abelhas coletoras de óleo e interações com flores de *Angelonia* e *Basistemom*  
(Plantaginaceae)

## INTRODUÇÃO

O mutualismo entre abelhas coletoras de óleo e plantas que produzem este recurso em flores forma uma grande variedade de interações morfológicas, comportamentais e químicas, que se reflete em adaptações únicas. Enquanto as plantas atraem seus polinizadores através deste recurso, abelhas especializadas coletam o óleo produzido nas flores e o utiliza no revestimento do ninho e alimentação das larvas. Ambas as partes beneficiam-se deste mutualismo, descoberto há quarenta anos (Vogel 1969, 1974, 1981, 1984, 1986, 1990). O óleo oferecido às abelhas especializadas é considerado o mais comum recurso alternativo ao pólen e néctar produzido pelas angiospermas na Região Neotropical e uma das mais bem estudadas síndromes florais (Vogel 1974, Simpson et al. 1977, Neff e Simpson 1981, Simpson e Neff 1981, Buchmann 1987, Cocucci et al. 2000, Rasmussen e Olesen 2000, Machado 2004, Alves-dos-Santos et al 2007). Onze famílias de angiospermas produzem óleo em glândulas da corola ou extraflorais (Machado 2004, Melo e Gaglianone 2005). A produção de óleo floral surgiu, independentemente, em diversas linhagens de angiospermas, o que explica, ao menos em parte, a grande diversidade morfológica das flores que oferecem este recurso. Os óleos florais podem ser produzidos em glândulas epitaliais ou tricômicas, denominadas elaióforos (Vogel 1974). As abelhas das tribos Centridini, Tapinotaspidini e Tetrapediini são os coletores de óleo na Região Neotropical e somam uma riqueza de cerca de 400 espécies (Moure et al 2007). Estas abelhas ocupam diversos ambientes, são solitárias e polinizam diversas espécies produtoras de outros recursos (Roubik 1989). Em Centridini, somente os machos coletam óleo, mas em Tetrapediini e Tapinotaspidini, os machos de algumas espécies também coletam óleos florais (Vogel e Machado 1991, Aguiar e Melo 2009), porém o uso que fazem deste recurso ainda é desconhecido. Entretanto, na grande maioria dos casos, é nas fêmeas que se encontram a grande diversidade de pêlos, pentes e cerdas adaptadas a coleta, manejo e transporte dos óleos florais (Neff e Simpson 1981, Cocucci et al 2000, Vivalo e Melo 2009).

O presente estudo foi focado em dois gêneros neotropicais da família Plantaginaceae, produtores de óleo floral: *Angelonia* e *Basistemon*. O primeiro possui uma grande diversidade de espécies que ocorrem desde o México até o sul do Brasil, cujas flores são altamente especializadas e polinizadas principalmente por Centridini. O segundo, composto por apenas sete espécies, morfológicamente muito semelhantes, ocorre em áreas de chaco da Argentina, Bolívia, Brasil e Paraguai, além de Peru, Colômbia e Venezuela. Existe apenas um estudo sobre a polinização de *Basistemon* (Vogel e Cocucci 1995), enquanto *Angelonia* possui até o momento

dois estudos amplos, envolvendo quatro espécies, sobre seu sistema de polinização (Vogel e Machado 1991, Machado et al 2002).

As flores de *Angelonia* são gamopétalas, abrem-se em cinco lobos frontais e possuem um par de bolsas no fundo da corola, onde os elaióforos tricomáticos estão abrigados (Vogel 1974). Dois pares de estames e estilete localizam-se na parte superior interna da corola, em posição nototribica, e o amadurecimento de cada uma das partes ocorre em tempos diferentes (protandria), como uma alternativa para evitar a autopolinização (Vogel e Machado 1991). O comportamento dos polinizadores coletores de óleo é de uma forma geral semelhante: com as pernas anteriores estendidas em direção às bolsas, eles pousam sobre o labelo segurando-se com as pernas médias nos lobos laterais enquanto, se o seu tamanho permitir, tocam os órgãos férteis com a frente promovendo assim a polinização (Vogel e Machado 1991, Machado et al. 2002, Aguiar e Melo 2009). Os polinizadores efetivos das flores de *Angelonia* são abelhas dos gêneros *Centris*, *Caenonomada* e *Tapinotaspis*, embora outros gêneros sejam apenas visitantes na coleta de óleo (*Tetrapedia*) ou pólen (*Plebeia*, *Trigona*) (Vogel e Machado 1991, Machado et al. 2002, Aguiar e Melo 2009). Em *Basistemon*, apenas um visitante foi registrado, *Arhysoceble* aff. *huberi* e considerado polinizador efetivo (Vogel e Cocucci 1995). Essa espécie apresenta comportamento semelhante aos visitantes de *Angelonia*, como a coleta com pernas anteriores e a transferência do pólen através da face.

Com o objetivo de conhecer melhor a interação entre abelhas e plantas destes gêneros, foram investigados a (1) morfologia das flores e abelhas (2) comportamento dos visitantes e capacidade de polinizar as plantas e (3) congruência biogeográfica entre plantas e polinizadores. Estes aspectos referem-se à co-evolução entre ambas as partes desta interação.

## Materiais e métodos

### *As espécies estudadas*

Cinco espécies de *Angelonia* e uma de *Basistemon* (Plantaginaceae) foram estudadas no Brasil (Tabela 2 e Fig. 6). Foi utilizada a proposta de Souza (1996) de agrupamento morfológico de espécies de *Angelonia*, com especial atenção aos caracteres das flores. A espécie de *Basistemon* é tratada separadamente.

**Grupo 1:** *Angelonia integerrima* Spreng. e *A. eriostachys* Benth. in DC. apresentam flores em racemos bem-definidos, corola sem apêndice (*horn* ou calo proximal), bolsas de óleo pouco desenvolvidas e hábito herbáceo (Souza 1996). *Angelonia integerrima* tem distribuição ampla; ocorre nos campos do sul do Brasil, Argentina, Paraguai e Uruguai (Fig. 7A). *Angelonia eriostachys* é endêmica dos campos rupestres da Cadeia do Espinhaço de Minas Gerais (Fig. 7A). Devido a distribuição restrita, encontra-se na lista da flora brasileira ameaçada de extinção (Fundação Biodiversitas 2005).

**Grupo 2:** *Angelonia goyazensis* Benth. in DC. e *A. salicariifolia* Bonpl. possuem flores solitárias ou germinadas, concentradas nas terminações dos ramos, formando um racemo não-definido, corola com apêndice linear e bífido e bolsas de óleo bem desenvolvidas e arredondadas (Souza 1996). *Angelonia goyazensis* ocorre nos campos rupestres da Cadeia do Espinhaço, em Minas Gerais, na porção oeste da Bahia e região do Distrito Federal (Fig. 7B). Na área de estudo, São Gonçalo do Rio Preto (Minas Gerais), ocorre em simpatria com *A. eriostachys*, cujo período de floração é parcialmente coincidente. *Angelonia salicariifolia* possui distribuição ampla e disjunta em duas porções: o nordeste do Brasil e a região do chaco, abrangendo Paraguai, Argentina e Brasil (Fig. 7C). Suspeita-se que, devido a distribuição disjunta, *A. salicariifolia* possa representar um grupo de espécies (VC Souza, comunicação pessoal).

**Grupo 3:** *Angelonia cornigera* Hook, espécie endêmica da caatinga, ocupa sozinha o terceiro grupo considerado aqui, devido ao conjunto único de caracteres, como flores solitárias, apêndice linear bífido e bituberculado e bolsas de óleo arredondadas (Souza 1996). Esta espécie ocorre amplamente no nordeste do Brasil (Fig. 7A).

*Basistemon silvaticus* (Herzog) Baehni & J. F. Macbr. é uma espécie arbustiva que atinge cerca de 1 m de altura e apresenta espinhos axilares que a diferencia das outras espécies brasileiras do gênero (Souza 1996). Esta espécie ocorre no chaco do Brasil, Paraguai e Bolívia (Fig. 7D).

### *Áreas de estudo*

O trabalho de campo foi realizado em quatro localidades no Brasil, com diferentes formações vegetacionais, entre os anos de 2007 e 2009 (Tabela 1 e Fig. 6). Exceto pela floresta estacional semidecidual, que ocorre desde a região central até o sul do Brasil, todas as formações vegetacionais pertencem à diagonal de áreas secas da América do Sul (Ab'Saber 1977).

**Parque Estadual do Rio Preto, São Gonçalo do Rio Preto (Fig. 8A).** Esta área apresenta vegetação de campo rupestre e cerrado *sensu stricto*. Essa formação vegetacional é caracterizada, principalmente, pela altitude em que ocorre, acima de 1000 m, e pelos afloramentos rochosos que contribuem para diminuição da profundidade do solo, fazendo com que algumas plantas cresçam sobre as rochas, ou então, nas finas camadas de solo arenoso (Giulietti e Pirani 1988). A área de estudo localiza-se no platô de Diamantina, compondo parte da Cadeia do Espinhaço em Minas Gerais. *Angelonia goyazensis* ocorre em áreas de campo arenoso, algumas vezes a margem de rios, tanto nas áreas altas (cerca de 1400 m) quanto em áreas baixas (cerca de 900 m). Embora possam ser encontrados em densas populações agregadas, os indivíduos também podem ocorrer isolados. A espécie simpátrica, *A. eriostachys*, ocorre apenas nas áreas de campo rupestre, próxima a afloramentos rochosos, onde também se encontram densas populações de canela-de-ema, *Vellozia* sp (Velloziaceae). *Angelonia eriostachys* foi encontrada agregada em grupos de, no máximo, 20 indivíduos.

**Parque Natural Morro do Osso, Porto Alegre (Fig. 8B).** A floresta estacional semidecidual, que ocorre na região de Porto Alegre, apresenta formações florestais entremeadas a áreas de campo ligadas a transição para os pampas (Mirapalhete 2006). O Parque Natural Morro do Osso apresenta áreas de campos (nas regiões mais altas) e de floresta. Esta área faz parte do conjunto de morros graníticos que margeiam a cidade de Porto Alegre e o Lago Guaíba. Os indivíduos de *A. integerrima* ocorrem apenas nas áreas de campo aberto, em geral, agregados em densas populações.

**Porto Murtinho, Mato Grosso do Sul (Fig. 8C).** A região do extremo oeste do Mato Grosso do Sul, na fronteira com o Paraguai, é também conhecida como Pantanal de Nabileque. Esta região é caracterizada pela vegetação de chaco, única no Brasil. O chaco estende-se por uma área de aproximadamente 1 milhão de km<sup>2</sup>, principalmente no Paraguai e Argentina, sendo menos abrangente na Bolívia e Brasil (Prado 1993). O chaco brasileiro ainda é pouco conhecido, inclusive para grupos bem estudados, como as aves (Straube et al. 2006). As características vegetacionais dessa região estão ligadas ao clima seco, que estimula o crescimento de uma vegetação xerofítica e à dinâmica de formação de grandes rios (Ramella e Spichiger 1989). *Angelonia salicariifolia* ocorre em solos úmidos, muito próximos à áreas alagadas, isoladamente ou então, em pequenas populações. Por sua vez, *Basistemon silvaticus* foi encontrada em apenas uma localidade, formando uma população composta por cerca de 20 indivíduos em solo úmido, porém não alagado.

**São Miguel do Tapuio, Piauí (Fig. 8D).** Localizada na região central do Piauí, é caracterizada pela vegetação de caatinga. A caatinga, bioma brasileiro negligenciado em sua conservação, é fortemente influenciada pelo regime de chuvas e períodos longos de estiagem, no qual a vegetação adquire um aspecto seco e aparentemente sem vida. O compartilhamento de espécies endêmicas sugere que o chaco e a caatinga detêm uma história biogeográfica comum (Zanella 2002b). *Angelonia cornigera* é uma espécie comum na região, ocorrendo em áreas naturais e urbanas, em solo arenoso. Os indivíduos agregam-se em densas populações.

### ***Observações de campo***

As observações dos visitantes florais em campo foram conduzidas entre 09h00min e 15h00min, podendo variar de acordo com condições climáticas locais, totalizando um número mínimo de 10 horas e o máximo de 44 horas de observação (Tabela 2). O comportamento dos visitantes nas flores foi observado e registrado com câmera filmadora e fotográfica. Foi dada especial atenção ao tipo de recurso coletado, tempo de duração da visita, parte da flor contatada pela abelha e número de flores visitadas. Espécies que contatam as partes férteis durante a visita foram consideradas polinizadores e, as demais, visitantes ilegítimos. Os espécimes coletados foram sacrificados, montados em via seca e depositados na Coleção Entomológica CEPANN da Universidade de São Paulo.

Foram observadas ainda a antese e a duração das flores, a presença de odor e cor, o recurso oferecido (óleo e/ou pólen) e o tamanho das populações. Foram feitas exsiccatas de todas

as espécies e depositadas no ESA - Herbário da Escola Superior de Agricultura Luís de Queiroz – Universidade de São Paulo. Amostras de flores em diferentes estágios de desenvolvimento foram coletadas e fixadas em FAA (formaldeído 37%, ácido acético glacial e etanol 50%, 1:1: 2) para estudo de sua morfologia e medições.

### ***Morfologia floral***

Características morfológicas das flores de todas as espécies foram examinadas, com destaque para aquelas que têm influencia direta na interação com os visitantes coletores de óleo (Fig. 9). São elas: 1. Formato e tamanho dos lobos da corola; 2. Formato e tamanho das bolsas de óleo; 3. Densidade e localização dos elaióforos; 4. Localização e profundidade do acesso aos elaióforos; 5. Presença de calos no lobo inferior (labelo); 6. Formato e tamanho dos calos do labelo; 7. Tamanho do palato e 8. Presença de pêlos glândulares diferentes dos elaióforos. A terminologia utilizada foi adaptada da literatura (Vogel 1974, Barringer 1981, Vogel e Machado 1991, Souza 1996) e padronizada. Foram ilustradas uma espécie de cada grupo morfológico (descritos na página 37) exceto *A. cornigera* que foi bem estudada e ilustrada por Machado et al (2002). Largura da abertura da corola, profundidade total da corola e distância do acesso aos elaióforos (Fig. 10) foram mensuradas nas seis espécies de Plantaginaceae estudadas. Entre 7 e 18 flores por espécie foram utilizadas.

### ***Morfologia dos aparatos coletores de óleo***

Os aparatos coletores de óleo de *Centris hyptidoides*, *Chalepogenus* sp e *Caenonomada bruneri* foram fotografados em Microscópio Eletrônico de Varredura LEO 440. As pernas anteriores foram retiradas dos espécimes secos e passaram pelo seguinte processo de limpeza: retirada de impurezas evidentes em lupa; imersão em acetato de etila por 30 min.; vibração em vórtex por 15 s e enxágüe. Após a secagem em estufa, a perna foi colada em *stub* com fita dupla-face e submetida a metalização com ouro. A terminologia utilizada para estruturas coletoras de óleo segue proposta por Neff e Simpson (1981) e Cocucci et al (2000) com algumas modificações. Foram escolhidas espécies consideradas polinizadoras, que apresentam especificidade na visita em *Angelonia* e *Basistemom* e, no caso de *Centris hyptidoides* e *Chalepogenus* sp nunca haviam sido descritos ou ilustrados.

### ***Distribuição geográfica de plantas e abelhas***

A congruência biogeográfica entre plantas e polinizadores foi testada através da construção de mapas de distribuição combinados. Além das espécies estudadas aqui, foram acrescentados dados de distribuição de todas as espécies de *Angelonia* e *Basistemon*, as quais possuem informações sobre interações com visitantes: *Angelonia pubescens*, *A. minor*, *A. campestris* e *Basistemon spinosus*. *Angelonia pubescens* ocorre na caatinga, amplamente distribuída no nordeste brasileiro e área de transição cerrado-caatinga em Goiás (Fig. 7B). *Angelonia campestris* é uma espécie típica da caatinga, ocorrendo apenas no nordeste do Brasil (Fig. 7B). *Angelonia minor* possui uma ampla distribuição na América Central até a região Amazônica (Fig. 7C). Na América do Sul, esta espécie ocorre no domínio amazônico e em pontos no nordeste e centro-oeste do Brasil. *Basistemon spinosus* ocorre apenas no Paraguai e norte da Argentina (Fig. 7D). Para compor a lista de visitantes, foram utilizados dados do presente estudo (para *Angelonia cornigera*, *A. eriostachys*, *A. goyazensis*, *A. integerrima*, *A. salicariifolia* e *Basistemon silvaticus*) e de estudos anteriores de *A. cornigera* (Machado et al. 2002, Aguiar e Melo 2009), *A. pubescens* (Vogel e Machado 1991, Vivallo e Melo 2009), *A. minor* (Vogel 1974), *A. campestris* e *A. salicariifolia* (Vogel e Machado 1991), *A. integerrima* (Vogel 1974, Gonçalves e Melo 2005, Pinheiro et al. 2008) e *Basistemon spinosus* (Vogel e Cocucci 1995).

A compilação dos dados de distribuição geográfica das plantas (Anexo 1) foi realizada a partir da literatura (Barringer 1981, Barringer 1985, Souza 1996) e consulta aos seguintes herbários: UPCB - Departamento de Botânica da UFPR, MBM - Museu Botânico Municipal de Curitiba, UFMG - Universidade Federal de Minas Gerais, SPFR - Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo. Foram adicionados ainda, os dados de herbários disponíveis na rede *Species Link* (<http://splink.cria.org.br>): ESA - Herbário da Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, IAC - Instituto Agrônomo de Campinas; JBRJ - Jardim Botânico do Rio de Janeiro; MOBOT - Missouri Botanical Garden - *brazilian records*; NYBG - The New York Botanical Garden - *brazilian records*; SPF - Herbário do Departamento de Botânica da Universidade de São Paulo e UEC - Herbário da Universidade Estadual de Campinas.

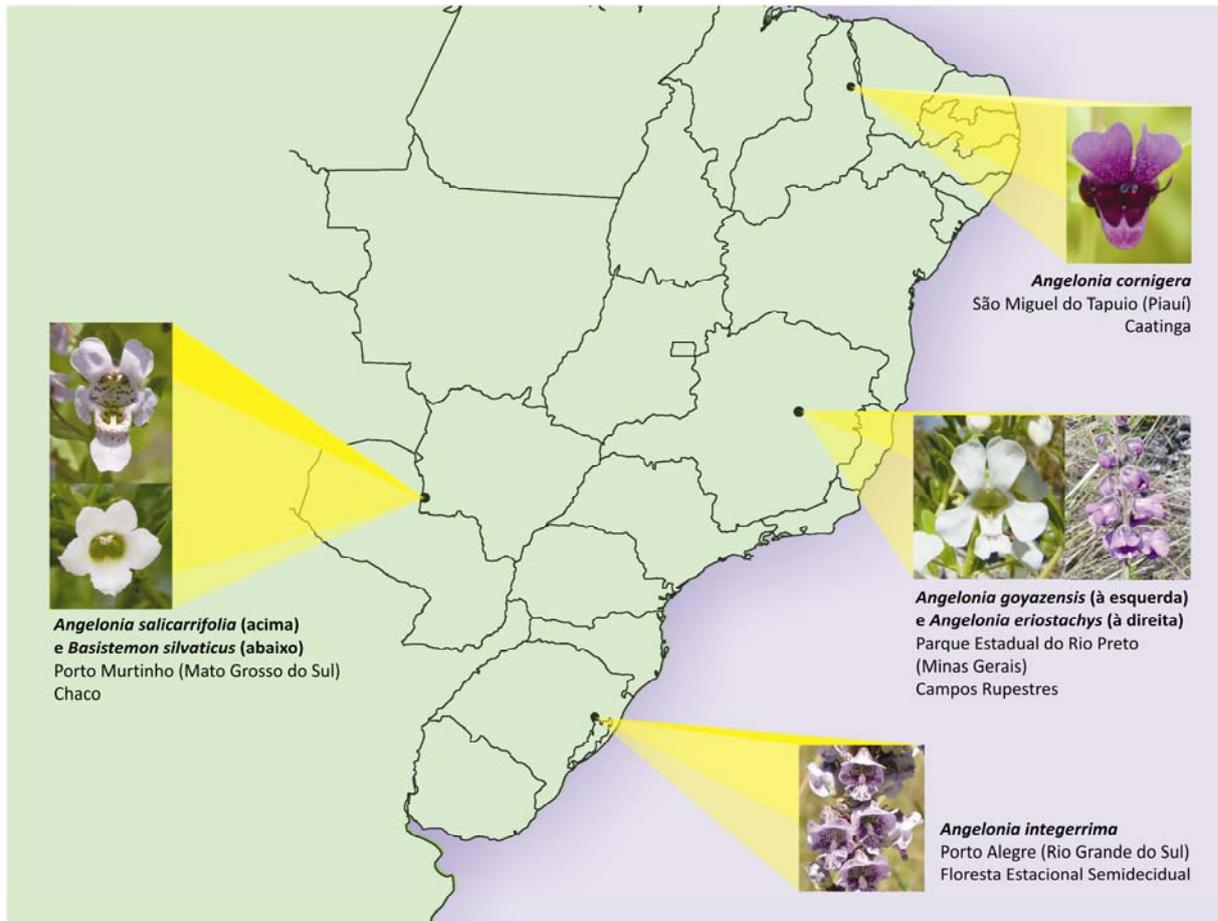
A compilação de distribuição geográfica das abelhas polinizadoras (Anexo 2) foi determinada pela consulta da literatura para Centridini e Tapinotaspidini (Schrottky 1908, Strand 1909, Snelling 1984, Frankie et al 1993, Silveira e Cure 1993, Freitas e Paxton 1998, Freitas et al. 1999, Roig-Alsina 2000, Jesus e Garófalo 2000, Zanella 2002a, Zanella 2002b, Aguiar et al.

2003, Aguiar e Gaglianone 2003, Gaglianone 2003, Aguiar 2006, Buschini 2006, Costa et al., 2006, Freitas e Sazima 2006, Gimenes e Lobão 2006, Azevedo e Faria-Jr. 2007, Mendes e Rego 2007, Azevedo 2008, Etcheverry et al. 2008, Pansarin et al. 2008, Aguiar 2009, Vivalo e Melo 2009) e consulta as coleções entomológicas: DZUP – Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná; CEPANN – Laboratório de Abelhas da Universidade de São Paulo; MZUSP - Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, e dados de coleções disponíveis na rede *Species Link*: LEBIC – Laboratório de Ecologia e Biogeografia de Insetos da Caatinga da Universidade Federal de Campina Grande; DSEC – Coleção Entomológica do Departamento de Sistemática e Ecologia da Universidade Federal da Paraíba; PLEBEIA – Coleção Entomológica de Polinizadores da Universidade Federal de Pernambuco.

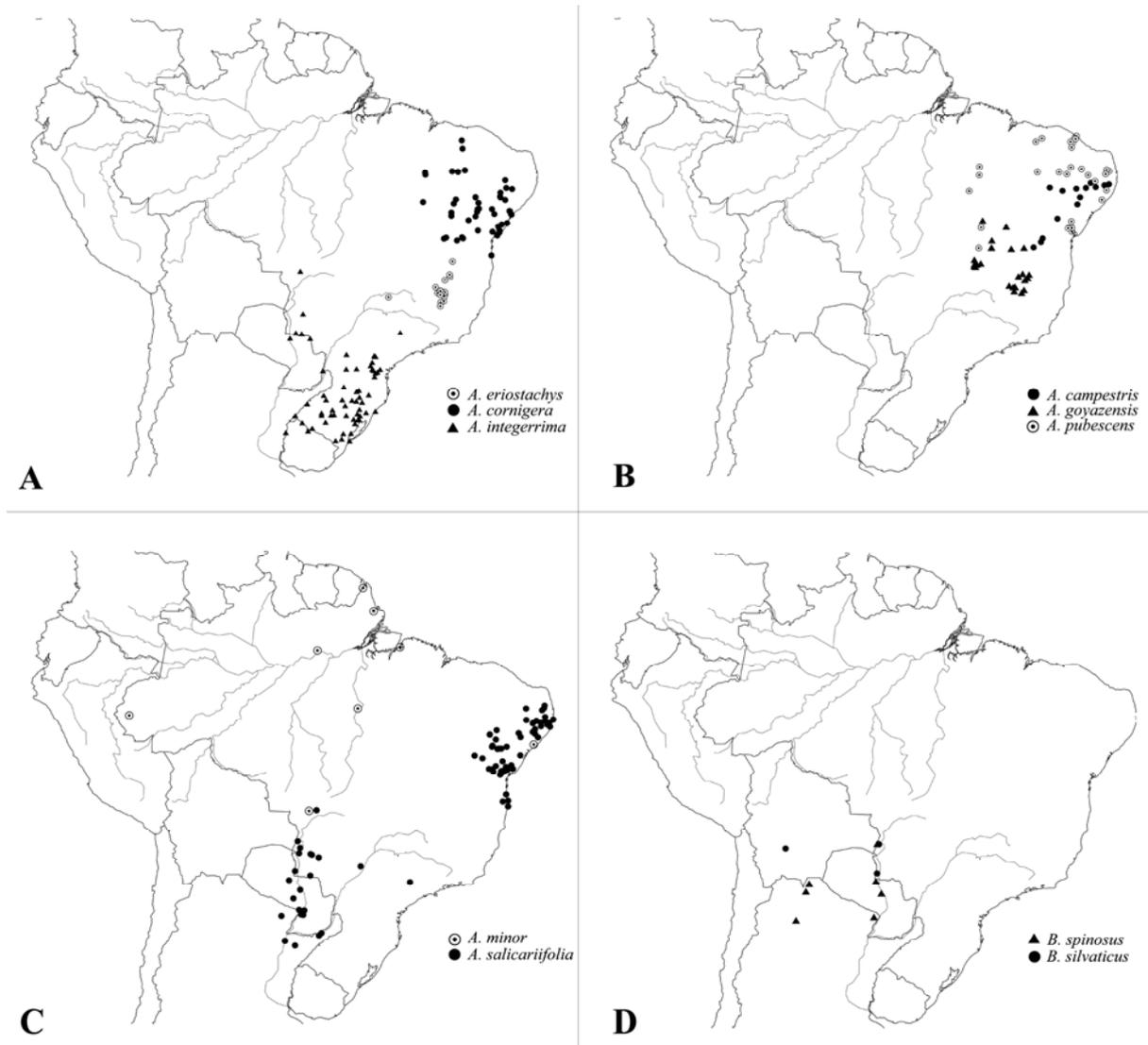
Os mapas foram confeccionados no software ArcView 3.2 (ESRI 1999).

**TABELA 2.** Local, tipo de vegetação e período de observação das populações das espécies de Plantaginaceae produtoras de óleo estudadas.

<b>EspéciesLocalidade</b>	<b>Coordenadas geográficas</b>	<b>Tipo de vegetação (bioma)</b>	<b>Horas de observação</b>	<b>Datas de observação</b>
<i>A. cornigera</i> S. Miguel do Tapuio - PI	5°30' S, 41°19' W	Caatinga	15	21 – 23 Abr 2008
<i>A. eriostachys</i> S. Gonçalo do Rio Preto - MG	18°12' S, 43°19' W	Campo rupestre (Cerrado)	44	28-30 Abr., 1 - 6, 11-12, Set. 2008 27 Abr. – 01 Mai. 2009
<i>A. goyazensis</i> S. Gonçalo do Rio Preto - MG			14	28-30 Abr. 2008 27 Abr. – 01 Mai. 2009
<i>A. integerrima</i> Porto Alegre - RS	30°07' S, 51°14' W	Campos (Floresta Estacional Semidecidual)	55	7-11 Dez. 2007 9-14 Nov. 2008
<i>A. salicariifolia</i> Porto Murtinho - MS	21°37' S, 57°49' W	Chaco	10	29-30 Jan. 2008
<i>B. silvaticus</i> Porto Murtinho - MS			25	24-30 Jan. 2008



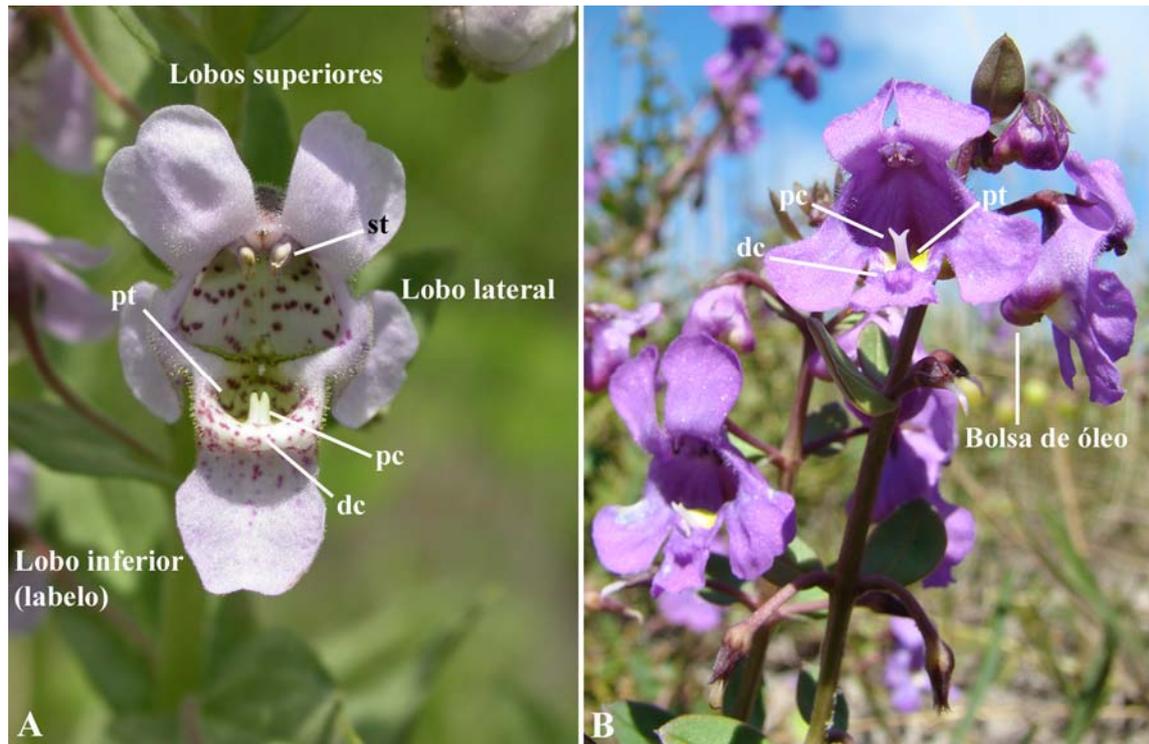
**FIGURA 6.** As quatro localidades onde foram estudadas as cinco espécies de *Angelonia* e uma de *Basistemom*. Cada área compreende uma formação vegetal diferente. As áreas de caatinga e chaco (Piauí e Mato Grosso do Sul) são relacionadas biogeograficamente (Zanella 2002b). Os campos rupestres (Minas Gerais) fazem parte do cerrado e, em conjunto com as formações anteriores, formam a diagonal de áreas secas da América do Sul. A floresta estacional semidecidual (no Rio Grande do Sul) é a mais divergente de todas, sendo uma formação florestal úmida, apresenta também áreas abertas de campos, onde ocorre *Angelonia integerrima*.



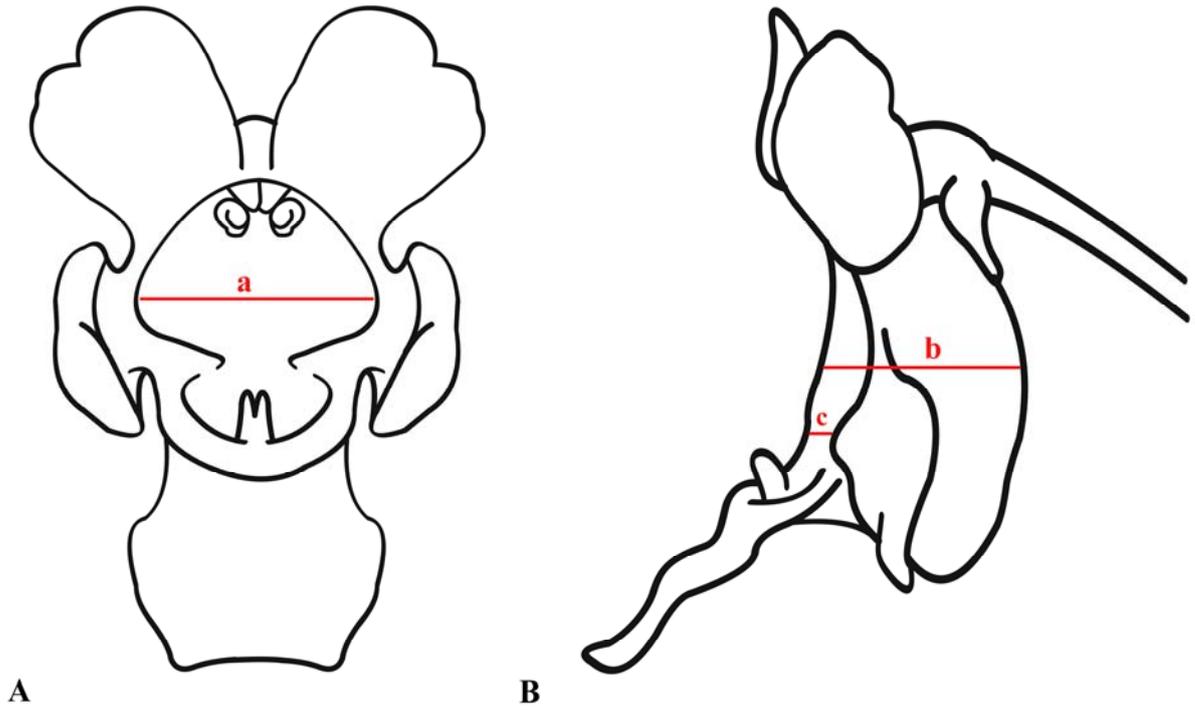
**FIGURA 7.** Distribuição geográfica das espécies de *Angelonia* e *Basistemon* objetos de estudo do presente trabalho, com adição daquelas que também possuem registros de visitantes florais: **A.** *Angelonia cornigera*, *Angelonia eriostachys* e *A. integerrima*; **B.** *Angelonia campestris*, *A. goyazensis* e *A. pubescens*; **C.** *Angelonia minor* e *A. salicariifolia*; **D.** *Basistemon spinosus* e *B. silvaticus*. Os dados foram obtidos a partir da compilação da literatura e consulta a herbários.



**FIGURA 8.** Vista geral das quatro áreas de estudo: **A.** Campos rupestres do Parque Estadual do Rio Preto (MG), mostrando a cobertura de gramíneas nesta porção; **B.** Área de campos no Parque Natural Morro do Osso (RS) e, ao fundo, um capão de mata semidecídua; **C.** Área parcialmente alagada, de chaco, em Porto Murtinho (MS). As altas palmeiras observadas na imagem, denominadas carandás (*Copernicia australis*) são um elemento característico da flora na região; **D.** Área de Caatinga em São Miguel do Tapuio (PI) (Foto: Antonio Aguiar). A imagem da área na época do estudo (abril de 2008) mostra uma vegetação úmida pela ocasião da estação chuvosa.



**FIGURA 9.** Flores de *Angelonia* e as indicações das principais estruturas morfológicas utilizadas no estudo: (st) estames, (pc) calo proximal, (dc) calo distal, (pt) palato, os lobos da corola e as bolsas de óleo: **A.** *Angelonia salicariifolia*; **B.** *Angelonia goyazensis*. Note o formato diferencial dos lobos entre as duas espécies, em especial, os lobos laterais e o labelo. Os estames e pistilo em todas as espécies de *Angelonia* possuem posição nototrófica. Ambas as espécies apresentam calo proximal bem-desenvolvido, longo e bífido. Esta e outras estruturas do labelo estão envolvidas na interação com os visitantes.



**FIGURA 10.** Desenho esquemático da flor de *Angelonia salicariifolia*, mostrando como as medidas foram realizadas: (a) largura da abertura da corola, (b) profundidade total da corola e (c) distância do acesso aos elaióforos que, nesta espécie, é quase nula: **A.** em vista frontal; **B.** em vista lateral.

## Resultados

### *Morfologia floral*

As espécies de *Angelonia* estudadas compartilham entre si e com as demais espécies do gênero a presença de: cinco lobos (dois superiores, dois laterais e um inferior - labelo), um par de bolsas na corola, onde se localizam os elaióforos, dois pares de estames e pistilo localizados na parte superior interna da corola e um ou mais calos no labelo (Fig. 9 e 11). As diferenças entre as espécies referem-se, principalmente, ao tamanho e desenvolvimento das bolsas, morfologia e tamanho dos lobos e formato e número de calos presentes no labelo (Tabela 4). Assim como as espécies de *Angelonia*, *Basistemom silvaticus* possui cinco lobos, dois pares de bolsas na corola, dois pares de estames (curvos neste gênero) e pistilo em posição nototrófica. As estruturas presentes no labelo em *Angelonia* não são observadas em *Basistemom*. Embora as flores dos dois gêneros sejam semelhantes, as flores de *Angelonia* possuem bolsas de óleo mais desenvolvidas e a corola é mais aberta, lembrando a abertura de uma boca.

Em *Angelonia*, as bolsas de óleo são evidentes e bem separadas em duas unidades, enquanto os elaióforos concentram-se apenas no interior desta estrutura (Fig. 12 e 13). Em todas as espécies estudadas os elaióforos são verde intenso. Os tricomas das cinco espécies de *Angelonia* estão concentrados na parede anterior da bolsa, formando uma camada densa na maioria das espécies. Em *A. cornigera* a densidade dos tricomas é menor estando estes separados dos outros por uma distância maior que sua largura. As bolsas de óleo das cinco espécies estudadas de *Angelonia* possuem formato arredondado e se expandem lateral e inferiormente em *A. cornigera*. Em *A. eriostachys*, essa estrutura forma uma protuberância que pode ser observada em vista lateral da flor, sendo pouco profunda e não excedendo muito o plano do restante da corola (Fig. 13). As demais espécies possuem bolsas muito mais profundas que o plano geral da corola e destacadas, tanto nas flores abertas, quanto fechadas (Tabela 3). *Basistemom*, as bolsas são evidenciadas apenas externamente pela sua leve curvatura e, os elaióforos dispersam-se por todo o interior da corola (Fig. 14). *Angelonia salicariifolia*, *A. goyazensis* e *A. cornigera* possuem bolsas bem definidas e a corola lembra uma “boca aberta”, onde não se evidencia um tubo, propriamente dito (Fig. 15A). Nestas espécies, o acesso aos elaióforos é próximo à margem da abertura da flor, embora seja variável entre as espécies (Tabela 3). Em *A. salicariifolia*, essa abertura é tão conspícua que a margem dos elaióforos coincide com a abertura da flor. Os órgãos reprodutivos, em todas as espécies, estão próximos ou

excedendo a abertura da flor. Nas outras espécies, *A. integerrima* e *A. eriostachys*, assim como também em *B. silvaticus*, a corola é mais profunda (Fig. 15B). Tanto em *A. integerrima* quanto em *A. eriostachys*, o acesso aos elaióforos está distante da abertura da flor e também da linha dos órgãos férteis. A região de maior concentração dos elaióforos de *B. silvaticus* segue este mesmo padrão, embora tricomas esparsos estejam muito próximos à abertura da corola.

As principais diferenças observadas entre as flores das cinco espécies de *Angelonia* estão na forma e tamanho do calo proximal, calo distal e palato no labelo (Tabela 4). Em *A. goyazensis*, *A. cornigera* e *A. salicariifolia* o calo proximal é longo e bífido (bilobado em *A. cornigera*), de cor diferente do restante da corola (Fig. 17). Esse calo é precedido pelo palato, área de depressão variável entre as espécies, mas conspícua em *A. salicariifolia* devido a coloração verde, diferindo da corola lilás (Fig. 17 E). Em todas as espécies, é possível diferenciar essa depressão entre o calo proximal e o acesso aos elaióforos. O calo proximal em *A. integerrima* e *A. eriostachys* é muito diferente, formando apenas uma protuberância arredondada, que se destaca pela cor branca (Fig. 17). O calo distal, justaposto ao calo proximal, varia muito entre as cinco espécies. Em *A. salicariifolia* e *A. cornigera*, não é evidente a formação desta estrutura, que aqui está associada à coincidente curvatura convexa da corola que se justapõe ao calo proximal. Em *A. goyazensis* o calo distal forma uma excrescência larga e evidente (Fig. 17D). O calo distal em *A. integerrima* é semelhante ao de *A. goyazensis*, porém menos protuberante e evidente e todo o labelo é caracterizado pelas curvas e aspecto ondulado (Fig. 17F). Enquanto nas demais espécies de *Angelonia* o calo proximal é destaque, em *A. eriostachys* o calo distal é notável e de cor branca. As flores de *B. silvaticus* possuem apenas um calo na região mediana do interior da corola, próximo ao início da concentração de elaióforos (Fig. 17A). Esta estrutura pode estar associada aos calos do labelo de *Angelonia*.

As flores das cinco espécies de *Angelonia* observadas possuem outros tricomas além dos tricomas produtores de óleo. Odor detectável ao olfato humano está presente em *A. goyazensis*, *A. salicariifolia* e *A. integerrima*. A cor da corola em *A. salicariifolia* apresenta tons brancos, lilázes e róseos, com manchas mais escuras no interior e no labelo. *Angelonia integerrima* possui corola lilás, com manchas roxo-escuras no labelo e interior, mas também pode variar tanto no tamanho e cor destas manchas como no restante da corola, entre tons de branco a azul (Fig. 11A). Em *A. goyazensis* observou-se a presença de flores roxas (mais comum) ou inteiramente brancas. *Angelonia eriostachys* apresenta coloração roxa-escura (Fig.

11C). As flores de *B. silvaticus*, na população estudada, apresentam duas variações, a branca e a lilás (Fig. 16 A e B).

Os dois pares de estames amadurecem e liberam pólen antes da receptividade do estigma, caracterizando a ocorrência de protandria. Os dois pares também amadurecem em tempos diferentes. Em *A. goyazensis* foi observado que o primeiro par, após cessar a liberação de pólen, se retrai, dando lugar sucessivamente a maturação do segundo par (Fig. 12 A e B). No momento seguinte, ambos os estames estão retraídos e sem pólen e, o pistilo, mais longo que no início se destaca (Fig 12C).

A variação morfológica entre as espécies de *Angelonia* e *Basistemon* e o tamanho dos polinizadores, considerando a posição nototribica dos estames, induz a transferência do pólen através do mesoscuto ou da região anterior da cabeça. Nas flores de corola profunda (*A. integerrima* e *A. eriostachys*) a transferência se dá através do pólen depositado no mesoscuto. Nas demais, a transferência é realizada através da região anterior da cabeça.

### ***Composição das assembléias de visitantes florais e atividade dos visitantes***

Ao todo 23 espécies de abelhas coletoras de óleo foram registradas nas cinco espécies de *Angelonia* e *Basistemon silvaticus* e, ainda, quatro espécies de Meliponini, oito espécies de Halictinae e quatro espécies de outros insetos (Tabela 5). Entre as coletoras de óleo 15 espécies foram consideradas polinizadoras efetivas. As mais frequentes e efetivas polinizadoras de *Angelonia* foram as espécies dos gêneros *Centris* (Centridini) e *Caenonomada* (Tapinotaspidini). *Tapinotaspis nordestina* (Tapinotaspidini) visitou legitimamente, porém em baixa frequência as flores de *A. cornigera*. As outras espécies da tribo Tapinotaspidini coletam óleo e pólen em *Angelonia* e *Basistemon* e, na maior parte das vezes, foram consideradas não-polinizadoras ou polinizadoras ocasionais. Abelhas da tribo Tetrapediini foram consideradas visitantes ilegítimos ou polinizadores ocasionais. As quatro espécies coletadas visitaram esporadicamente *Angelonia* e/ou *Basistemon*. Várias espécies entre as coletoras de óleo coletam também pólen nas flores de *Angelonia* e *Basistemon*, assim como também generalistas das subfamília Halictinae e abelhas eusociais da tribo Meliponini (Tabela 5).

A assembléia de visitantes de *Angelonia* variou entre três a dezoito espécies que atuaram como polinizadores ou visitantes ilegítimos. *Angelonia integerrima* foi a espécie com maior espectro de visitantes registrados, sendo 17 ao todo, entre abelhas, vespas e moscas e

destes, apenas *Centris (Hemisiella) vulpecula* foi considerado polinizador efetivo (Fig. 18). *Centris (Hemisiella) trigonoides*, que também tem tamanho suficiente para polinizá-la, foi observada apenas uma vez em suas flores. As flores de *Angelonia cornigera*, *Angelonia goyazensis* e *A. salicariifolia* foram visitadas por quatro espécies de abelhas, sendo a maioria polinizadores efetivos. As flores de *Angelonia eriostachys* foram visitadas apenas por três espécies e apenas uma não foi considerada polinizadora efetiva (Tabela 5). *Basistemon silvaticus* recebeu visita de seis espécies de abelhas, sendo três considerados polinizadoras efetivas (Tabela 5).

O comportamento de visita às flores é semelhante entre as espécies de *Centris*: a coleta de óleo é realizada apenas com as pernas anteriores e não foi observada coleta de pólen em nenhum dos casos. As fêmeas procuram pelas flores abertas voando ao redor da planta (Fig. 19 A) e visitam todas as que estão disponíveis no indivíduo. As pernas anteriores são estendidas em direção a ambas as bolsas de óleo (Fig. 19 B e C). Quando a corola é profunda, a abelha entra totalmente na flor (Fig. 18A). Neste caso, a polinização nototribica ocorre através do contato do mesoscuto com os órgãos férteis (Fig. 20) e, ao contrário, quando a corola é curta, ocorre através do contato da região anterior da cabeça. Em *B. silvaticus*, *C. hyptidoides* explora as flores com as pernas anteriores, enquanto suas pernas médias oferecem apoio (Fig. 22C). Em outro tipo de exploração apresentado por esta espécie, a fêmea não contata os órgãos férteis de *B. silvaticus*, pois estica suas pernas em direção aos elaióforos permanecendo com todo o corpo fora da flor e sendo sustentada pelas outras pernas que se apoiam nas folhas adjacentes (Fig. 22D). Este comportamento, em que a abelha não atua como polinizador efetivo foi observado apenas uma vez.

As espécies de abelhas dos gêneros *Arhysoceble*, *Chalepogenus* e *Lophopedia* (Tapinotaspidini) coletam óleo e pólen em *Angelonia* e *Basistemon* (apenas *Arhysoceble*) (Fig. 16 A-E, Tabela 5). Estas abelhas são pequenas (cerca de 6 mm) e, nas flores maiores, não tocam os órgãos férteis durante a coleta de óleo. Todas as espécies utilizam as pernas anteriores, alternadamente ou ambas ao mesmo tempo, para coletar o recurso nas bolsas de óleo (Fig. 21 A, C e D). Durante a mesma visita, as fêmeas coletam também pólen pousando sobre as anteras numa posição invertida (Fig. 21B e E). Espécies de *Caenonomada* e *Tapinotaspis nordestina* (Tapinotaspidini) não coletaram pólen nas flores das espécies de Plantaginaceae que visitaram, mas foram considerados polinizadoras das plantas que visitaram. Em *A. cornigera* e *A. salicariifolia* a transferência de pólen é realizada através da frente destas abelhas. Em

*Basistemon silvaticus*, a transferência de pólen ocorre através mesoscuto de *Caenonomada bruneri* e *C. aff. unicalcarata* (Fig. 22B).

As fêmeas do gênero *Tetrapedia* foram observadas coletando óleo e pólen nas flores de *A. eriostachys*, *A. integerrima*, *A. salicariifolia* e *B. silvaticus*. Em todos os casos, essas abelhas são pequenas (5-10 mm) e não alcançam os órgãos férteis da flor. Além disso, as fêmeas de *Tetrapedia* foram raras em todas as espécies que visitaram e, assim, seu comportamento de coleta permanece pouco claro.

A coleta de pólen nas flores de *Angelonia* e *Basistemon* estudadas foi feita também por espécies de abelhas da tribo Meliponini e da subfamília Halictinae (Tabela 5). O comportamento dessas espécies é semelhante: quando estão nas flores, permanecem somente sobre os estames coletando pólen com as pernas anteriores (Fig. 22A). Mais de uma fêmea de Meliponini pode visitar a mesma flor ao mesmo tempo em *A. integerrima*. A condição de protandria das flores de *Angelonia* inibe a polinização através deste tipo de comportamento. Nestes casos, a polinização só ocorreria se as flores estivessem na fase feminina e fosse visitada por abelhas carregando grãos de pólen compatíveis.

Em novembro de 2008 foram observadas nas flores de *A. integerrima*, os dípteros *Eristalinus taeniops* e *Toxomerus productus* (Syrphidae) e as vespas *Pirhosigma deforme* e *Polybia ignobilis* (Vespidae). Não foi observada a coleta de recursos por estes insetos que, freqüentemente, voavam ao redor das flores abertas e, em menor freqüência, pousavam sobre estas. *Trichaltica* sp., pequenos besouros da família Crhysomellidae também foram encontrados em grandes quantidades nas flores de *A. integerrima* alimentando-se de pólen.

Os machos de algumas espécies de abelhas coletoras de óleo foram observados, patrulhando pelas fêmeas nas flores de *Angelonia* e *Basistemon*: *Centris (Heterocentris) analis* (em *A. salicariifolia*), *C. (H.) vulpecula* (em *A. integerrima*) (Fig. 18C) e *Centris hyptidoides* (em *B. silvaticus*), *Chalepogenus* sp *Caenonomada unicalcarata*. Os machos destas espécies patrulhavam em torno de um grupo pequeno de plantas (cerca de cinco), voando constantemente ao redor de cada uma em busca de fêmeas nas flores, pousando na vegetação do entorno entre os intervalos de vôo (Fig. 18C). Comportamento agonístico com outros machos e perseguição às fêmeas foram observados. Os machos destas espécies possuem fêmur posterior alargado e esfregam suas pernas na vegetação onde pousavam, o que possivelmente indica liberação de algum tipo de substância para atração de fêmeas e marcação de território.

### ***Morfologia dos elaióspatos***

Os elaióspatos de *Caenonomada bruneri* e *C. aff. unicalcarata* são idênticos e estão localizados nos basitarsos anteriores e tarsômeros 2-3. As fêmeas possuem elaióspatos compostos por dois tipos de cerdas: cerdas grossas, longas e foliáceas com ápice agudo e cerdas finas, curtas e ramificadas. No basitarso, as cerdas finas e ramificadas estão distribuídas na superfície ventral, enquanto as cerdas grossas e largas estão agrupadas na margem dorsal, formando uma estrutura semelhante a um pente na margem posterior (Fig. 23 A e B). Nos tarsômeros 2-3 as cerdas finas ramificadas e cerdas simples foliáceas estão entremeadas na superfície ventral (Fig. 23A).

*Centris hyptidoides* possui estruturas coletoras de óleo restritas às pernas anteriores, enquanto nas pernas médias encontra-se o elaióspato não-funcional composto de cerdas separadas. O elaióspato do basitarso anterior é composto por um pente primário e cerdas especializadas (Fig. 23E) e o pente secundário vestigial. O pente primário é curvo e composto por cerdas simples e largas, de ápice arredondado (Fig. 23D). Na superfície dorsal, adjacente ao pente primário, existem numerosas cerdas simples foliáceas. A superfície ventral do basitarso anterior é coberta por numerosas cerdas plumosas entremeadas por cerdas longas, simples e grossas. Os tarsômeros anteriores 2-4 são também equipados com pilosidade modificada, que é usada na atividade de coleta de óleo (Fig. 23D). A margem anterior e superfície dorsal desses tarsômeros possuem numerosas cerdas longas, foliáceas e curvas, com ápice oval (Fig. 23C). Estas cerdas são achatadas e apresentam uma depressão ao longo da extensão mediana de sua superfície e assemelham-se às cerdas localizadas na superfície dorsal do basitarso. A margem posterior dos tarsômeros 2-4 possui um conjunto de cerdas diferenciadas, simples e curvadas, de ápice arredondado e superfície côncava, lembrando o formato de uma colher.

O aparato coletor de óleo de *Chalepogenus* sp. está localizado nos basitarsos e tarsômeros 2-3 das pernas anteriores (Fig. 24). No basitarso, a superfície dorsal é coberta de cerdas largas e grossas com ápice levemente curvado enquanto que, na superfície ventral, encontram-se cerdas finas, longas e ramificadas (Fig. 24B). Os tarsômeros 2-3 são compostos por cerdas especializadas, que se distribuem esparsamente, em maior quantidade no tarsômero 2 (Fig. 24A). Estas cerdas são foliáceas e fortemente curvas (Fig. 24C) e, em sua superfície côncava, há um canal mediano longitudinal.

### ***Congruência entre distribuição geográfica de plantas e potenciais polinizadores***

Unindo dados de distribuição geográfica de *Angelonia* e *Basistemom* aos seus potenciais polinizadores, observam-se três padrões de distribuição geográfica entre as espécies, de acordo com a congruência e sobreposição apresentada:

**(1) Espécies de planta com distribuição geográfica restrita, e abelhas potenciais polinizadores com distribuição ampla e pouco congruente.** Este é o caso de *Angelonia eriostachys* e *A. goyazensis* e as espécies de *Centris* dos subgêneros *C. (Centris)*, *C. (Paracentris)* e *C. (Xanthemisia)* (Fig. 25 A-B), e também, de *B. silvaticus* e *Caenonomada bruneri*, com distribuição ampla e pouco congruente com a distribuição da planta (Fig. 26B). Neste caso, infere-se que a planta pode depender exclusivamente destas abelhas para polinização, porém estas conseguem explorar outras fontes de óleo.

**(2) Espécies de planta e abelhas potenciais polinizadores possuem distribuição congruente, na mesma área geográfica e/ou tipo vegetacional.** Incluem-se neste caso, as espécies da Caatinga, *A. campestris*, *A. cornigera* e *A. pubescens* (Fig. 27 A-B e 28 A) e as espécies do Chaco, *Basistemom spinosus* e *B. silvaticus* (Fig. 26 A-B). Embora as abelhas possam, eventualmente, explorar outras fontes de óleo, a congruência geográfica sugere a dependência mútua. E também, nestes casos, a distribuição de plantas e abelhas está relacionada ao tipo vegetacional da área que ocupam.

**(3) Espécies de plantas e potenciais polinizadores possuem distribuição ampla e pouco congruente.** Podem utilizar-se de fontes de recursos/polinizadores diversos nas áreas onde a distribuição não se sobrepõe. Incluem-se neste padrão, *A. minor* e *A. salicariifolia* (Fig. 29 A- B), ambas espécies possuem distribuição ampla e disjunta e seus potenciais polinizadores apresentam pouca sobreposição e são também espécies de abelhas largamente distribuídas na região Neotropical. Ainda incluída neste padrão, *Angelonia integerrima*, espécie típica do sul do Brasil, que apresenta sobreposição a *C. (H.) vulpecula* apenas na localidade em que foram coletados no presente estudo (Fig. 28B).

**TABELA 3.** Características morfométricas ( $M \pm DP$ ) (mm) das espécies de Plantaginaceae produtoras de óleo estudadas.

<b>Espécies</b>	<b>N</b>	<b>Largura da abertura da corola</b>	<b>Profundidade total da corola</b>	<b>Distância do acesso aos elaióforos</b>
<i>Angelonia cornigera</i>	18	4,34 ± 0,45	2,71 ± 0,91	0,625 ± 0
<i>Angelonia eriostachys</i>	14	10,41 ± 1,55	10,47 ± 2,48	5,86 ± 1,25
<i>Angelonia goyazensis</i>	10	7,5 ± 1,61	5,07 ± 1,13	1,04 ± 0,33
<i>Angelonia integerrima</i>	15	8,19 ± 0,81	7,71 ± 1,1	3,12 ± 0,83
<i>Angelonia salicariifolia</i>	10	6,19 ± 0,75	2,87 ± 0,44	0,175 ± 0,06
<i>Basistemon silvaticus</i>	7	4,5 ± 0,5477	6,0 ± 1,2910	2,58 ± 0,4916

**TABELA 4.** Principais características morfológicas das flores das espécies de Plantaginaceae produtoras de óleo floral estudadas

<b>Espécies estudadas</b>	<b>Disposição das flores</b>	<b>Calo proximal</b>	<b>Calo distal</b>	<b>Calo mediano</b>	<b>Formato e desenvolvimento das bolsas de óleo</b>
<i>Angelonia cornigera</i>	solitárias	longe e bilobado	inconspícuo	ausente	Bem desenvolvidas, arredondadas e expandidas lateralmente
<i>A. eriostachys</i>	racemos terminais	protuberância discreta	protuberante, coloração branca e conspícuo	ausente	Pouco desenvolvidas, levemente arredondadas
<i>A. goyazensis</i>	racemos terminais	longo e bífido	excrescente	ausente	Bem desenvolvidas e arredondadas
<i>A. integerrima</i>	racemos terminais	protuberância discreta	levemente excrescente	ausente	Bem desenvolvidas, arredondadas e profundas
<i>A. salicariifolia</i>	racemos terminais	longo e bífido	levemente excrescente	ausente	Bem desenvolvidas e arredondadas
<i>Basistemon silvaticus</i>	solitárias	ausente	ausente	presente	Inconspícuas

**TABELA 5.** Visitantes florais das seis espécies de Plantaginaceae produtoras de óleo floral estudadas.

Visitantes florais	<i>Angelonia cornigera</i>	<i>Angelonia eriostachys</i>	<i>Angelonia goyazensis</i>	<i>Angelonia integerrima</i>	<i>Angelonia salicariifolia</i>	<i>Basistemon silvaticus</i>
<b>Abelhas coletoras de óleo</b>						
<b>CENTRIDINI</b>						
<i>Centris (Centris) aenea</i> Lepeletier, 1841			P (o)			
<i>Centris (Hemisiella)</i> <i>trigonoidea</i> Lepeletier, 1841				P (o)	P (o)	
<i>Centris (Hemisiella)</i> <i>vulpecula</i> Burmeister, 1876				P (o)		
<i>Centris (Heterocentris)</i> <i>analís</i> (Fabricius, 1804)					P (o)	
<i>Centris (Paracentris)</i> <i>burgdorfii</i> Friese, 1900		P (o)	P (o)			
<i>Centris (Paracentris)</i> <i>klugii</i> Friese, 1899			P (o)			
<i>Centris (Xanthemisia)</i> <i>bicolor</i> Lepeletier, 1841		P (o)				
<i>Centris hyptidis</i> Duce, 1908	P (o)					
<i>Centris hyptidoidea</i> Roig- Alsina 2000					P (o)	P (o)
<b>TAPINOTASPIDINI</b>						
<i>Arhysoceble picta</i> (Friese, 1899)				V (o, p)		
<i>Arhysoceble</i> aff. <i>huberi</i> (Duce, 1908)						V (o)
<i>Arhysoceble</i> sp.			P (o, p)			
<i>Caenonomada bruneri</i> Ashmead, 1899						P (o)
<i>Caenonomada unicalcarata</i> (Duce, 1908)	P (o)					
<i>Caenonomada</i> aff. <i>unicalcarata</i> (Duce, 1908)						P (o)
<i>Chalepogenus</i> aff. <i>luciane</i> (Urban, 1995)				V (o, p)		
<i>Chalepogenus</i> sp.	P (o, p)					
<i>Lophopedia nigrispinis</i> (Vachal, 1909)				V (o)		
<i>Tapinotaspis nordestina</i> Roig- Alsina, 2003	P (o)					
<b>TETRAPEDIINI</b>						
<i>Tetrapedia</i> cf. <i>peckolti</i> (Friese, 1899)		V (o)				
<i>Tetrapedia</i> sp. 1					V (o)	V (o)
<i>Tetrapedia</i> sp. 2				V (o)		
<i>Tetrapedia</i> sp. 3				V (o)		
<b>Abelhas não-coletoras de óleo</b>						
<b>APINAE</b>						
<i>Mourela caerulea</i> (Friese, 1900)				V (p)		

<i>Trigona spinipes</i> (Fabricius, 1793)	V (p)		
<i>Plebeia droryana</i> (Friese, 1900)	V (p)		
<i>Plebeia emerina</i> (Friese, 1900)	V (p)		
<b>HALICTINAE</b>			
<i>Dialictus</i> sp. 1 a 4	V (p)		
<i>Augochlora semiramis</i> (Schrottky, 1910)	V (p)		
<i>Augochlorella ephyra</i> (Schrottky, 1910)	V (p)		
<i>Dialictus</i> sp. 5 e 6		V (p)	V (p)
<b>Outros insetos</b>			
<b>SYRPHIDAE - Diptera</b>			
<i>Eristalinus taeniops</i> Wiedemann, 1818	V (?)		
<i>Toxomerus productus</i> (Curran 1930)	V (?)		
<b>VESPIDAE- Hymenoptera</b>			
<i>Pirhosigma deforme</i> (Fox, 1899)	V (?)		
<i>Polybia ignobilis</i> (Halliday, 1936)	V (?)		

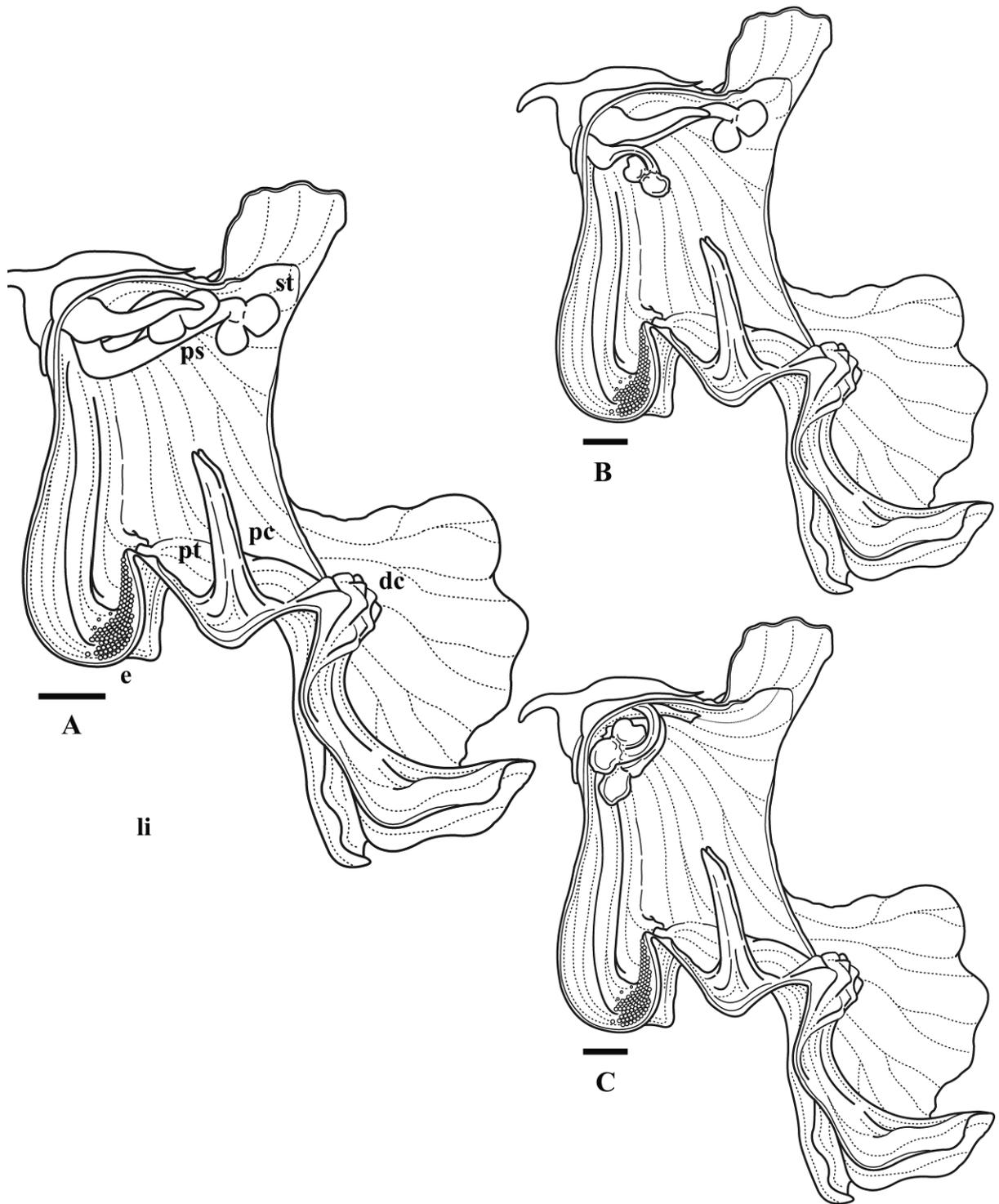
- Recurso coletado: (o) óleo; (p) pólen; (?) não identificado

- Categoria comportamental: (V) Visitante ou polinizador ocasional; (P) Polinizador efetivo.

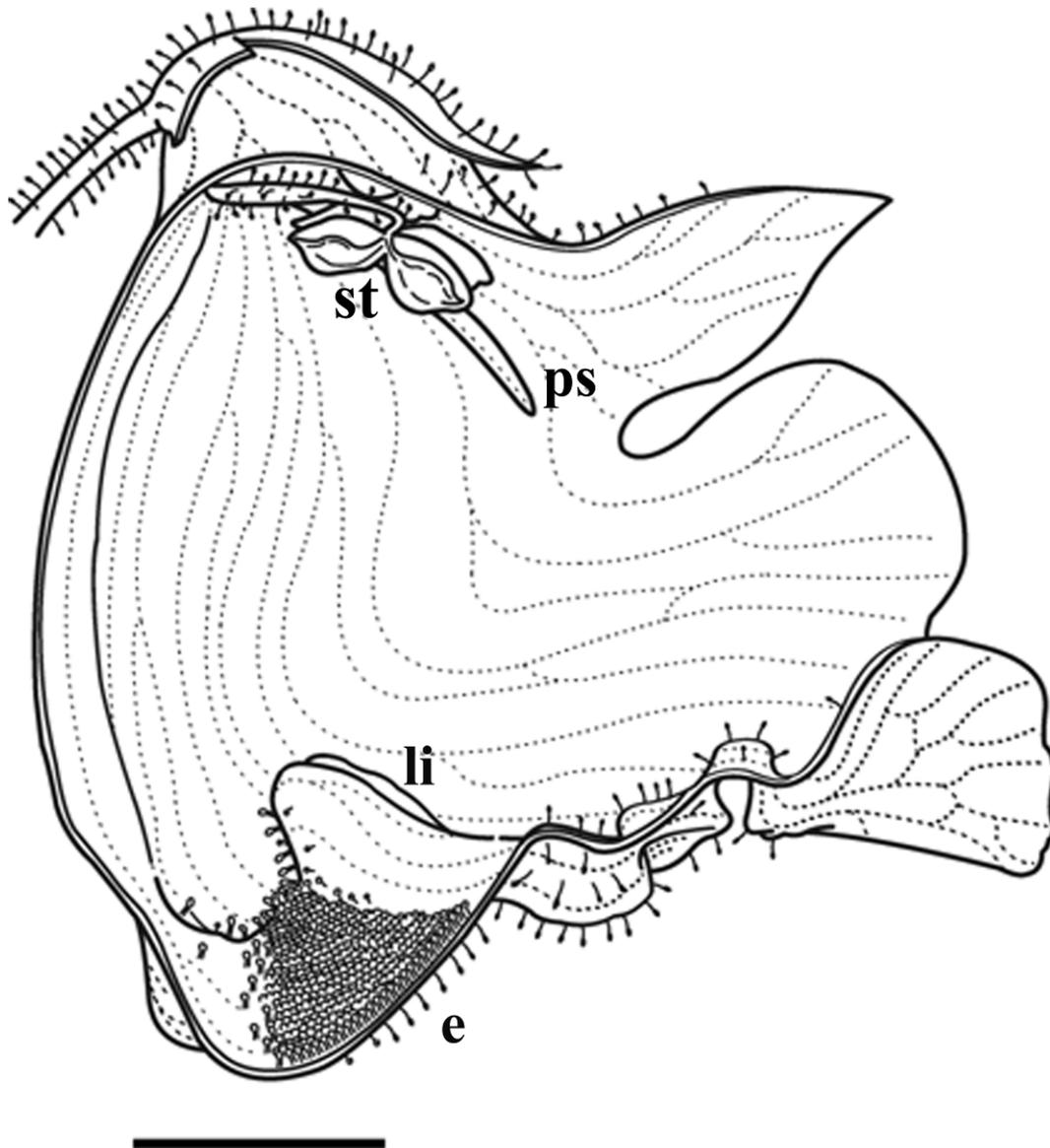
- Segundo Roig-Alsina (2000), as espécies de *Centris* do grupo *hyptidis* incluem-se em *Paracentris*. Porém, segundo revisão recente, não se incluem em nenhum dos subgêneros disponíveis e está mais próximo a *Centris* (*Wagencknechtia*) (Vivallo e Melo 2009).



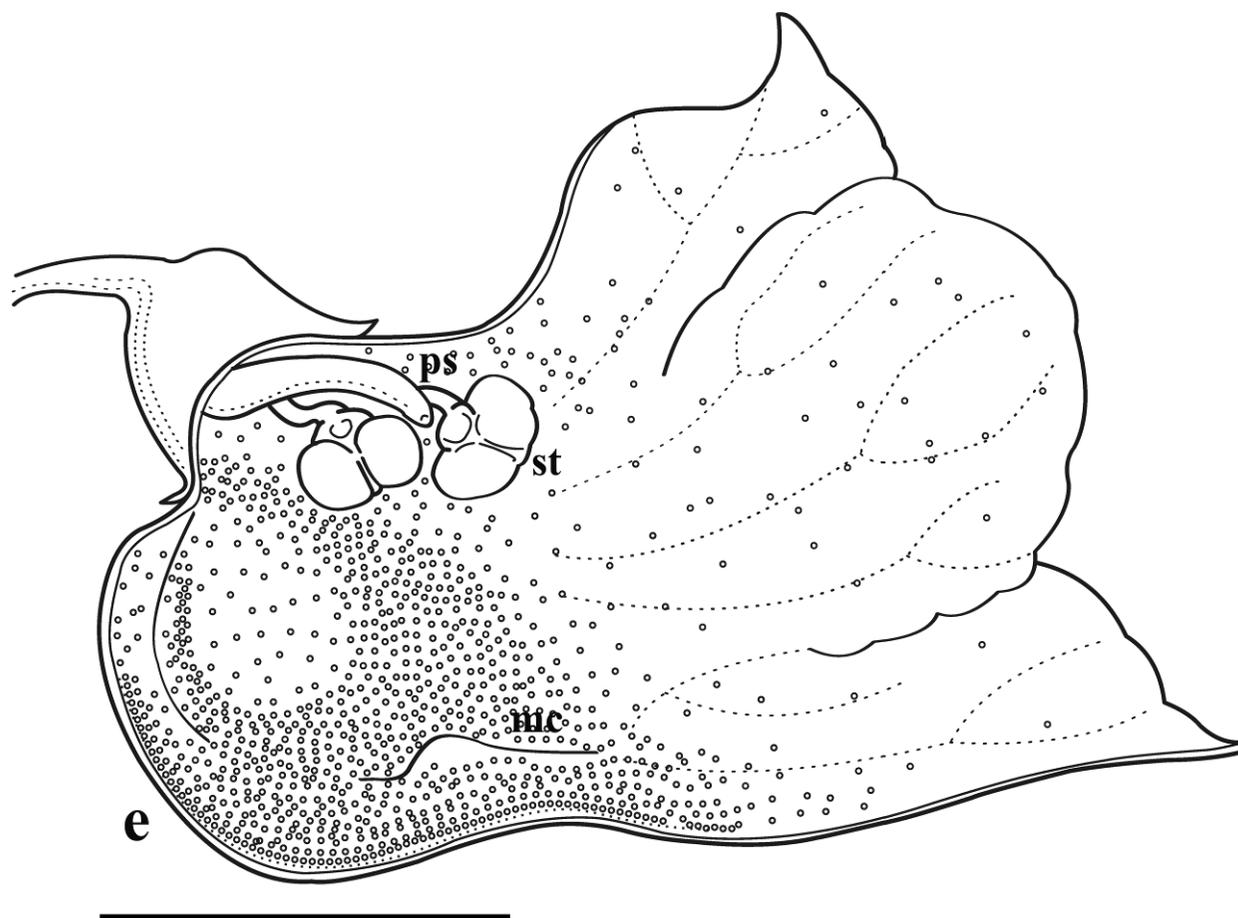
**FIGURA 11.** Três espécies estudadas de *Angelonia*: **A.** *A. integerrima*; **B.** *A. cornigera* (Foto: Antonio Aguiar); **C.** *A. eriostachys*. As imagens mostram o aspecto geral das inflorescências de cada espécie



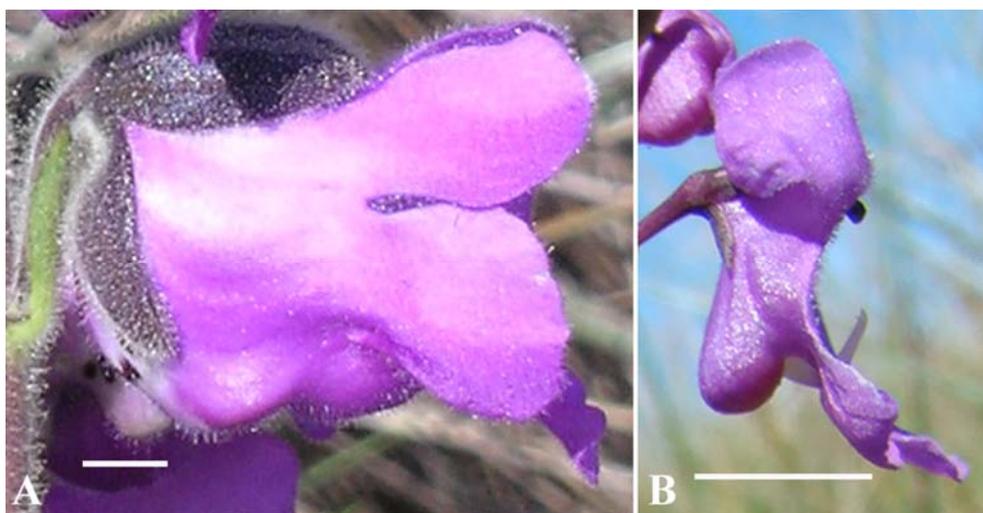
**FIGURA 12.** Ilustração da flor de *Angelonia goyazensis* mostrando três fases fenológicas: **A.** Fase 1: o par de estames inferior está ativo e produz pólen; **B.** Fase 2: o par de estames superior está ativo e produz pólen, enquanto o par inferior encontra-se retraído e sem pólen; **C.** Fase 3: ambos pares de estames estão retraídos e o pistilo, mais exposto que nas fases anteriores está, provavelmente, receptivo (st: estames; ps: pistilo; pt: palato; dc: calo distal)



**FIGURA 13.** Ilustração da flor de *Angelonia eriostachys*, pertencente ao grupo morfológico 1. Em corte lateral é mostrada a metade direita e interna da flor. Note a localização dos tricomas na parede anterior da bolsa de óleo e a separação das duas bolsas através da lígula. Nesta imagem, a flor está na fase feminina, tendo o pistilo alongado e os estames retraídos. Além dos elaióforos, a flor de *A. eriostachys*, bem como outros órgãos, são densamente tricomáticos. (e= elaióforos; st= estames; ps= pistilo; li= lígula) (Escala = 2,5 mm)



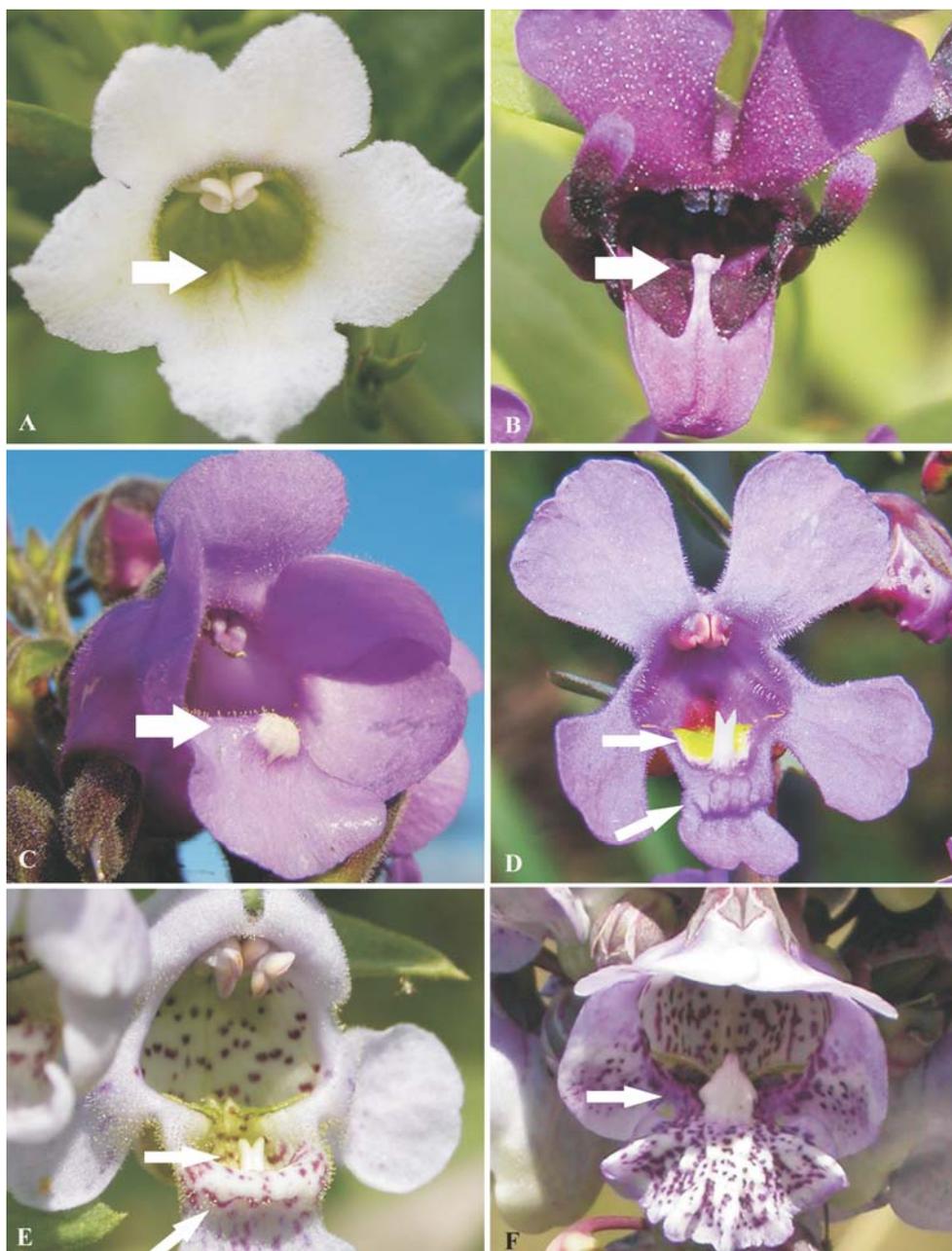
**FIGURA 14.** Ilustração da flor de *Basistemon silvaticus*. Em corte lateral, é mostrada a metade direita e interna da flor aberta. Note a abrangência da área ocupada pelos elaióforos e sua maior concentração nas discretas bolsas. Não existe separação interna entre as duas bolsas de óleo, exceto pelo calo mediano anterior. A flor encontra-se em fase masculina, com um dos pares de estames oferecendo pólen. (Escala = 2,5 mm) (e= elaióforos; st= estames; ps= pistilo; mc= calo mediano)



**FIGURA 15.** Dois tipos morfológicos das flores de *Angelonia*, considerando o comprimento total do tubo da corola: **A.** Flor de tubo longo: foto lateral de *A. eriostachys*; o tubo é longo e os lobos curtos fazem com que a corola tenha o aspecto “fechado”, ao contrário do padrão mais comum no gênero. O aspecto das flores de tubo longo lembra o das flores de *Basistemon*; **B.** Flor de tubo curto: foto lateral da flor de *Angelonia goyazensis*; o tubo curto e os longos lobos da corola lembram o aspecto de “boca aberta”, característico de grande parte das espécies de *Angelonia* (Escala = 5 mm)



**FIGURA 16.** Hábito e flores de *Basistemmon silvaticus*: **A.** Flores em vista frontal. Note a extensa região tricômática em cor verde intensa e os estames em posição nototribica. Os cinco lobos da corola são de tamanho semelhante e na região mediana encontra-se o calo branco; **B.** Flor (variedade branca) em vista lateral mostrando a discreta bolsa de óleo. Note que a região glandular verde pode ser vista por transparência; **C.** Hábito da planta. Podem ser observados o caule lenhoso e os espinhos axilares, característico do grupo de espécies a qual pertence.



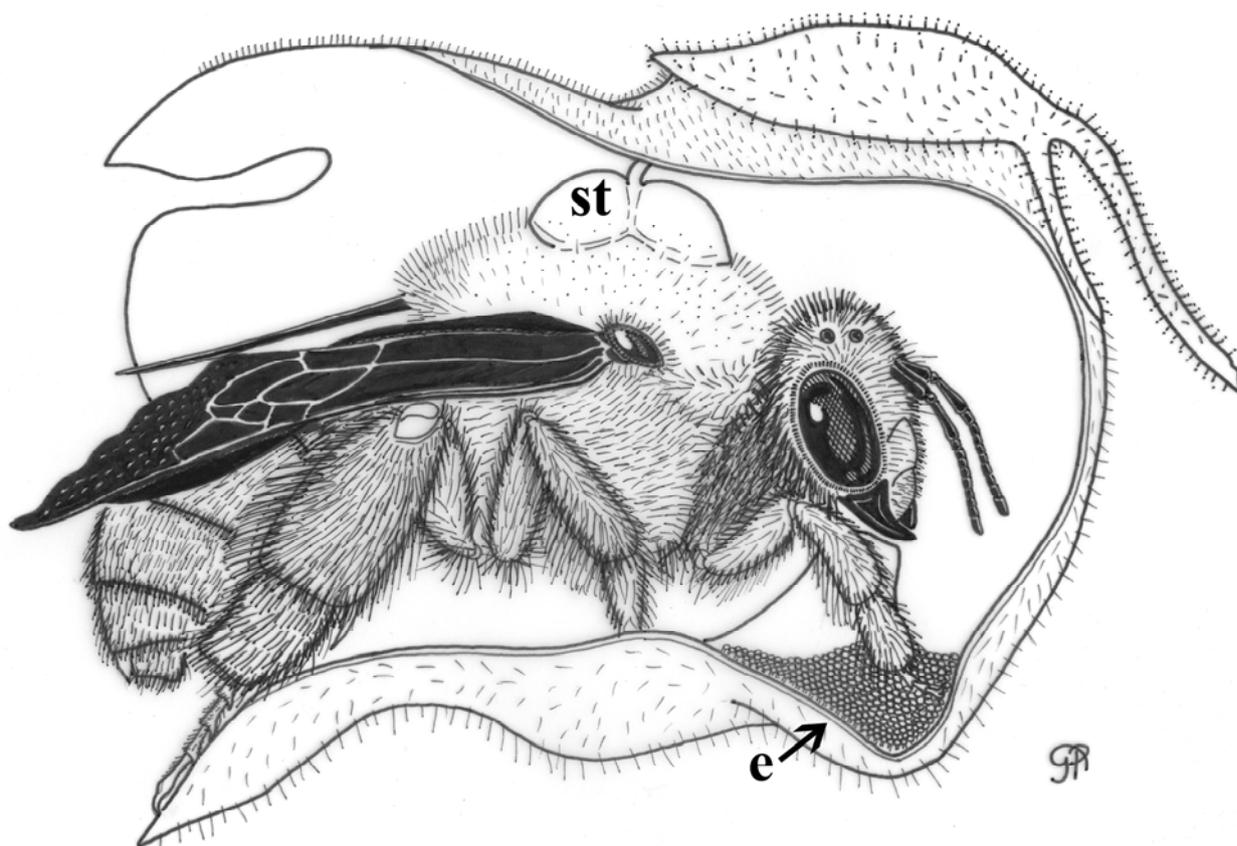
**FIGURA 17.** Labelo: estruturas especializadas das flores de *Angelonia* e *Basistemon*: **A.** Calo mediano (*Basistemon silvaticus*); **B.** Calo proximal bífido e bilobado (*Angelonia cornigera*); **C.** Calo distal, branco e protuberante (*Angelonia eriostachys*); **D.** Calo proximal, longo e bífido e o calo distal, excrescência protuberante, de cor igual ao restante da corola. Note o palato, área profunda e verde (*Angelonia goyazensis*); **E.** Calo proximal, bífido e o calo distal, semelhante ao de *A. goyazensis*, porém menos evidente e coincidente com a curvatura do labelo. Note o palato, bem evidente e verde, imediatamente após o calo proximal (*Angelonia salicariifolia*); **F.** Calo proximal, branco e protuberante, precedido pela região de protuberâncias ou calo distal. Note o formato diferenciado do labelo desta espécie (*Angelonia integerrima*)



**FIGURA 18.** O principal polinizador de *Angelonia integerrima*, *Centris (Hemisiella) vulpecula* em visita as flores: **A.** A fêmea coletando óleo. Note que, devido a profundidade do tubo da corola, todo o corpo da abelha permanece dentro da flor; **B.** Transferência do óleo das pernas anteriores para as posteriores, comportamento que ocorre em intervalos regulares durante a coleta de óleo; **C.** Macho de *C. (H.) vulpecula* em pouso sobre a planta, durante seu comportamento de marcação de território nas flores de *Angelonia*. Esta é uma das posturas que o macho apresenta, além de voar continuamente sobre as flores e perseguir as fêmeas que nela forrageiam.



**FIGURA 19.** Abelhas coletoras de óleo da tribo Centridini, visitantes florais de espécies de *Angelonia*: **A.** *Centris (Xanthemisia) bicolor* forrageando em *Angelonia eriostachys*. As fêmeas de *Centris* fazem esse tipo de vôo de reconhecimento em volta da inflorescência, antes de pousar para explorar o óleo nas flores; **B.** *Centris hyptidis* coletando óleo em *A. cornigera*. Note a posição da abelha, onde pernas anteriores permanecem dentro da flor e o pólen é depositado na região anterior da cabeça (Foto: Antonio Aguiar); **C.** *Centris (Paracentris) burgdorffii* coletando óleo em *A. goyazensis*. De maneira semelhante à figura anterior, note as pernas anteriores em atividade, enquanto a fronte contata os órgãos férteis de *A. goyazensis*.



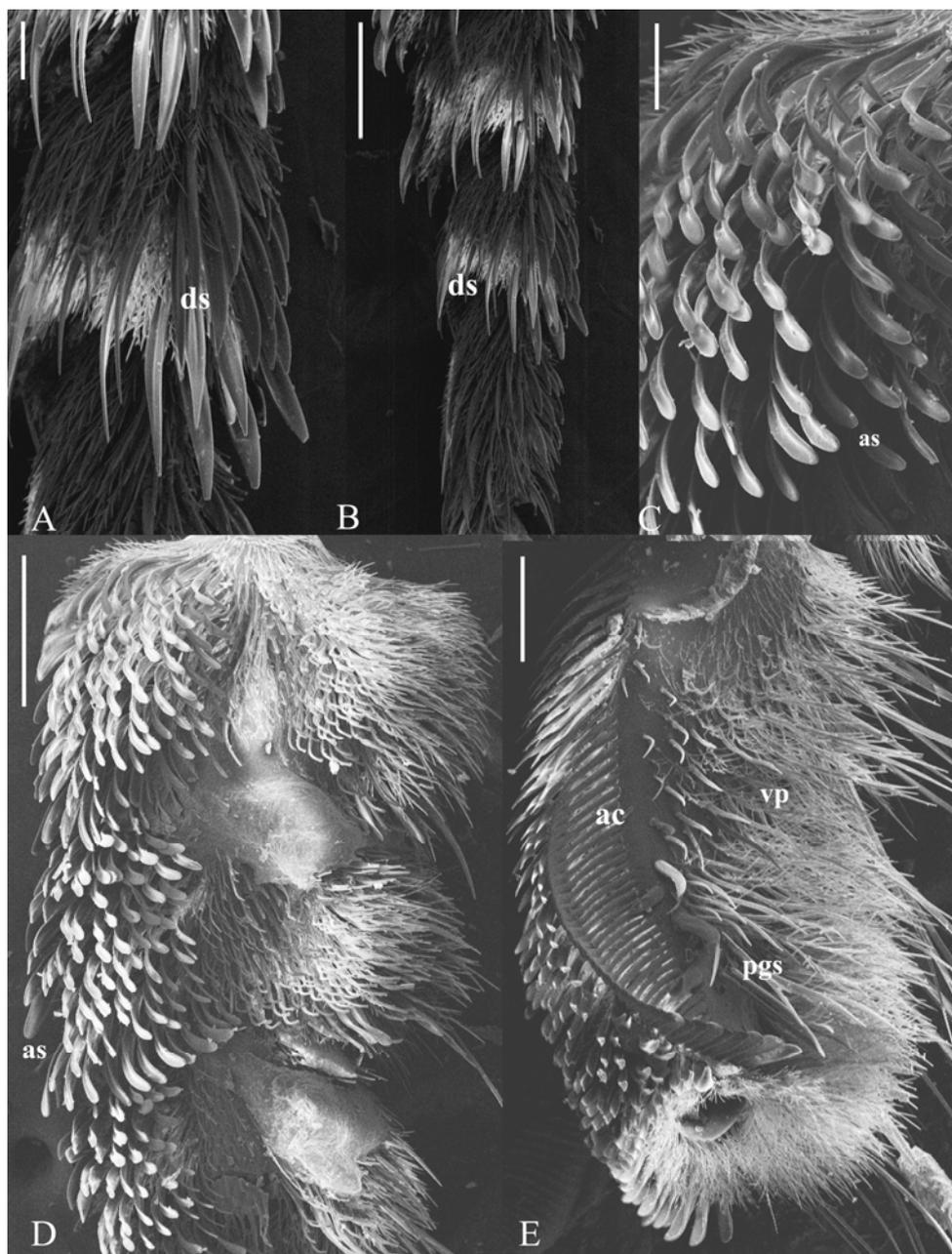
**FIGURA 20.** Exploração dos elaióforos de *Angelonia eriostachys* por *Centris (Paracentris) burgdorffii*: reconstrução do comportamento, a partir da montagem da abelha dentro da flor. A corola cortada lateralmente mostra em seu interior, a região glandular e parte dos estames em posição nototribica. Embora essa espécie seja uma abelha de grande porte, seu corpo permanece quase todo dentro do tubo da corola, o que facilita o acesso e não requer pernas longas para a exploração dos elaióforos. O pólen é depositado sobre o mesoscuto e, posteriormente, serão transferidas para o estigma receptivo de flores em fase feminina



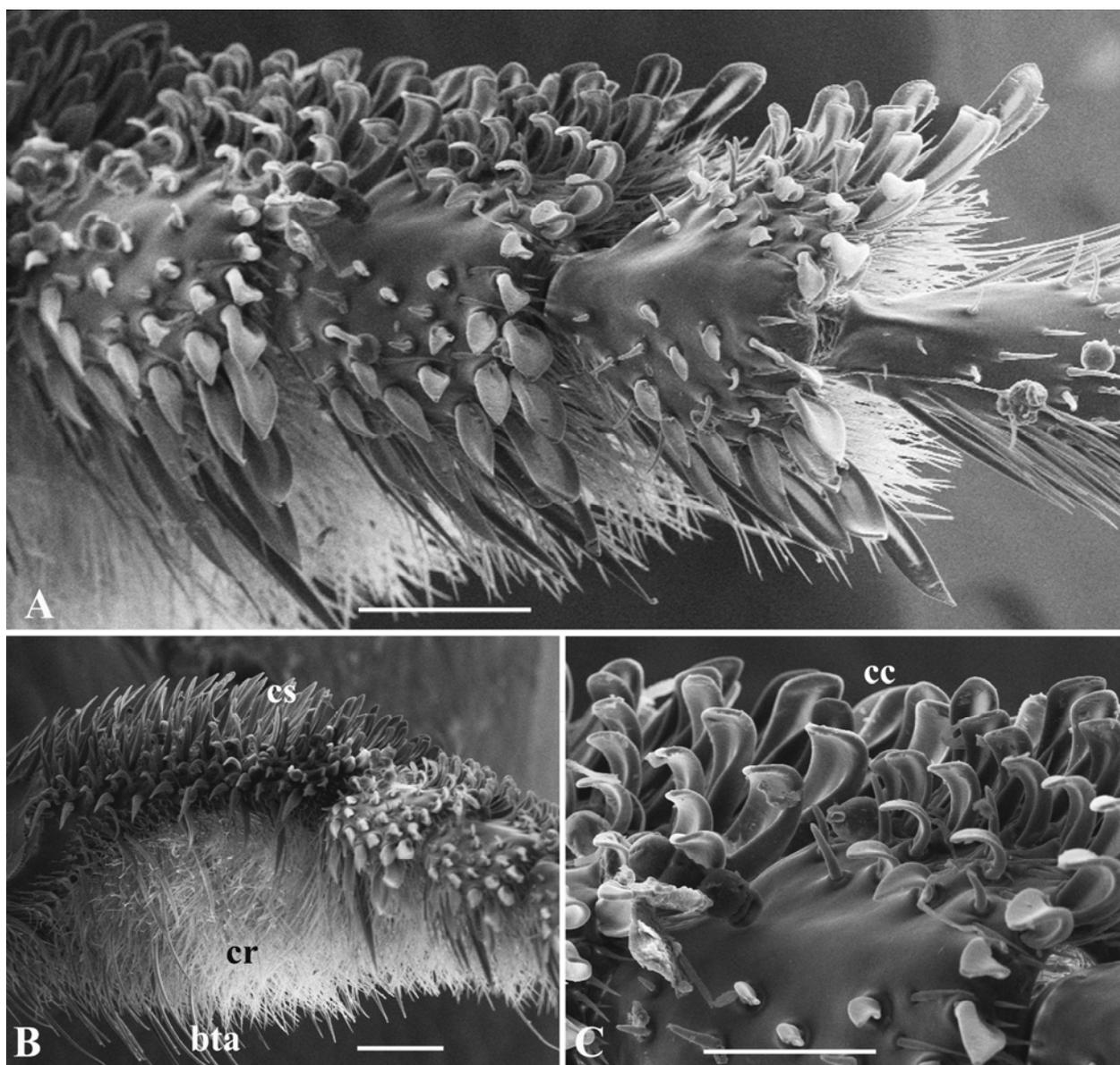
**FIGURA 21.** Abelhas coletoras de óleo da tribo Tapinotaspidini visitantes florais de *Angelonia* e seu comportamento durante a coleta de óleo/pólen: **A - B.** *Chalepogenus* sp. em *A. cornigera* (Fotos: Antonio Aguiar). De maneira semelhante a outros visitantes de *Angelonia*, esta espécie coleta óleo com as pernas anteriores e o pólen é depositado em posição nototribica durante a coleta. Na imagem **B** observa-se a coleta de pólen por estas abelhas. Eventualmente, durante este comportamento, estas abelhas também podem atuar como polinizadores, se o estigma estiver receptivo; **C - E.** *Arhysoceble* sp em *Angelonia goyazensis*. Esta espécie, que atua como polinizador de *A. goyazensis*, também coleta óleo e pólen nas flores. Em **C - D** observa-se a coleta de óleo, que os indivíduos desta espécie realizam com as pernas anteriores, de maneira alternada. Durante a coleta de óleo, observa-se o contato do mesoscuto com as anteras. As fêmeas também podem coletar pólen, de maneira semelhante à espécie anterior, na posição “de cima para baixo”, como observado na figura **E**.



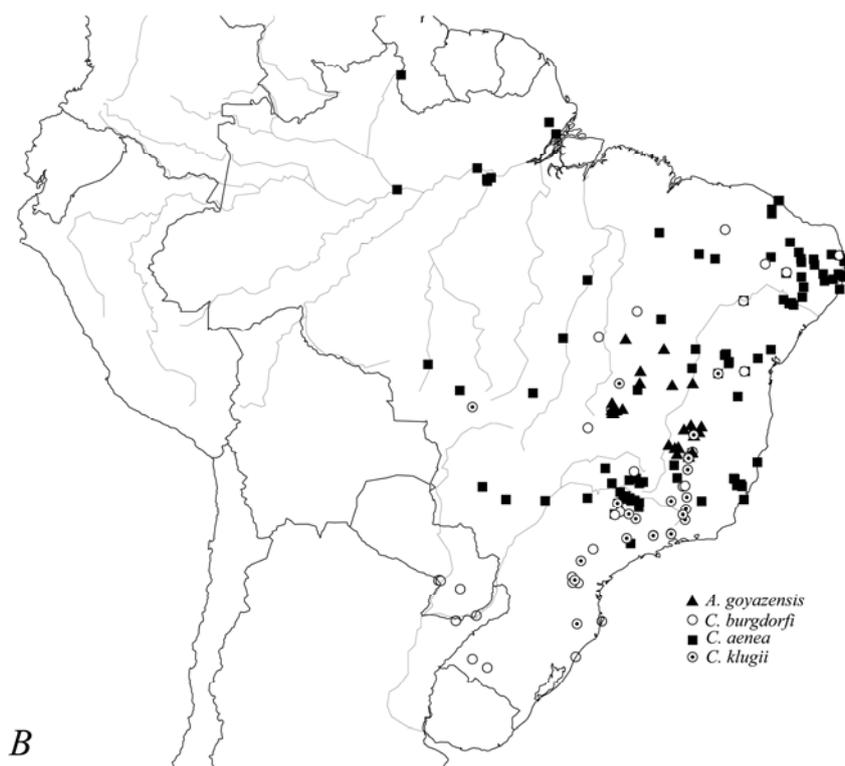
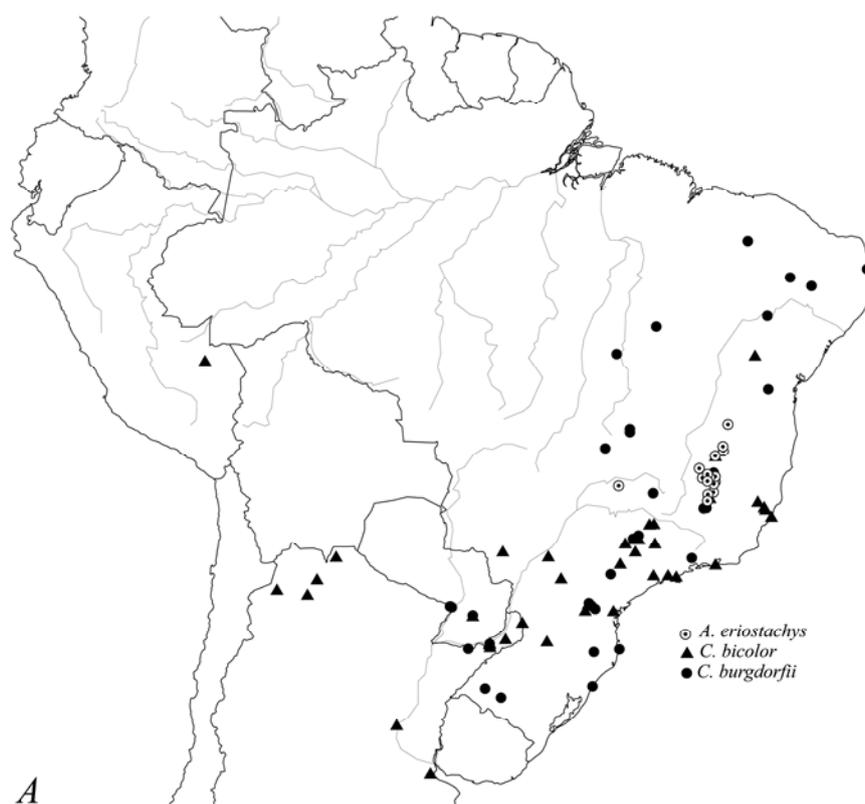
**FIGURA 22.** Visitantes de *Basistemmon silvaticus*: **A.** Fêmea de *Dialectus* sp. coletando pólen. Em sua carga polínica, foi observada grande quantidade do pólen de *B. silvaticus*; **B.** *Caenonomada bruneri* coletando óleo. É possível observar a perna anterior direita dentro da flor, explorando os elaióforos e o contato da frente com os estames. As pernas médias oferecem apoio para a abelha durante a coleta de óleo; **C – D.** Fêmeas de *Centris hyptidoides* coletando óleo. Em ambas as fotos, é possível observar a perna anterior no interior da corola; **C.** Da mesma maneira que ocorre em *Caenonomada*, a frente contata os estames e as pernas médias oferecem apoio; **D.** Apesar da baixa qualidade da imagem, é possível observar que, quando assume esta postura, a fêmea de *C. hyptidoides* é considerada pilhadora de óleo, devido a ausência de contato com os órgãos férteis.



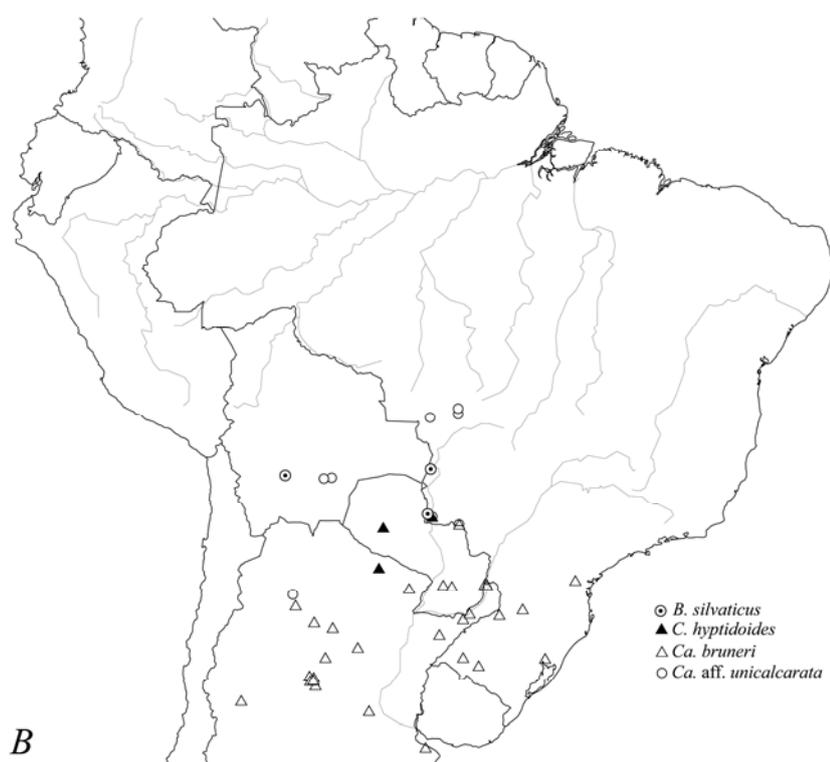
**FIGURA 23.** Microscopia eletrônica de varredura dos aparatos coletores de óleo dos polinizadores especializados em Plantaginaceae, *Caenonomada bruneri* (A – B) e *Centris hyptidoides* (C – E): **A.** Tarsômero 3 (escala= 0,05 mm) da perna anterior, em vista ventral. Note as cerdas dorsais (ds) que formam um conjunto na margem do tarsômero, lembrando um pente; **B.** Tarsômeros 2-4 da perna anterior (escala= 0,2 mm); **C.** Detalhe do tarsômero 2 da perna anterior (escala= 0,05 mm) de *C. hyptidoides*. A superfície anterior (as) é coberta por estas cerdas longas, foliáceas, curvas e com ápice oval. **D.** Tarsômeros 2-4 (escala= 0,2 mm). Além das cerdas foliáceas da superfície anterior, os tarsômeros possuem cerdas simples e curvadas de ápice côncavo, lembrando o formato de uma colher; **E** Basitarso anterior em vista ventral (escala= 0,2 mm). Nesta imagem é possível observar o pente único de cerdas (ac), peculiaridade de *Centris* grupo *hyptidis*, e as cerdas posteriores ao pente (pgs). Dorsalmente ao pente primário existem numerosas cerdas simples foliáceas e na parte ventral (vp) cerdas plumosas entremeadas por cerdas simples e grossas.



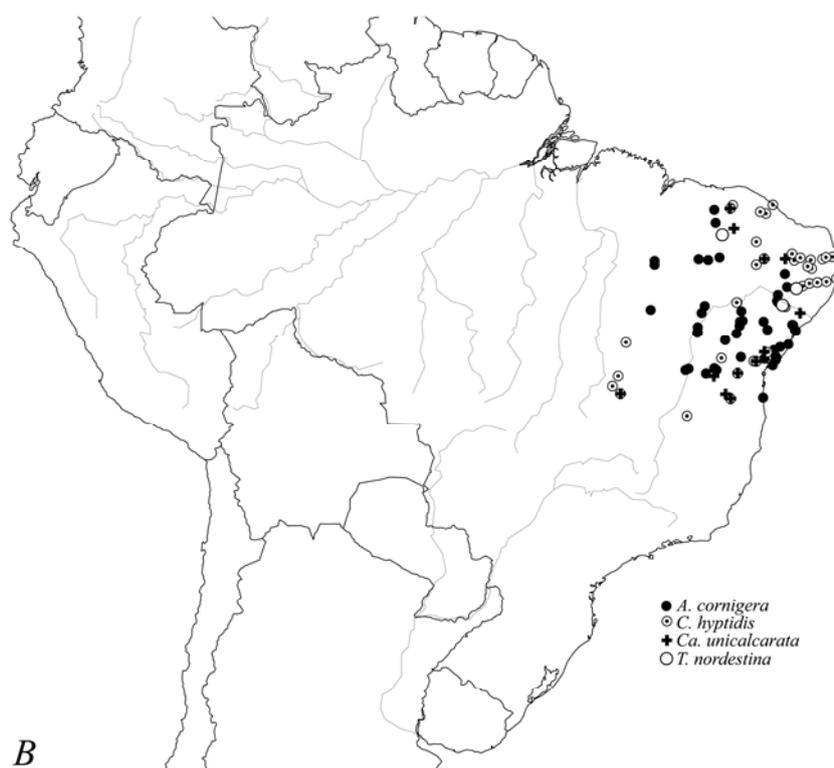
**FIGURA 24.** Microscopia eletrônica de varredura do aparato coletor de óleo de *Chalepogenus* sp., polinizador de *A. cornigera*: **A.** Tarsômeros anteriores 2-4 (escala: 0,03 mm). Os tarsômeros 2 – 4 nesta espécie também são equipados com pêlos especializados na coleta de óleo. Nesta imagem é possível observar que a superfície ventral é coberta por cerdas foliáceas; **B.** Basitarso anterior (bta) (escala: 0,02 mm). Enquanto a superfície anterior é coberta por cerdas simples, largas e grossas (cs), a superfície ventral possui cerdas finas e ramificadas (cr); **C.** Detalhe do tarsômero 3, mostrando as cerdas curvadas (cc) (Escala: 0,01 mm). Estas cerdas possuem um canal mediano longitudinal por onde o óleo escorre



**FIGURA 25.** Distribuição geográfica: **A.** *Angelonia eriostachys* e seus principais polinizadores: *Centris (Xanthemisia) bicolor* e *Centris (Paracentris) burgdorfi*; **B** *Angelonia goyazensis* e seus principais polinizadores: *Centris (Centris) aenea*, *Centris (Paracentris) burgdorfi* e *Centris (Paracentris) klugii*. Ambas espécies enquadram-se no padrão (1), descrito nos resultados, onde a distribuição da planta é restrita, porém os polinizadores apresentam ampla distribuição geográfica.



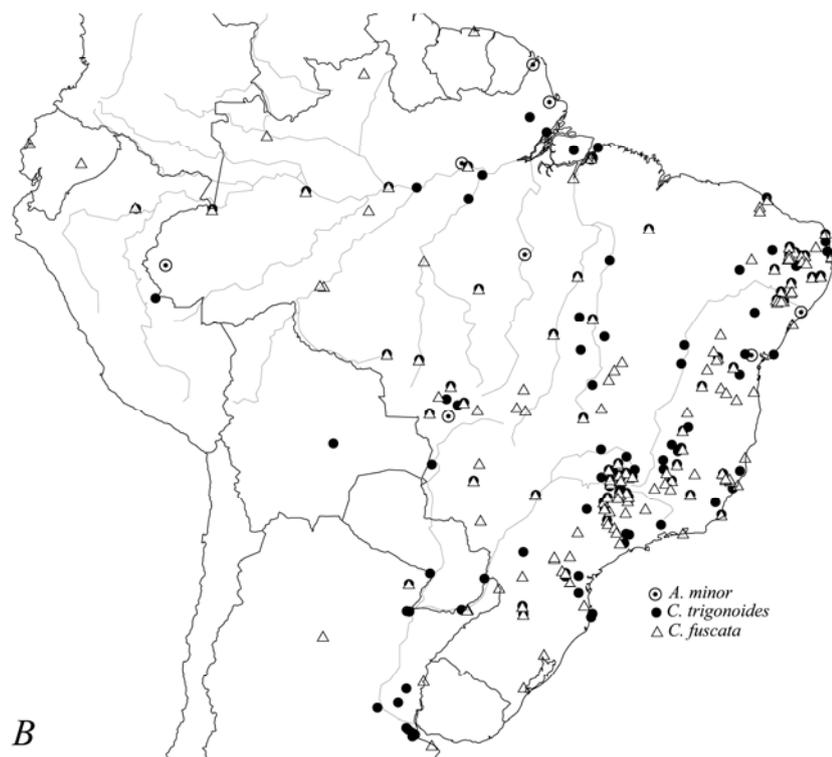
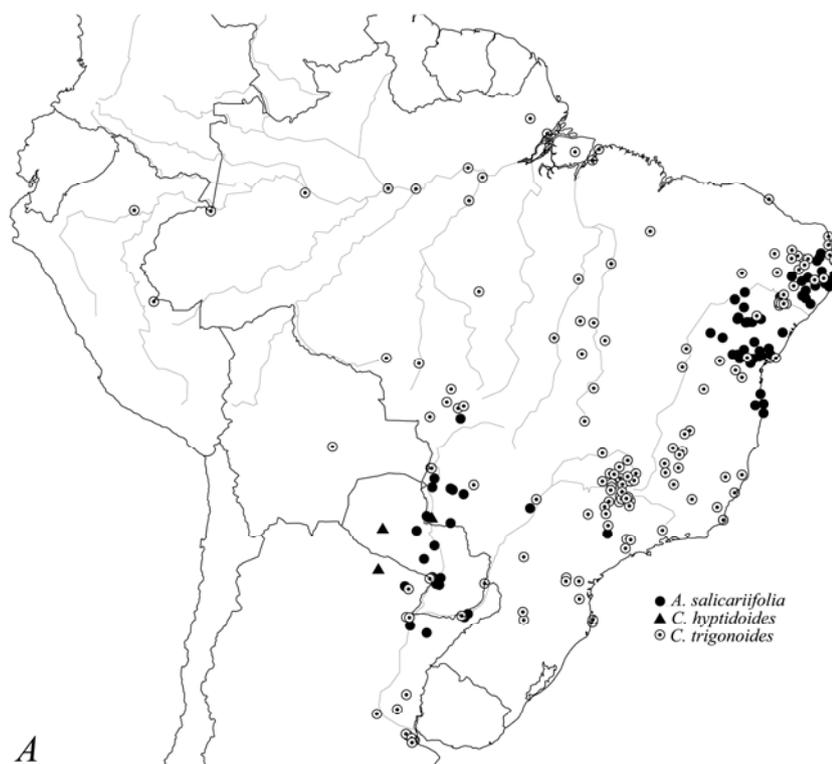
**FIGURA 26.** Distribuição geográfica: **A.** *Basistemom spinosus* e *Arhysoceble* aff. *huberi*. Observa-se a congruência na distribuição entre ambas; **B.** *Basistemom silvaticus* e seus principais polinizadores. *Centris hyptidoides* e *Caenomada bruneri* apresentam distribuição congruente com *B. silvaticus* e relacionadas a distribuição da vegetação do chaco. *Caenomada bruneri* possui distribuição muito mais ampla, e pouco congruente com a distribuição da planta que visita.



**FIGURA 27.** Distribuição geográfica: **A.** *Angelonia pubescens* e seus principais polinizadores: *Centris hyptidis* e *Centris thelyopsis*; **B.** *Angelonia cornigera* e seus principais polinizadores: *Centris hyptidis*, *Caenonomada unicalcarata* e *Tapinotaspis nordestina*. Em ambos os casos observa-se alta sobreposição entre a distribuição da planta e de seus polinizadores



**FIGURA 28.** Distribuição geográfica: **A.** *Angelonia campestris* e seu principal polinizador: *Centris* (*Paracentris*) *xanthomelaena*. Assim como as espécies apresentadas na Fig 27, estas espécies são congruentes em sua distribuição e fortemente associadas a caatinga; **B.** *Angelonia integerrima* e seu principal polinizador. Enquanto *A. integerrima* ocorre, principalmente, no sul do Brasil, *C. (H.) vulpecula* foi coletada principalmente no norte da Argentina e a única área de sobreposição é a localidade onde foram coletadas neste estudo



**FIGURA 29.** Distribuição geográfica: **A.** *Angelonia salicariifolia* e seus principais polinizadores: *Centris hyptidoides* (Chaco) e *Centris (Hemisiella) tarsata* (Caatinga); **B.** *Angelonia minor* e seus principais polinizadores *Centris (Trachina) fuscata* e *Centris (Hemisiella) trigonoides*. Ambas as espécies de plantas possuem distribuição ampla e disjunta e seus polinizadores apresentam pouca sobreposição e estão largamente distribuídas na região Neotropical

## DISCUSSÃO

### *Morfologia floral*

Dentre as Plantaginaceae produtoras de óleo, *Angelonia* apresenta as flores mais especializadas, onde duas bolsas de óleo são bem delimitadas e a corola possui estruturas especializadas no labelo que estão associadas aos visitantes (Vogel 1974, Vogel e Machado 1991). *Angelonia eriostachys*, dentre as espécies do gênero analisadas, é a que mais se aproxima do grupo-irmão, *Basistemon*, pelo desenvolvimento relativamente pequeno das estruturas especializadas do labelo e das bolsas de óleo. *Angelonia integerrima* apresenta características intermediárias entre flores simples, como a de *Basistemon silvaticus*, e mais complexas, como as flores de corola aberta. Embora apresente pouca diferenciação das estruturas do labelo, as flores de *A. integerrima* possuem bolsas de óleo bem-desenvolvidas. As flores de *Angelonia* e *Basistemon* são semelhantes entre si e com as demais Plantaginaceae produtoras de óleo quanto ao tipo de elaióforo (tricomático) e sua localização em bolsas. O gênero *Monopera* é relacionado à *Angelonia*, porém difere pela presença de apenas uma bolsa na corola e ausência de estruturas especializadas no labelo (Barringer 1983). A produção de óleo em Plantaginaceae surgiu apenas uma vez, na linhagem neotropical denominada “clado *Angelonia*” (Albach et al. 2005). Até então, não existe resolução filogenética do clado *Angelonia*, o que dificulta a interpretação do relacionamento entre as características morfológicas das flores de suas diversas linhagens.

As espécies de *Angelonia* que possuem corola pouco profunda e aberta apresentam também calo proximal longo e bifido, ou bilobado no caso de *A. cornigera*, facilitando a utilização desta estrutura como ponto de fixação das mandíbulas dos visitantes. As fêmeas de *Centris hyptidis* em *A. cornigera* foram observadas utilizando o calo proximal para segurar-se na flor, através da fixação das mandíbulas. A utilização dos calos do labelo como ponto de fixação na flor havia sido sugerida no trabalho de Vogel e Machado (1991), que refutaram esta hipótese pela observação de que a cabeça se direcionava para as anteras e não para o calo proximal nas espécies estudadas. Em lugar, estes autores sugeriram que os calos do labelo estão mais relacionados funcionalmente a imposição da postura correta aos visitantes, possibilitando a polinização. Em flores de *A. eriostachys*, as abelhas visitantes entram efetivamente na flor e têm, então, sustentação suficiente para a permanência necessária para a coleta de recurso. Assim, sugere-se que os calos do labelo estejam relacionados à imposição da postura de polinizador, levando o corpo da abelha em direção aos órgãos férteis, mas também a fixação das abelhas coletoras de óleo na flor.

Exceto pelo calo mediano, em *B. silvaticus* não estão presentes calos homólogos aos do labelo de *Angelonia*, porém abelhas de tamanho adequado são capazes de realizar visita legítima. Vogel e Cocucci (1995) destacaram a ausência dos calos nas flores de *Basistemon*, embora também relatassem que *Arhysoceble* aff. *huberi* assumia uma posição semelhante aos visitantes legítimos de *Angelonia*. Em *B. silvaticus*, *A. aff. huberi* não alcança os órgãos reprodutivos devido ao seu tamanho pequeno, visto que a abertura da corola de *B. silvaticus* é maior que de *B. spinosus*.

*Basistemon silvaticus* apresenta elaióforos amplamente distribuídos no interior da corola, porém a extensão e a densidade destes tricomas difere em outras espécies do gênero. Algumas espécies de *Basistemon* apresentam total ausência de tricomas glandulares na corola (*B. bogotensis*, *B. peruvianus*, *B. intermedius*, *B. klugii*) do que se infere que não produzam óleo (Barringer 1985). Presume-se que, a única recompensa oferecida pelas flores destas espécies não-produtoras de óleo aos seus polinizadores seja o pólen, já que apresentam também ausência de nectários. As demais espécies que apresentam elaióforos, possuem diferenciação em sua distribuição e densidade, podendo estar presentes apenas na base da corola (*B. argutus*), apresentar baixa (*B. pulchellus*), intermediária (*B. silvaticus*) ou alta (*B. spinosus*) densidade de tricomas (Barringer 1985).

A transferência de pólen nas espécies de *Angelonia* é conhecida em espécies cujo contato da abelha com os órgãos férteis ocorre através da fronte (Vogel e Machado 1991, Machado et al 2002). A morfologia das flores de espécies que possuem corola profunda e fechada, como *A. eriostachys* e *A. integerrima*, impõe aos seus visitantes o contato com o mesoscuto, ao invés da fronte, já que o corpo do animal adentra totalmente na flor para ter acesso aos elaióforos. Atualmente, não são conhecidos visitantes relacionados às outras espécies pertencentes ao “grupo 1” de Souza (1996): *A. alternifolia*, *A. tomentosa* e *A. verticillata*, porém, devem apresentar este tipo de interação com os visitantes, devido a morfologia semelhante.

A morfologia das espécies de *Angelonia* e *Basistemon* é semelhante às espécies de *Colpias* e *Diascia*, embora estes gêneros pertençam a linhagens distantes, como mostram filogenias recentes que separaram os grupos de Scrophulariaceae s. l., grupo artificial composto por diversas linhagens de origens distintas (Olmstead 2001, Oxelman et al 2005). *Colpias* e *Diascia* são gêneros filogeneticamente próximos e polinizados por abelhas do gênero *Rediviva* (Steiner e Whitehead 1990, 2002, Oxelman et al 2005). Enquanto *Diascia* possui longos esporões que abrigam os elaióforos, em *Colpias* os tricomas glandulares estão abrigados em bolsas discretas e, esta diferença, é fundamental para que requeiram de seus

visitantes características morfológicas distintas (Steiner e Whitehead 1990, 2002). Em *Diascia* são as longas pernas e em *Colpias*, o tamanho do tórax e o comprimento do corpo, as características mais importantes para os polinizadores efetivos (Steiner e Whitehead 1990, 2002). Em *Angelonia*, a pressão seletiva por abelhas de pernas longas, se existir, é muito menor, já que as bolsas de óleo são bem mais acessíveis que os esporões de *Diascia*. Em *Plantaginaceae* a pressão seletiva aos polinizadores está, de maneira análoga a *Colpias*, mais relacionada ao tamanho do corpo, mas também as pernas anteriores das abelhas. Isso foi demonstrado em estudos anteriores, onde a perna das abelhas foi importante para a exploração dos elaióforos de *Angelonia* (Machado et al 2002).

### ***Assembléia de visitantes florais e atividade dos visitantes***

As abelhas do gênero *Centris* foram os visitantes mais frequentes e eficientes da maior parte das espécies estudadas ao lado de *Caenonomada* que foi o mais frequente visitante em *A. cornigera* e *B. silvaticus*. A importância de *Centris* na polinização de *Angelonia* é bem conhecida para todas as espécies já estudadas (Vogel 1974, Vogel e Machado 1991, Machado et al 2002). Em *Basistemon silvaticus*, *Centris* também foi um visitante frequente e legítimo, junto com as duas espécies de *Caenonomada*, porém, no estudo anterior, apenas *Arhysoceble* aff. *huberi* havia sido encontrada em *B. spinosus* (Vogel e Cocucci 1995). O status de polinizador das espécies de *Centris* deve-se, principalmente, ao seu tamanho, que em todos os casos é adequado a exploração correta dos elaióforos com as pernas anteriores e, ao mesmo tempo, o contato dos órgãos férteis com a frente ou mesoscuto. No presente estudo as abelhas do gênero *Centris* não foram observadas coletando pólen ativamente, apesar de este comportamento ter sido registrado nas flores de *Angelonia* estudadas por Vogel e Machado (1991). Isso significa que, além das espécies de *Angelonia*, essas abelhas requerem também outras plantas fontes de néctar e pólen para sua sobrevivência. Algumas espécies, como *Centris* (*H.*) *trigonoides*, *C.* (*Paracentris*) *burgdorfi* e *Centris* *hyptidoides* podem visitar os dois tipos de flor apresentados aqui, em ambos os casos, elas são capazes de explorar os elaióforos e atuar como polinizadoras. Isso demonstra que as peculiaridades morfológicas de cada espécie de *Angelonia* têm pequena influência sobre o comportamento destas abelhas. As flores menos profundas exigem que estas abelhas visitantes segurem-se nas flores, visto que todo o corpo, com exceção das pernas anteriores, permanece fora da flor.

A patrulha de machos de três espécies de *Centris* nas flores de *Angelonia* indica especificidade com a planta, apesar da capacidade destas abelhas em explorar outras fontes de

óleo. Marcação de território através de liberação de substâncias produzidas nas pernas posteriores dos machos ocorre no subgênero *Hemisiella* (Coville et al 1986, Frankie et al 1988, Vinson et al 1996). Estes machos são capazes de reconhecer as fontes de óleo das fêmeas e, nestas plantas, realizam seu território.

Apenas cinco, dentre os 12 gêneros de Tapinotaspidini foram registrados em *Angelonia* e *Basistemon*: *Arhysoceble*, *Caenonomada*, *Chalepogenus*, *Lophopedia* e *Tapinotaspis*. Destes, apenas *Arhysoceble*, *Caenonomada* e *Tapinotaspis* haviam sido registrados anteriormente em Plantaginaceae para coleta de óleo (Vogel e Machado 1991, Vogel e Cocucci 1995, Machado et al 2002, Gonçalves e Melo 2005, Aguiar e Melo 2009). Com exceção das espécies de *Caenonomada* e *Tapinotaspis*, todas as outras espécies de Tapinotaspidini foram observadas coletando também pólen em *Angelonia* ou em *Basistemon*. A coleta de pólen e óleo ao mesmo tempo indica o uso desta fonte no provisionamento da cria das espécies de *Arhysoceble*, *Chalepogenus* e *Lophopedia*.

A presença de *Tetrapedia* nas flores de *Angelonia* é esporádica e ilegítima. Essas abelhas são visitantes ilegítimos de todas as espécies produtoras de óleo que visitam (Sazima e Sazima 1989, Vogel e Machado 1991, Singer e Cocucci 1999, Sigrist e Sazima 2009). Aparentemente são generalistas e uniformemente semelhantes em seus aparatos coletores de óleo. A visita em *Angelonia* e *Basistemon* trata-se, portanto, de um caso de oportunismo por parte destas abelhas que se aproveitam da sua grande capacidade de explorar fontes alternativas de óleo e pólen.

Em *Basistemon*, *Monttea* (Simpson et al 1990) e *Angelonia* (Vogel & Machado 1991, Machado et al. 2002) as abelhas coletoras de pólen são caracterizadas pela visita ilegítima, raramente ou nunca atuando como polinizadores, e sim como pilhadoras do recurso. Em *Monttea aphylla*, espécies de *Dialictus* (Halictinae), *Chilicola* (Colletinae), *Epanthidium* (Megachilinae) e *Anthophorula* (Apinae) coletam pólen na condição de pilhadoras (Simpson et al. 1990). Em *Angelonia pubescens* foram observadas espécies de Meliponini coletando pólen ou óleo, embora não apresentem estruturas especializadas para exploração dos elaióforos (Vogel e Machado 1990).

A composição da assembléia de visitantes das espécies de *Angelonia cornigera* e *A. salicariifolia* variou entre as populações estudadas no presente estudo e em estudos anteriores. Na Caatinga de Pernambuco, *A. cornigera* foi visitada por duas espécies altamente especializadas, *C. hyptidis* e *Tapinotaspis nordestina* (Machado et al. 2002), e no Piauí foram observados também *Caenonomada unicalcarata* e *Chalepogenus* sp, além das espécies de Pernambuco. Todas estas espécies foram consideradas polinizadores de *Angelonia cornigera*.

*Angelonia salicariifolia*, espécie com distribuição ampla e disjunta, tanto no Chaco de Porto Murtinho quanto na Caatinga em Pernambuco (Vogel e Machado 1991) foi visitada por espécies de *Centris* altamente generalistas e com distribuição ampla, como *Centris fuscata* (na Caatinga) e *Centris (Heterocentris) analis* (no Chaco). Os visitantes observados em uma localidade são apenas um pequeno espectro da grande variedade de interações que uma espécie pode apresentar ao longo de sua distribuição geográfica, principalmente, em espécies com ampla distribuição, como *A. salicariifolia*. Destaca-se a importância do estudo de comunidades de plantas e polinizadores em localidades distintas, para que o maior número de interações da mesma espécie sejam observadas.

Os insetos observados em *A. integerrima*, além das abelhas e dos besouros *Trichalltica* sp, não coletavam efetivamente qualquer recurso. A presença de moscas e vespas nas flores de Plantaginaceae pode representar um caso de predação ou relação agonística e prejudicial à reprodução destas plantas. Assim também ocorre com os bezouros *Trichalltica* sp que, em grande quantidade, exploram as flores de *A. integerrima* em busca por pólen e local de cópula. Os besouros da tribo Alticini são importantes herbívoros comedores de pólen (Linzmeier e Ribeiro-Costa 2009), prejudicando certamente a reprodução das plantas onde se alimenta.

#### ***Abelhas coletoras de óleo e suas fontes de lipídeos florais***

As flores de *Angelonia* e *Basistemon* são altamente especializadas do ponto de vista funcional (Fenster et al 2004). Mas, a mesma espécie (e.g. *A. integerrima*) pode receber até 18 espécies de visitantes florais na mesma localidade, denotando um sistema generalista do ponto de vista ecológico (Waser et al 1996). A especialização nos sistemas de polinização tem sido considerada menos vantajosa e menos comum que a generalização (Waser et al 1996, Herrera 2005). Em sistemas especializados, como é o caso das plantas produtoras de óleo, observa-se em escala geográfica, uma generalização em relação ao número de espécies visitantes (Cosacov et al 2008). *Angelonia cornigera*, em Pernambuco, foi visitada por duas espécies de abelhas (Machado et al 2002), mas a soma dos visitantes encontrados no Piauí totalizam quatro espécies de gêneros diferentes.

Grande parte das espécies visitantes de *Angelonia* e *Basistemon* visita também outras fontes de óleo (Tabela 5). Malpighiaceae é a principal fonte de recurso para *Centris* e também para Tapinotaspidini. Entre os visitantes de *Angelonia* e *Basistemon*, a especialização ocorre nos grupos mais basais de Centridini e Tapinotaspidini, respectivamente *Centris* grupo *hyptidis* e *Caenonomada*, grupos que coletam óleo principalmente em Plantaginaceae. *Centris*

*hyptidis* e *Tapinotaspis nordestina* é o caso mais evidente de adaptação às flores de *Angelonia*, devido à presença de pernas desproporcionalmente longas (Machado et al. 2002), podendo ser comparadas a algumas espécies do gênero *Rediviva* adaptadas a coleta de óleo nos esporões de *Diascia* (Steiner e Whitehead 1990, 1991). Esta modificação é única dentro de *Centris* grupo *hyptidis*, já que as outras espécies não possuem pernas anteriores desproporcionalmente alongadas como *C. hyptidis* (Vivalo e Melo 2009). As espécies do grupo *hyptidis*, estão relacionadas filogeneticamente a *Wagencknechtia* (F. Vivallo, com. pessoal), subgênero estritamente associado a outro gênero de Plantaginaceae que produz óleo, *Monttea* (Simpson et al 1990). O fato de não possuírem pernas tão longas, não impede que *Centris thelyopsis* e *Centris hyptidoides*, as outras espécies que compõem o grupo *hyptidis*, explorem corretamente as flores de *Angelonia* e *Basistemon*.

As espécies do gênero *Tapinotaspis* ocorrem predominantemente no sul da América do Sul, em áreas de Chaco e Pampa (Roig-Alsina 2003). Todas as espécies possuem as pernas médias alongadas em ambos os sexos (Roig-Alsina 2003). Esta adaptação está ligada a coleta de óleo nas corolas de *Nierembergia*, que oferece vantagens a exploração com as longas pernas e beneficiou-se desta adaptação nas *Angelonia* no nordeste brasileiro (Cocucci 1991). Além de *Angelonia* e *Nierembergia* (Solanaceae) (Cocucci 1991), as abelhas deste gênero visitam *Sysirinchium* (Iridaceae) (Cocucci et al 2000), todas com elaióforos tricomáticos, mas morfologicamente distintas.

Cocucci et al (2000) relataram a visita de *Caenonomada bruneri* em *Cypella* (Iridaceae), confirmada pela análise da carga polínica da mesma fêmea porém, a coleta de óleo nesta planta não foi observada diretamente. Recentemente, Aguiar e Melo (2009) revistram a coleta de óleo por *Caenonomada* em *Angelonia* e *Monopera*. O presente estudo amplia o registro da associação para um terceiro gênero de Plantaginaceae, *Basistemon*.

Espécies de *Chalepogenus* exploram flores com elaióforos tricomáticos: Calceolariaceae, Iridaceae, Solanaceae (Roig-Alsina 1999), além de Plantaginaceae. As duas espécies de *Chalepogenus* coletadas aqui são novas, e assim não possuem outros registros de fontes de óleo.

### ***Morfologia do elaióspato***

O elaióspato das três espécies descritas morfologicamente aqui está restrito às pernas anteriores e, portanto, seria menos eficientes em explorar fontes de óleo em

Malpighiaceae, que é beneficiada pelo padrão *four-legged*, característico de Centridini (Neff e Simpson 1981). Entre os Tapinotaspidini, o padrão *four-legged* só é encontrado em *Monoeca* (Cocucci et al. 2000). Porém, diversas espécies dentro da tribo exploram as flores de Malpighiaceae, sendo através de visitas legítimas (*Monoeca*) ou ilegítimas (*Paratetrapedia s. l.*) (Sigrist e Sazima 2004). Como discutido na sessão anterior, as flores de *Angelonia* e *Basistemon* são semelhantes morfologicamente e exigem dos seus visitantes as mesmas habilidades na coleta do óleo e na atuação como polinizadores. Ou seja, aparatos coletores adaptados nas pernas anteriores e a capacidade de contatar os órgãos reprodutivos em posição nototribica.

O prolongamento do elaióspato para os tarsômeros, além do basitarso, nas três espécies estudadas, representa uma adaptação à exploração de elaióforos localizados em bolsas, como os de Plantaginaceae, que exigem um maior alcance por parte das abelhas. Em *Colpias mollis* (Scrophulariaceae) os óleos são produzidos em bolsas semelhantes e seu polinizador *Rediviva albifasciata*, também possui elaióspatos nos tarsômeros (Steiner e Whitehead 2002).

### ***Congruência entre distribuição geográfica das plantas e seus potenciais polinizadores***

Em geral, as espécies de *Angelonia* com ampla distribuição (*A. salicariifolia* e *A. minor*) foram visitadas por abelhas cuja distribuição também é ampla e coletam óleo em outras fontes (Tabela 5). Por outro lado, as espécies com distribuição restrita, como *A. eriostachys* e *A. goyazensis* são visitadas por abelhas com ampla distribuição e que coletam óleo em outras fontes (Tabela 5).

As espécies de abelhas com distribuição congruente com suas fontes de óleo são também aqueles cujos registros florais para coleta de óleo restringem-se a Plantaginaceae: *Caenonomada* spp., *Centris grupo hyptidis* e *Tapinotaspis nordestina*. Em todos os casos, trata-se de espécies estreitamente relacionadas aos dois biomas, o Chaco e a Caatinga. As três espécies de *Angelonia* mencionadas aqui, típicas da Caatinga, *A. campestris*, *A. cornigera*, *A. pubescens*, são polinizadas por abelhas, cujas distribuições também são exclusivas ou características deste bioma.

A relação entre espécies de Chaco e Caatinga também está presente em *Caenonomada* (Zanella 2002b). *Caenonomada* aff. *unicalcarata* coleta óleo em *Monopera perennis* (Aguiar e Melo 2009), cuja distribuição também se restringe as áreas de Chaco do Brasil e Paraguai. Então, a distribuição de *C. aff. unicalcarata* pode estar associada não

somente a *Basistemon*, mas as outras Plantaginaceae relacionadas, *Monopera* e *Angelonia*. *Caenonomada bruneri*, cujas fêmeas também coletam óleo em *A. salicariifolia* na mesma localidade (Aguiar e Melo 2009), possui distribuição bem mais ampla, ocorrendo até os estados do sul do Brasil. Embora não se conheça as fontes de óleo para esta espécie nas localidades além dos limites da distribuição de *Basistemon*.

**TABELA 5.** Abelhas visitantes das espécies de *Basistemon* e *Angelonia* estudadas até momento e suas fontes de óleo. A compilação destes dados foi realizada através da literatura (referências encontram-se no final da tabela).

Abelhas coletoras de óleo		Fontes de óleo		Referências
CENTRIDINI	Família	Espécie		
<i>Centris (Centris) aenea</i>	Malpighiaceae	<i>Malpighia emarginata</i>		14
		<i>Mcvaughia bahiana</i> , <i>Byrsonima sericea</i> , <i>Byrsonima intermedia</i> , <i>Banisteropsis</i> <i>pubipetala</i> , <i>Heteropterys byrsonimifolia</i>		2
	Plantaginaceae	<i>Mcvaughia bahiensis</i> , <i>Mascagnia rigida</i>		4
		<i>Angelonia salicariifolia</i> <sup>a</sup>		4
		<i>Angelonia goyazensis</i>		22
<i>Centris (Hemisiella) tarsata</i>	Malpighiaceae	<i>Malpighia emarginata</i>		14
		<i>Malpighia glabra</i> , <i>Mcvaughia bahiana</i> , <i>Stygmaphyllon auriculatum</i>		4
	Plantaginaceae	<i>Angelonia salicariifolia</i> <sup>a</sup> , <i>Angelonia</i> <i>campestris</i> <sup>b</sup>		3, 22
		<i>Angelonia salicariifolia</i> <sup>a</sup>		3, 22
<i>Centris (Hemisiella) trigonoides</i>	Krameriaceae	<i>Krameria bahiana</i>		10
	Malpighiaceae	<i>Malpighia glabra</i> , <i>Mcvaughia bahiensis</i> ,		4
	Plantaginaceae:	<i>Angelonia salicariifolia</i> <sup>a</sup>		20, 22
<i>Centris (Hemisiella) vulpecula</i>	Plantaginaceae	<i>Angelonia integerrima</i>		22
	Malpighiaceae	<i>Byrsonima</i> sp		
<i>Centris (Heterocentris) analis</i>	Malpighiaceae	<i>Malpighia emarginata</i>		14
		<i>Banisteriopsis muricata</i> , <i>Heteropteris</i> <i>acerata</i>		15
	Plantaginaceae	<i>Angelonia salicariifolia</i>		22
<i>Centris (Melacentris) obsoleta</i>	Malpighiaceae	<i>Malpighia emarginata</i>		14
	Plantaginaceae	<i>Angelonia salicariifolia</i>		20
<i>Centris (Paracentris) burgdorffii</i>	Krameriaceae	<i>Krameria tomentosa</i>		6
		<i>Krameria argentea</i> , <i>Krameria</i> <i>grandiflora</i> ,		16
		<i>Krameria latifolia</i>		21
	Plantaginaceae	<i>Angelonia goyazensis</i> , <i>Angelonia</i> <i>eristachys</i>		22
	Malpighiaceae	<i>Byrsonima crassa</i> , <i>Byrsonima</i> <i>coccolobifolia</i> , <i>Byrsonima laxiflora</i> , <i>Byrsonima subterranea</i> , <i>Byrsonima</i> <i>verbascifolia</i> , <i>Stigmaphylum</i> <i>lalandianum</i>		12
		<i>Byrsonima crassa</i> , <i>Byrsonima laxiflora</i> , <i>Byrsonima subterranea</i> , <i>Byrsonima</i> <i>verbascifolia</i>		5
		<i>Byrsonima psilandra</i>		11
		<i>Stigmaphylum lalandianum</i>		21
		<i>Stigmaphylum lalandianum</i>		9
<i>Centris (Paracentris) klugii</i>	Plantaginaceae	<i>Angelonia goyazensis</i>		22
	Malpighiaceae	<i>Byrsonima dealbata</i>		22
		<i>Byrsonima variabilis</i>		8
<i>Centris (Paracentris) xanthomelaena</i>	Plantaginaceae	<i>Angelonia salicariifolia</i>		19
		<i>Angelonia campestris</i>		

<i>Centris (Trachina) fuscata</i>	Malpighiaceae	<i>Malpighia emarginata</i>	14
	Plantaginaceae	<i>A. salicariifolia</i>	20
		<i>Angelonia minor</i>	18
<i>Centris (Xanthemisia) bicolor</i>	Malpighiaceae	<i>Byrsonima sericea</i>	A. Aguiar, com. pessoal
		<i>Banisteriospis muricata</i>	15
	Plantaginaceae	<i>Angelonia eriostachys</i>	22
<i>Centris hyptidis</i>	Plantaginaceae	<i>Angelonia cornigera</i>	13
		<i>Angelonia pubescens</i>	4, 20
	Plantaginaceae	<i>Basistemom silvaticus</i>	22
<i>Centris hyptidoides</i>	Plantaginaceae	<i>Angelonia salicariifolia</i>	22
		<i>Angelonia pubescens</i>	17

### TAPINOTASPIDINI

<i>Arhysoceble picta</i>	Iridaceae	<i>Cypella herbertii</i>	22
	Plantaginaceae	<i>Angelonia integerrima</i>	22
<i>Arhysoceble</i> sp	Plantaginaceae	<i>Angelonia goyazensis</i>	22
<i>Arhysoceble</i> aff. <i>huberi</i>	Malpighiaceae	<i>Janusia guaranitica</i>	22
	Plantaginaceae	<i>Basistemom silvaticus</i>	
		<i>Basistemom spinosus</i>	19
<i>Arhysoceble huberi</i>	Plantaginaceae	<i>Angelonia pubescens</i>	20
<i>Arhysoceble dichropoda</i>	Plantaginaceae	<i>Angelonia integerrima</i>	11
<i>Caenomomada bruneri</i>	Plantaginaceae	<i>Angelonia salicariifolia</i>	22
		<i>Basistemom silvaticus</i>	
		<i>Monopera perennis</i>	3
	Iridaceae	<i>Cypella gracilis</i> <sup>c</sup>	7
<i>Caenomomada unicalcarata</i>	Plantaginaceae	<i>Angelonia cornigera</i>	3, 22
<i>Caenomomada</i> aff. <i>unicalcarata</i>	Plantaginaceae	<i>Basistemom silvaticus</i>	22
<i>Chalepogenus</i> aff. <i>luciane</i> <sup>d</sup>	Plantaginaceae	<i>Angelonia integerrima</i>	22
<i>Chalepogenus</i> sp <sup>d</sup>	Plantaginaceae	<i>Angelonia cornigera</i>	22
<i>Lophopedia nigrispinis</i>	Malpighiaceae	<i>Byrsonima myricifolia</i>	1
		<i>Banisteriops</i> cf. <i>muricata</i>	1
	Plantaginaceae	<i>Angelonia integerrima</i>	22
<i>Tapinotaspis nordestina</i>	Plantaginaceae	<i>Angelonia cornigera</i>	13, 22

*Notas:* a. Citada como *Angelonia hirta*; b. Citada como duas espécies *Angelonia bisaccata* e *A. hookeriana*; c. A coleta de óleo foi inferida indiretamente através do pólen de Iridaceae presente na escopa de uma fêmea de *C. bruneri*; d. Fontes de óleo para outras espécies do gênero: Calceolariaceae, Iridaceae e Solanaceae (Roig-Alsina 2003).

*Referências:* 1. Aguiar 2009; 2. Aguiar e Gaglianone 2005; 3. Aguiar e Melo 2009; 4. Aguiar et al. 2003; 5. Barros 1992; 6. Camarotti 2004; 7. Cocucci et al. 2000; 8. Freitas e Sazima 2006; 9. Gaglianone 2003; 10. Gimenes e Lobão 2006; 11. Gonçalves e Melo 2005; 12. Machado 2004; 13. Machado et al. 2002; 14. Oliveira e Schlindwein 2009; 15. Sazima e Sazima 1989; 16. Simpson 1989; 17. Vivallo e Melo 2009; 18. Vogel 1974; 19. Vogel e Cocucci 1995; 20. Vogel e Machado 1991; 21. Zanella 2002b; 22. Presente estudo.

## Considerações Finais

As flores das Plantaginaceae produtoras de óleo estudadas foram visitadas principalmente por abelhas coletoras de óleo da tribo Centridini e Tapinotaspidini. Algumas delas com estruturas morfológicas bem adaptadas para alcançar e coletar este recurso. Na maioria dos casos as espécies coletoras de óleo foram consideradas polinizadoras.

Os visitantes florais de *A. eriostachys*, *A. goyazensis* e *Basistemon silvaticus* foram registrados pela primeira vez. A primeira espécie é endêmica dos campos rupestres de Minas Gerais é considerada ameaçada. Assim, dados sobre seus potenciais polinizadores são importantes para um plano para sua preservação. Com o presente estudo foram acrescentados dados sobre ocorrências das abelhas e plantas da síndrome do óleo, permitindo também uma discussão sobre as sobreposições na distribuição geográfica das espécies envolvidas.

## Referências Bibliográficas

- Ab'Saber NA (1977) Domínios morfoclimáticos da América do Sul, primeira aproximação. *Geomorfol* 52: 1-21
- Aguiar AJC (2006) Revisão e análise filogenética do gênero *Paratetrapedia* (Hymenoptera, Apidae, Tapinotaspidini). Tese de doutorado, Universidade Federal do Paraná
- Aguiar AJC (2009) Taxonomic revision of the bee genus *Lophopedia* (Hymenoptera, Apidae, Tapinotaspidini). *Zootaxa* 2193: 1-52
- Aguiar AJC, Melo GAR (2009) Notes on oil sources for the bee genus *Caenonomada* (Hymenoptera, Apidae, Tapinotaspidini). *Rev Bras Entomol* 53: 154-156
- Aguiar AJC, Melo GAR, Rozen Jr JG, Alves-dos-Santos I (2004) Synopsis of the nesting biology of Tapinotaspidini bees (Apidae: Apinae). In: Hartfelder KH et al. (eds) Proceedings of the 8th IBRA International Conference on Tropical Bees and VI Encontro sobre Abelhas, Ribeirão Preto, Brasil
- Aguiar CML, Gaglianone MC (2003) Nesting biology of *Centris* (*Centris*) *aenea* Lepeletier (Hymenoptera, Apidae, Centridini). *Rev Bras Zool* 20: 601-606
- Aguiar CML, Garófalo CA (2004) Nesting biology of *Centris* (*Hemisiella*) *tarsata* Smith (Hymenoptera, Apidae, Centridini). *Rev Bras Zool* 21: 477-486
- Aguiar CML, Zanella FCV, Martins CF, Carvalho CAL (2003) Plantas visitadas por *Centris* spp. (Hymenoptera: Apidae) na Caatinga para obtenção de recursos florais. *Neot Entom* 32: 247-259
- Albach DC, Meudt HM, Oxelman B (2005) Piecing together the “new” Plantaginaceae. *Am J Bot* 92: 297-315
- Alcock J, Jones CE, Buchmann SL (1977) Male mating strategies in the bee *Centris pallida* Fox (Anthophoridae: Hymenoptera). *Am Nat* 111: 145-155
- Alexander BA, Michener CD (1995) Phylogenetic studies of the families of short-tongued bees (Hymenoptera, Apoidea). *Univ Kansas Sci Bull* 55: 377-424
- Allem AC, Valls JFM (1987) Recursos forrageiros do Pantanal Mato-Grossense. EMBRAPA-CENARGEM, Brasília
- Alves-dos-Santos I (1999) Abelhas e plantas melíferas da mata atlântica, restinga e dunas do litoral norte do estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Rev Bras Entomol* 43: 191-223
- Alves-dos-Santos I, Gaglianone MC, Machado IC (2007) Historia natural das abelhas coletoras de oleo. *Oecol Bras* 11: 544-557.
- Alves-dos-Santos I, Melo GAR, Rozen J (2002) Biology and immature stages of the bee tribe Tetrapediini. *Am Mus Novitates* 3377
- Azevedo AA (2008) Fauna de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) nos campos rupestres da cadeia do espinhaço e biogeografia de espécies endêmicas em formações campestres altimontanas do centro-leste do Brasil. Tese de doutorado. Universidade Federal de Minas Gerais.
- Azevedo AA, Faria-Jr LRR (2007) Nests of *Phacellodomus rufifrons* (Wied, 1821) (Aves: Furnariidae) as sleeping shelter for a solitary bee species (Apidae: Centridini) in southeastern Brazil. *Lundiana* 8: 53-55
- Azevedo AA, Silveira FA, Aguiar CML, Pereira VS (2008) Fauna de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) nos campos rupestres da Cadeia do Espinhaço (Minas Gerais e Bahia, Brasil): riqueza de espécies, padrões de distribuição e ameaças para a conservação. *Megadivers* 4: 154-181
- Barringer K (1981) A revision of *Angelonia* (Scrophulariaceae). PhD Dissertation, University of Connecticut
- Barringer K (1983) *Monopera*, a new genus of Scrophulariaceae from South America. *Brittonia* 35: 111-114

- Barringer K (1985) Revision of the genus *Basistemon* (Scrophulariaceae). *Syst Bot* 10: 125-133
- Barros M (1992) Fenologia da floração, estratégias reprodutivas e polinização de espécies simpátricas do gênero *Byrsonima* Rich (Malpigiaceae). *Rev Bras Biol* 52: 343-353
- Buchmann S (1987) The ecology of oil flowers and their bees. *Ann Rev Ecol Syst* 18: 343-369
- Buchmann SL, Buchmann MD (1981) Anthecology of *Mouriri myrtiloides* (Melastomataceae, Memecylae), an oil flower in Panama. *Biotropica* 13: 7-24
- Buschini MLT (2006) Species diversity and community structure in trap-nesting bees in southern Brazil. *Apidol* 37: 58-66
- Camarotii MF (2004) Comunidade de abelhas, nidificação de abelhas solitárias em cavidades preexistentes (Hymenoptera: Apoidea) e interação abelha-planta na Reserva Biológica Guaribas, Mamanguape, Paraíba, Brasil. Tese de doutorado, Universidade Federal da Paraíba
- Cane JH (1987) Estimation of bee size using intertegular span (Apoidea). *J Kansas Entomol Soc* 60: 145-17
- Cane JH, Eickwort GC, Wesley FR, Spielholz J (1983) Foraging, grooming, and mating behaviors of *Macropis nuda* (Hymenoptera, Melittidae) and use of *Lysimachia ciliata* (Primulaceae) oils in larval provisions. *Am Midl Nat* 110: 257-264
- Cocucci AA (1991) Pollination biology of *Nierembergia* (Solanaceae). *Plant Syst Evol* 174: 17-35
- Cocucci AA, Sérsic A, Roig-Alsina A (2000) Oil-collecting structures in Tapinotaspidini: their diversity, function and probable origin. *Mitt Munch Ent Ges* 90: 51-74
- Cocucci AA, Vogel S (2001) Oil-producing flowers of *Sisyrinchium* species (Iridaceae) and their pollinators in southern South America. *Flora* 196: 26-46
- Coleville RE, Frankie GW, Buchmann SL, Vinson SB, Williams HJ (1986) Nesting and male behavior of *Centris heithausi* (Hymenoptera, Anthophoridae) in Costa Rica with chemical analysis of the hindleg glands of males. *J Kans Entomol Soc* 59: 325-336.
- Cosacov A, Nattero J, Cocucci A (2008) Variation in pollinator assemblages and pollen limitation in a locally specialized system: the oil-producing *Nierembergia linariifolia* (Solanaceae) *Ann Bot* 102: 723-734
- Costa CBN, Costa JAS, Ramalho M (2006) Biologia reprodutiva de espécies simpátricas de Malpigiaceae em dunas costeiras da Bahia, Brasil. *Rev Bras Bot* 29: 103-114
- ESRI (1999) Arc View GIS ® 3.2a. Environmental Systems Research Institute, Inc. New York
- Etcheverry AV, Alemán MM, Fleming TF (2008) Flower morphology, pollination biology and mating system of *Vigna caracalla* (Fabaceae: Papilionoideae). *Ann Bot* 102: 305-316
- Faria-Mucci GM, Melo MA, Campos LA (2003) A fauna de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) e plantas utilizadas como fontes de recursos florais, em um ecossistema de campos rupestres em Lavras Novas, Minas Gerais, Brasil. In: Melo GAR, Alves-dos-Santos I. (ed) Apoidea Neotropica: Homenagem aos 90 Anos de Jesus Santiago Moure. Editora UNESC, Criciúma, pp. 241-256
- Fenster CB, Armbruster WS, Wilson P, Dudash MR, Thompson JD (2004) Pollination syndromes and floral specialization. *Ann Rev Ecol Evol Syst* 35: 375-403.
- Frankie GW, Vinson SB, Newstrom LE, Barthell JF (1988) Nest site and habitat preferences of *Centris* Bees in the Costa Rica dry forest. *Biotropica* 20: 301-310
- Frankie GW, Newstrom L, Vinson SB, Barthell JF (1993) Nesting-habitat preferences of selected *Centris* bee species in Costa Rica dry forest. *Biotropica* 25: 322-333
- Freitas B, Paxton R (1998) A comparison between two pollinators: the introduced honey bee *Apis mellifera* and an indigenous bee *Centris tarsata* on cashew *Anacardium occidentale* in its native range of NE Brazil *J Appl Ecol* 35:109-121

- Freitas BM, Alves JE, Brandão GF, Araújo ZB (1999) Pollination requirements of west indian cherry (*Malpighia emarginata*) and its putative pollinators, *Centris* bees, in NE Brazil. *J Agric Sci* 133: 303-311
- Freitas L, Sazima M (2006) Pollination biology in a tropical high-altitude grassland in Brazil: interactions at the community levels. *Ann Miss Bot Gard* 93: 465-516
- Fundação Biodiversitas (2005) Revisão da lista da flora brasileira ameaçada de extinção. Fundação Biodiversitas, Belo Horizonte
- Gaglianone MC (2001) Bionomia de *Epicharis*, associações com Malpighiaceae e uma análise filogenética dos subgêneros *Epicharis* e *Epicharana* (Hymenoptera, Apidae, Centridini). Tese de doutorado, Universidade de São Paulo
- Gaglianone MC (2003) Abelhas Centridini da Estação Ecológica Jataí (Luís Antônio, SP): composição de espécies e interações com flores de Malpighiaceae. In: Melo GAR, Alves-dos-Santos I (ed) *Apoidea Neotropica: homenagem aos 90 anos de Jesus Santiago Moure*. Editora UNESC, Criciúma, pp 279-284
- Gimenes M, Lobão CS (2006) A polinização de *Krameria bahiana* B.B. Simpson (Krameriaceae) por abelhas (Apidae) na Restinga, BA. *Neotrop Entomol* 35: 440-445
- Giulietti AM, Pirani JR (1988) Patterns of geographical distribution of some plant species from the espinhaço range, Minas Gerais and Bahia, Brazil. In: Vanzolini PE, Heyer W (ed) *Proceedings of a Workshop on Neotropical distribution patterns: hild 12-16 january 1987*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, pp 39-69
- Gonçalves RB, Melo GAR (2005) A comunidade de abelhas (Hymenoptera, Apidae s. l.) em uma área restrita de campo natural no Parque Estadual de Vila Velha, Paraná: diversidade, fenologia e fontes florais de alimento. *Rev Bras Entomol* 49: 557-571
- Herrera CM (2005) Plant generalization on pollinators: species property or local phenomenon? *Am J Bot* 92: 13-20
- Jesus BMV, Garófalo CA (2000) Nesting behaviour of *Centris (Heterocentris) analis* (Fabricius) in southeastern Brazil (Hymenoptera, Apidae, Centridini). *Apidologie* 31: 503-515
- Linzmeier AM, Ribeiro-Costa CS (2009) Spatio-temporal dynamics of Alticini (Coleoptera, Crhysomellidae) in a fragment of Araucaria Forest in the state of Parana, Brazil. *Rev Bras Entomol* 53 (2): 294-299.
- Machado IC (2004) Oil-Collecting bees and related plants: a review of the studies in the last twenty years and case histories of plants occurring in NE Brazil. In: Freitas BM, Pereira JOP (ed) *Solitary Bees: Conservation, rearing and management for pollination*. University of Ceará, Fortaleza, pp. 255-280
- Machado IC, Vogel S, Lopes AV (2002) Pollination of *Angelonia cornigera* Hook. (Scrophulariaceae) by long-legged, oil collecting bees in NE Brazil. *Plant Biol* 4: 352-359
- Mendes FN, Rêgo MMC (2007) Nidificação de *Centris (Hemisiella) tarsata* Smith (Hymenoptera, Apidae, Centridini) em ninhos-armadilha no nordeste do Maranhão, Brasil. *Rev Bras Entomol* 51: 382-388
- Melo GAR, Gaglianone (2005) Females of *Tapinotaspoides*, a genus in the oil-collecting tribe Tapinotaspidini collect secretions from non-floral trichomes (Hymenoptera, Apidae) *Rev Bras Entomol* 49: 167-168
- Melo GAR, Gonçalves RB (2005) Higher-level bee classification (Hymenoptera, Apoidea, Apidae *sensu lato*). *Rev Bras Zool* 22: 153-159
- Mickeliunas L, Pansarin E, Sazima M (2006) Biologia floral, melitofilia e influência dos bezouros Curculionidae no sucesso reprodutivo de *Grobysa amherstiae* (Orchidaceae: Cyrtopodiinae). *Rev Bras Bot* 29: 251-258
- Michener CD (2007) *The bees of the world*. Johns Hopkins University Press. Baltimore & London.

- Mirapalhete SR (ed ) (2006) Flora e fauna do Parque Natural Morro do Osso, Porto Alegre (RS), 2 ed. Secretaria Municipal do Meio Ambiente, Porto Alegre.
- Molau U (1988) Schophulariaceae part I: Calceolariae. *Flora Neotropica* 47: 1-108
- Moure JS, Melo GAR, Vivallo F (2007) Centridini Cockerell & Cockereell, 1901. In: Moure JS, Urban D, Melo GAR (org.) Catalogue of bees in the Neotropical Region - online version. Available via <http://www.moure.cria.org.br/catalogue>. Accessed 27 Mar 2009
- Moure, JS, Urban D, Melo GAR (org) (2007) Catalogue of the bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region. Sociedade Brasileira de Entomologia, Curitiba
- Neff J, Simpson B (1981) Oil-collecting structures in the Anthophoridae (Hymenoptera): morphology, function, and use in systematics. *J Kansas Ent Soc* 54: 95-123
- Oliveira R, Schlindwein C (2009) Searching for a manageable pollinator for acerola orchards: the solitary oil-collecting bee *Centris analis* (Hymenoptera: Apidae: Centridini). *J Econ Entomol* 102: 265-273
- Olmstead RG, dePamphilis CW, Wolfe AD, Young ND, Elisons WJ, Reeves PA (2001) Desintegration of the Scrophulariaceae. *Am J Bot* 88: 348-361
- Olson DM, Dinnerstein E (2002) The global 200: priority ecoregions for global conservation. *Ann Missouri Bot Gard* 89 (2): 199-224
- Oxelman B, Kornhall P, Olmstead RG, Bremer B (2005) Further disintegration of Scrophulariaceae. *Taxon* 54: 411-425
- Pansarin LM, Pansarin ER, Sazima M (2008) Reproductive biology of *Cyrtopodium polyphyllum* (Orchidaceae): a Cyrtopodiinae pollinated by deceit. *Plant Biol* 10: 650-659
- Pauw A (2006) Floral syndromes accurately predict pollination by a specialized collecting bee (*Rediviva peringueyi*, Mellitidae) in a guild of South African orchids (Coryciinae). *Am J Bot* 93: 917-926.
- Pereira M, Garófalo CA, Camillo E, Serrano JC (1999) Nesting biology of *Centris (Hemisiella) vittata* Lep. in southeastern Brazil (Hymenoptera, Apidae, Centridini) *Apidol* 30: 327-338
- Pinheiro M, Abrão BE, Harter-Marques B, Miotto STS (2008) Floral resources used by insects in a grassland community in Southern Brazil. *Rev Bras Bot* 31: 469-489
- Prado DE (1993) What is the Gran Chaco vegetation in South America? I. A review. Contribution to the study of flora and vegetation of the Chaco. *Candollea* 48: 145-172
- Ramella L, Spichiger R (1989) Interpretación preliminar del medio físico y de la vegetación del Chaco Boreal. Contribución al estudio de la flora y de la vegetación del Chaco. I. *Candollea* 44: 639-680
- Rasmussen C (1999) Coevolution of the oil bee-*Calceolaria* system in the Andes of Peru. Dissertation, University of Aarhus
- Rasmussen C, Olesen, JM (2000) Oil-flowers and oil-collecting bees. *Scandinavian Association for Pollination Ecology Honours*: 23-31
- Roig-Alsina A (1997) A generic study of the bees of the tribe Tapinotaspidini, with notes on the evolution of their oil-collecting structures. *Mitt Münchner Entomol Ges* 87: 3-21
- Roig-Alsina A (2000) Claves para las especies argentinas de *Centris* (Hymenoptera, Apidae) con descripción de nuevas especies e notas sobre distribución. *Rev Mus Argent Cienc Naturales n. s. 2*: 171-193
- Roig-Alsina A, Michener CD (1993) Studies of the phylogeny and classification of long-tongued bees (Hymenoptera: Apoidea). *Univ Kansas Sci Bull* 55:123-173
- Roubik D (1989) Ecology and natural history of tropical bees. Cambridge University Press, Cambridge, pp 514

- Rozen JG, Melo GAR, Aguiar AJC, Alves-dos-Santos I (2006) Nesting biologies and immature stages of the Tapinotaspidine bee genera *Monoeca* and *Lanthanomelissa* and of their osirine cleptoparasites *Protosiris* and *Parepeolus* (Hymenoptera, Apidae, Apinae). *Am Mus Novitates*: 3501
- Santos FAR (1997) Scrophulariaceae do Brasil: morfologia polínica e suas implicações taxonômicas. Tese de doutorado, Universidade de São Paulo
- Sazima M, Sazima I (1989) Oil-gathering bees visit flowers of eglandular morphs of the oil-producing Malpighiaceae. *Botanica Acta* 102: 106-111
- Schindwein C (1995) Wildbienen und ihre Trachtpflanzen in einer südbrasilianischen Buschlandschaft: Fallstudie Guaritas, Bestäubung bei Kakteen und Loasaceen. Verlag Ulrich E. Grauer, Stuttgart pp. 148
- Schrottky C (1908) Die bisher aus Paraguay bekannten Arten der Bienengattungen *Epicharis* und *Hemisia* (Hym). *Z Syst Hymenopterol Dipterol* 8: 138-143
- Sigrist MR, Sazima MR (2005) Pollination and reproductive biology of twelve species of Neotropical Malpighiaceae: stigma morphology, and this implication for breeding system. *Annals of Botany* 94: 33-41.
- Sérsic AN, Cocucci A (1999) An unusual kind of nectary in the oil flowers of *Monttea*: its structure and function. *Flora* 194: 393-404
- Silveira FA, Cure JR (1993) High altitude bee fauna of Southeastern Brazil: Implications for biogeographic patterns. (Hymenoptera: Apoidea). *Stud Neotrop Fauna Environ* 28: 47-55
- Simpson BB (1989) Krameriaceae *Flora Neot* 49: 1-108
- Simpson BB, Neff JL (1981) Floral rewards: alternatives to pollen and nectar. *Ann Miss Botan Gard* 68: 301-322
- Simpson BB, Neff JL, Seigler D (1977) *Krameria*, free-fatty acids and oil-collecting bees. *Nature* 267: 150-151
- Simpson BB, Neff JL, Dieringer G (1990) The production of floral oil by *Monttea* (Scrophulariaceae) and the function of tarsal pads in *Centris* bees. *Plant Syst Evol* 173: 209-222
- Singer RB, Cocucci AA (1999) Pollination mechanisms in four sympatric southern Brazilian Epidendroideae orchids. *Lindleyana* 14: 47-56
- Snelling RR (1984) Studies on taxonomy and distribution of American Centridine bees (Hymenoptera, Anthophoridae). *Contributions in Science, Nat Hist Mus Los Angeles* 347: 1-69
- Souza VC (1996) Levantamento das espécies brasileiras de Scrophulariaceae. Tese de doutorado, Universidade de São Paulo.
- Steiner K (1993) Has *Ixianthes* lost its special bee? *Plant Syst Evol* 185: 7-16
- Steiner K, Whitehead VB (1990) Pollinator adaptation to oil-secreting flowers: *Rediviva* and *Diascia*. *Evol* 44: 1701-1707
- Steiner K, Whitehead VB (2002) Oil secretion and the pollination of *Colpias mollis* (Scrophulariaceae). *Plant Syst Evol* 235: 53-66
- Steiner KE, Whitehead VB (1988) The association between oil-producing flowers and oil-collecting bees in the Drakensberg of Southern Africa. *Monogr Syst Bot Missouri Bot Gard* 25: 259-277
- Strand E (1909) Beitrag zur Bienenfauna von Paraguay (Hym). *Deutsch Entomol Z* 1909:227-237
- Straube FC, Urban-Filho A, Pivatto MAC, Nunes AP, Tomás WM (2006) Nova contribuição à ornitologia do Chaco brasileiro (Mato Grosso do Sul, Brasil). *Atualidades ornitológicas* 134 disponível *on-line* em: [www.ao.com.br](http://www.ao.com.br)
- Teixeira LAG, Machado IC (2000) Sistema de polinização e reprodução em *Byrsonima sericea* DC (Malpighiaceae). *Acta Bot Bras* 14: 347-357
- Vinson SB, Frankie GW, Williams HJ (1996) Chemical ecology of the genus *Centris* (Hymenoptera, Apidae). *Florida Entomol* 79: 109-129

- Vinson SB, Williams HJ, Frankie GW, Shrum G (1997) Floral lipid biochemistry of *Byrsonima crassifolia* (Malpighiaceae) and a use of floral lipids by *Centris* bees (Hymenoptera, Apidae). *Biotropica* 29: 76-83
- Vivallo F, Melo GAR (2009) Taxonomy and geographic distribution of the species of *Centris* of the *hyptidis* group (Hymenoptera: Apidae: Centridini), with a description of a new species from Central Brazil. *Zootaxa* 2075: 33-44
- Vogel S (1969) Flowers offering fatty oil instead of nectar. In: Abstracts XI. Int Bot Congress Seattle, pp. 229
- Vogel S (1971) Ölproduzierende Blumen, die durch ösammelnde Bienen bestäubt werden. *Naturwiss* 58: 58
- Vogel S (1973) Öl statt Nektar: Die "Ölblume". *Umschau Wiss Techn* 73: 701-702
- Vogel S (1974) Ölblumen und ölsammelnde Bienen. *Tropische subtropische Pflanzenwelt* 7. Steiner, Wiesbaden, pp 267
- Vogel S (1976) *Lysimachia*: Ölblumen der Holarktis. *Naturwiss* 63: 44
- Vogel S (1981) Abdominal oil-mopping – a new type of foraging in bees. *Naturwiss* 68: 627-628
- Vogel S (1984) The *Diascia* flower and its bee an oil-based symbiosis in Southern Africa. *Acta Bot Neerl* 33: 509-518
- Vogel S (1986) Ölblumen und ölsammelnde Bienen – Zweite Folge: *Lysimachia* und *Macropis*. *Trop Subtrop Pflanzenwelt* 54. Steiner, Wiesbaden, 168 pp
- Vogel S (1990) Ölblumen und ölsammelnde Bienen – Dritte Folge. *Momordica*, *Thladiantha* und die Ctenoplectridae. *Trop Subtrop Pflanzenwelt* 73. Steiner, Wiesbaden, 186 pp
- Vogel S (2009) The non-african oil-flowers and their bees: a brief survey. *South Afric J Bot* 75: 389-390
- Vogel S, Cocucci A (1995) Pollination of *Basistemon* (Scrophulariaceae) by oil-collecting bees in Argentina. *Flora* 190: 353-363
- Vogel S, Machado IC (1991) Pollination of four sympatric species of *Angelonia* (Scrophulariaceae) by oil-collecting bees in NE Brazil *Pl Syst Evol* 178: 153-178
- Waser NM, Chittka L, Price MV, Williams NM, Ollerton J (1996) Generalization in pollination systems and why it matters. *Ecol* 77: 1043-1060
- Weber A, Sonntag S (2006) Stefan Vogel – 80 years: A life devoted to floral ecology. *Flora* 201: 331-339
- Zanella FCV (2002a) Sistemática, filogenia e distribuição das espécies sul-americanas de *Centris* (*Paracentris*) Cameron, 1903 e de *Centris* (*Penthemisia*) Moure, 1950, incluindo uma análise filogenética do "grupo *Centris*" sensu Ayala, 1998 (Hymenoptera, Apoidea, Centridini). *Rev Bras Entomol* 46: 435-488
- Zanella FCV (2002b) Systematics and biogeography of the bee genus *Caenonomada* Asmead, 1899 (Hymenoptera: Apidae: Tapinotaspini). *Stud Neotrop Fauna Environ* 37: 249-261

## Anexo 1. Registros de Distribuição Geográfica das Espécies de *Angelonia* e *Basistemon*

### *Angelonia campestris* Nees & Mart.

**BRASIL.** BAHIA: Abaíra, Caetitê, Jeremoabo, Paulo Afonso, Rio de Contas, Serrolândia; **CEARÁ:** Monguba; **PERNAMBUCO:** Afrânio, Alagoinha, Caruaru, Floresta, Gravatá, Santa Maria da Boa Vista, Sertânia, Ibimirim.

### *Angelonia cornigera* Hook

**BRASIL.** BAHIA: Abaíra, Alagoinhas, Bom Jesus da Lapa, Cachoeira, Camaçari, Campo Formoso, Carnaíba, Conde, Entre Rios, Euclides da Cunha, Feira de Santana, Gentil do Ouro, Glória, Ilhéus, Itaberaba, Jacobina, Jaguarari, Juazeiro, Mata de São João, Morro do Chapéu, Paulo Afonso, Paramirim, Piatã, Pindobaçu, Remanso, Salvador, Santo Inácio, São Cristóvão, Senhor do Bonfim, Tamburi, Tucano, Xique-Xique; **CEARÁ:** Oeiras; **ESPIRÍTO SANTO:** Itapemirim; **MARANHÃO:** Loreto; **PERNAMBUCO:** Buíque, Ibimirim, Petrolândia, Petrolina; **PIAÚI:** Brasileira, Gilbués, Nazaré do Piauí, Oeiras, Piracuruca, São José do Piauí; **SERGIPE:** Canindé de São Francisco, Itabaiana, São Cristóvão.

### *Angelonia eriostachys* Benth. in DC.

**BRASIL.** MINAS GERAIS: Conceição do Mato Dentro, Conselheiro da Mata, Cristália, Datas, Diamantina, Gouveira, Grão Mogol, Itacambira, Jaboticatubas, Santa do Riacho, Santo Antonio do Itambé, São Gonçalo do Rio Preto, São João da Chapada, Santo Antonio do Retiro, Serra do Cabral, Serro.

### *Angelonia goyazensis* Benth. in DC.

**BRASIL.** BAHIA: Barreiras, Cocos; **DISTRITO FEDERAL:** Brasília, Formosa, Paranoá, Planaltina, Sobradinho; **GOIÁS:** Posse, São Domingos; **MINAS GERAIS:** Augusto de Lima, Botumirim, Diamantina, Francisco Sá, Grão Mogol, Itacambira, Joaquim Felício, Montes Claros, São Gonçalo do Rio Preto, Serra do Cabral, Várzea da Palma.

### *Angelonia integerrima* Spreng.

**ARGENTINA:** ENTRE RIOS: Ayuí; **MISIONES:** Iguazu.

**BRASIL.** MATO GROSSO DO SUL: Bela Vista, Caracol, Miranda, Poconé, Ponta Porá; **PARANÁ:** Arapoti, Campo Mourão, Castro, Contenda, Curitiba, Guarapuava, Jaguariaíva, Lapa, Laranjeiras do Sul, Palmas, Palmeira, Ponta Grossa, Porto Amazonas; **RIO GRANDE DO SUL:** Arroio dos Ratos, Caí, Canguçu, Carasinho, Caxias do Sul, Eral, Esmeralda, Guaíba, Jaguari, Júlio de Castilhos, Pedro Osório, Porto Alegre, Quaraí, Rio Grande, Santa Cruz do Sul, Santa Maria, Santa Rosa, Santana do Livramento, Santo Ângelo, São Francisco de Paula, São Borja, São Gabriel, São Leopoldo, São Lourenço do Sul, São Vicente do Sul, Sertão Santana, Soledade, Torres, Turvo, Uruguaiana, Vacaria, Vale Vêneto; **SANTA CATARINA:** Campos Novos, Chapecó, Lages, Mafra, Tupitinga, **SÃO PAULO:** Pirassununga.

**PARAGUAI:** CONCEPCIÓN: Concepción.

**URUGUAI:** RIVERA: Bajada de Pena.

### *Angelonia minor* Fisch. & C.A. Mey

**BRASIL.** ACRE: Cruzeiro do Sul; **ALAGOAS:** Penedo; **AMAPÁ:** Oiapoque; **AMAZONAS:** Três Casas; **BAHIA:** Castro Alvez; **MATO GROSSO:** Poconé; **PARÁ:** Belém, Oriximiná.

**CUBA.** SANTIAGO DE CUBA: Bayate; Nueva Gerona.

**JAMAICA.** PARISH OF SAINT ELISABETH: Balaclava.

**MEXICO.** SAN LUIS POTOSI: San Luis Potosi de Tampico; **YUCATÁN:** Sisal; **VERA CRUZ:** Vera Cruz.

### *Angelonia pubescens* Benth.

**BRASIL.** ALAGOAS: Boca da Mata; BAHIA: Cachoeira, Feira de Santana; Ipecaetá, Serrinha; CEARÁ: Baturité, Cachoeira, Crato, Cedro, Fortaleza, Serra de Maranguape, Humaitá, Serra de Aratã, Serra do Baturité; GOIÁS: Alto Paraíso de Goiás, Carolina, Rio Tocantins; PERNAMBUCO: Alagoinha, Arara, Camaragibe, Fazenda Nova, Jaqueira, Vertentes; PARAÍBA: Campina Grande; PIAUÍ: Barras, Oeiras, Piracuruca; TOCANTINS: Conceição do Tocantins.

***Angelonia salicariifolia* Bonpl.**

**ARGENTINA. CORRIENTES:** Concepción, Empedrado; **FORMOSA:** Pirané; **MISIONES:** Candelária, San Ignacio.

**BRASIL.** ALAGOAS: Água Branca, Água Boa, Boca da Mata, Quebrângulo, Piranhas; BAHIA: Amargosa, Belmonte, Cachoeira, Camaleão, Campo Formoso, Cansanção, Castro Alves, Cruz das Almas, Curaçá, Engenho Novo, Euclides da Cunha, Feira de Santana, Iaçu, Ilhéus, Irecê, Itiúba, Morro do Chapéu, Porto Castro Alves, Riachão do Jacuípe, Santa Teresinha, São Sebastião do Passé; ESPÍRITO SANTO: Santa Teresa; MATO GROSSO: Barão de Melgaço; MATO GROSSO DO SUL: Aquidauana, Barão de Melgaço, Bela Vista, Brasilândia, Corumbá, Miranda, Porto Esperança, Porto Murtinho, Salobra; PARAÍBA: Areia, Bananeiras, Lagoa Seca, Patos; PERNAMBUCO: Bom Conselho, Bom Jardim, Brejo da Madre de Deus, Brejo dos Cavalos, Caruaru, Caxangá, Cupira, Escada, Garanhuns, Gravatá, Olinda, Pesqueira, Rio Formoso, Sertânia, Tapera; PIAUÍ: Paulistana; SERGIPE: Itabaianinha, Santa Luzia do Itanhi; SÃO PAULO: Itaberaba, Piracicaba.

**PARAGUAI.** ALTO PARAGUAI: Primavera, San Pedro; **CENTRAL:** Iparacaí, Mariano Roque Alonso; **CONCEPCIÓN:** Concepción, **CORDILLERA:** Tobati, **PARAGUARI:** Paraguari.

***Basistemon spinosus* (Chodat) Mold.**

**ARGENTINA.** FORMOSA: Pilcomayo; **JUJUY:** Cerro de Zapala; **SALTA:** Embarcación, Rosario de La Frontera, Tartagal.

**BOLÍVIA.** CHUQUIZACA: Azero; **SANTA CRUZ:** Porto Suarez,

**PARAGUAI.** ALTO PARAGUAY: Puerto Casado; **CONCEPCIÓN:** Concepción.

***Basistemon silvaticus* (Herzog) Baehni & J. F. Macbr.**

**BOLÍVIA.** CHUQUIZACA: Villa Montes.

**BRASIL.** MATO GROSSO DO SUL: Corumbá, Porto Murtinho.

## Anexo 2. Registros de Distribuição Geográfica dos Visitantes Coletores de Óleo

### CENTRIDINI

#### *Centris (Centris) aenea* Lepeletier, 1841

**BRASIL.** ALAGOAS: Olho d'água, Piranhas; AMAPÁ: Macapá, Porto Platon; AMAZONAS: Manaus; BAHIA: Bom Jesus da Lapa, Feira de Santana, Glória, Ibotirama, Iguatu, Maracás, Mucugê, Palmeiras, Rio de Contas, Vitória da Conquista; CEARÁ: Aurora, Ceará, Fortaleza, Pacoti; GOIÁS: Alvorada do Norte, Santa Isabel do Morro; MATO GROSSO: Alto Paraguai, Carqueja, Chavantina, São Domingos, São Félix, Utiariti; MARANHÃO: Barra do Corda; MINAS GERAIS: Aimorés, Alpinópolis, Araxá, Campos Altos, Couto Magalhães, Curvelo, Ibiá, Ibiraci, Passos, Pratápolis, Pratinha, Santa Rita de Cássia, Sete Lagoas, Viçosa, Uberlândia, Uberaba; ESPÍRITO SANTO: Baixo Gandu, Conceição da Barra, Guarapari, Itarana, Nova Rezende, Santa Teresa, São João de Petrópolis; PARÁ: Belterra, Óbidos, Santarém; PARAÍBA: Borborema, Cabedelo, João Pessoa, Juazeirinho, Mamanguape, Patos, São João do Cariri, Teixeira; PERNAMBUCO: Águas Belas, Buíque, Camaragibe, Caruaru, Chã Grande, Paudalho, Petrolina, Recife, Sertânia, Tamandaré, Taquatinga do Norte, Tapacurá, Triunfo; PIAUÍ: Corrente, Floriano, Oeiras; RIO GRANDE DO NORTE: Martins, Serra Negra do Norte; SÃO PAULO: Batatais, Jundiaí, Onda Verde, Patrocínio Paulista, Pedregulho, Três Lagoas; SERGIPE: Canindé de São Francisco.

**GUIANA.** Lethem.

#### *Centris (Hemisiella) tarsata* Smith, 1874

**ARGENTINA.** BUENOS AIRES: Beccar, San Isidro; CHACO: Charata, Resistência; CORRIENTES: San Roque; ENTRE RIOS: Pronunciamento; FORMOSA: Espinillo; JUJUY: Caiamancito; MISIONES: Bompland, Loreto, Posadas; SALTA: Coronel Moldes, Gral Ballivian, Rio Pedras, San Martín, Pocitos, Tartagal; TUCUMÁN: Cadillal.

**BRASIL.** ALAGOAS: Piranhas, Olho d'água do Casado; AMAPÁ: Macapá; AMAZONAS: Manaus, Tefé; BAHIA: Arembepe, Bom Jesus da Lapa, Brumado, Cacule, Itatim, Jequié, Maracás, Mucugê, Palmeiras, Rio de Contas, Santa Rita de Cássia, Vitória da Conquista; CEARÁ: Beberibe, Fortaleza, Pacoti; GOIÁS: Alvorada do Norte, Cavalcante, Chapada dos Veadeiros, Cristalina, Formosa, Goiânia; ESPÍRITO SANTO: Baixo Gandu, Cariacica, Colatina, Conceição da Barra, Domingos Martins, Fundão, Guarapari, Itaguaçu, Itarana, Jacaraípe, Linhares, São Domingos, São João Petrópolis, São Roque, Santa Leopoldina, Santa Teresa, Santo Antonio, Serra, Viana; MARANHÃO: Urbano Santos; MATO GROSSO: Alto Paraguai, Cáceres, Chapada dos Guimarães, Chavantina, Mato Grosso, Rio Verde, São Félix; MATO GROSSO DO SUL: Dourados, Porto Murtinho, Três Lagoas; MINAS GERAIS: Aimorés, Araxá, Belo Horizonte, Botumirim, Buenópolis, Campos Altos, Curvelo, Diamantina, Guaxupé, Ibiá, Itacambira, Jacuí, Nova Rezende, Passos, Patos de Minas, Patrocínio, Perdizes, Poços de Caldas, Pratápolis, Sacramento, Santa Rita do Itueto, São Gotardo, São Sebastião do Paraíso, Serra do Caraça, Sete Lagoas, Tapira, Varginha, Viçosa, Uberaba; PARÁ: Alto Paraíso do Oeste, Belterra, Cachimbo, Conceição Araguaia, Mangabeira, Óbidos, Santarém; PARAÍBA: João Pessoa, Juazeirinho, Mamanguape, Maturéia, Patos, Santa Luzia, São João do Cariri, Soledade, Sumé; PARANÁ: Alexandra, Almirante Tamandaré, Curitiba, Foz do Iguaçu, Guairá, Guarapuava, Jacarezinho, Morretes, Palmeira, Ponta Grossa, Porto de Cima, Prudentópolis, São Luís do Purunã, Tibagi, Tijucas do Sul; PERNAMBUCO: Buíque, Caruaru, Chã Grande, Exu, Igarassu, Paudalho, Petrolândia, Sertânia, Triunfo; PIAUÍ: Canto do Buriti, Oeiras; RIO GRANDE DO SUL: Quarai, Rosário do Sul; RIO GRANDE DO NORTE: Serra Negra do Norte; RIO DE JANEIRO: Guapimirim, Guaratiba, Ilha do Governador, Itaguaí, Itabapoana, Itatiaia, Petrópolis, São Bento; RONDÔNIA: Vilhena; RORAIMA: Ariquemes, Surumu; SANTA CATARINA: Blumenau, Corupá, Criciúma, Joinville, Lagoa, Nova Teutônia, Pântano do Sul, Santiago; SÃO PAULO: Barueri, Batatais, Boa Esperança do Sul, Botucatu, Cajuru, Campinas, Campos do Jordão, Corumbataí, Cosmópolis, Guarapará, Franco da Rocha, Ilha Bela, Itu, Luís Antônio, Nova Europa, Onda Verde, Pedregulho,

Ribeirão Preto, Rifaina, Rio Claro, Santa Rita do Passa Quatro, São José do Barreiro, São Paulo, São Sebastião, Sete Barras, Ubatuba; SERGIPE: Canindé de São Francisco.

**PARAGUAI.** LA CORDILLERA: San Bernardino

**MEXICO.** N. Yucatán

*Centris (Hemisiella) trigonoides Lepeletier, 1841*

**ARGENTINA.** BUENOS AIRES: Buenos Aires, Campana, Dique Luján, La Lucila, San Fernando, San Isidro, Tigre, Zarate; CHACO: Resistência; CORRIENTES: Corrientes; ENTRE RIOS: Delta do Rio Paraná, Villaguay; FORMOSA: Gran Guardia, San Guardia; MISIONES: Posadas; SALTA: Arundel; SANTA FÉ: Rosário.

**BOLÍVIA.** SANTA CRUZ: Santa Cruz de La Sierra.

**BRASIL.** ALAGOAS: Mata Grande, Piranhas; AMAPÁ: Macapá, Serra do Navio; AMAZONAS: Benjamim Constant, Itacoatiara, Manaus, São José do Tocantins, Tefé; BAHIA: Arembepe, Bom Jesus da Lapa, Cacule, Ibotirama, Iguatu, Jequié, Maracás, Monte Agenor, Monte Santo, São João Batista da Glória; CEARÁ: Caucaia, Fortaleza; ESPÍRITO SANTO: Baixo Gandu, Fundão, Itabapoana, Linhares, Viana; GOIÁS: Alto Paraíso de Goiás, Alvorada, Anápolis, Catalão, Cristalândia, Natividade, Porto Nacional, Santa Isabel do Morro; MARANHÃO: Barra do Corda, Carolina; MATO GROSSO: Alto Paraçuá, Alto Paraguai, Cáceres, Chapada dos Guimarães, Cuiabá, São Félix, Utiariti; MATO GROSSO DO SUL: Ladário, Três Lagoas; MINAS GERAIS: Alpinópolis, Araxá, Belo Horizonte, Botumirim, Buenópolis, Campos Altos, Couto Magalhães, Curvelo, Delfinópolis, Diamantina, Ibiá, Itacambira, Nova Rezende, Paraopeba, Passos, Patos de Minas, Patrocínio, Perdizes, Pratápolis, Pratinha, Sacramento, Santa Juliana, Santa Rita de Cássia, São Gotardo, São Sebastião do Paraíso, Serra do Cipó, Tapira, Viçosa, Uberaba; PARÁ: Belém, Cachimbo, Conceição do Araguaia, Fordlândia, Ilha de Marajó, Óbidos, Santarém, Vigia; PARAÍBA: Cabedelo, João Pessoa, Juazeirinho, Mamanguape, Patos, Santa Luzia, São João do Cariri, Souza, Soledade, Sumé; PARANÁ: Curitiba, Foz do Iguaçu, Palmeira, Ponta Grossa; PERNAMBUCO: Buique, Cabo de Santo Agostinho, Caruaru, Chã Grande, Ouricuri, Triunfo; RIO DE JANEIRO: Itatiaia, São Bento, Seropédica; RIO GRANDE DO SUL: Barão de Cotegipe; RIO GRANDE DO NORTE: Goianinha, Natal, Serra Negra do Norte; RONDÔNIA: Vilhena; SANTA CATARINA: Corupá, Lagoa, Pântano do Sul, Nova Teutônia; SÃO PAULO: Batatais, Corumbataí, Itápolis, Itu, Luís Antonio, Pedregulho, Piracaia, Ribeirão Preto, Rifaina, São José do Barreiro, São Paulo; SERGIPE: Canindé de São Francisco.

**COLÔMBIA.** CESAR: Chiriguana; CUNDINAMARCA: Fusagasugá.

**COSTA RICA.** GUANACASTE: Filadélfia, Libéria.

**MEXICO.** VERA CRUZ: Cotaxtla, Vera Cruz.

**PANAMÁ.** Old Panamá, Diablo Heights.

**PARAGUAI.** CENTRAL: Assunción.

**VENEZUELA.** DISTRITO FEDERAL: Caracas.

*Centris (Hemisiella) vulpecula Burmeister, 1876*

**ARGENTINA:** CATAMARCA: Catamarca; MENDOZA: Chacras de Coria, Mendoza; Pedregal; SALTA: Cafayete; SANTIAGO DEL ESTERO: Choya.

**BRASIL:** RIO GRANDE DO SUL: Porto Alegre.

*Centris (Heterocentris) analis (Fabricius, 1804)*

**BRASIL.** AMAPÁ: Macapá, Oiapoque; AMAZONAS: Tefé; BAHIA: Maracás, Vitória da Conquista; ESPÍRITO SANTO: Afonso Cláudio, Baixo Gandu, Conceição da Barra, Fundão, Jacaraípe, Santa Leopoldina, Santa Teresa, São João Petrópolis, Viana; GOIÁS: Campinas, Cavalcante, Formosa, Ilha do Bananal; MARANHÃO: São Luís; MATO GROSSO: Cáceres, Chapada dos Guimarães, Mato Grosso; MATO GROSSO DO SUL: Corumbá, Dourados; MINAS GERAIS: Araxá, Buenópolis, Jacuí, Nova Rezende, Passos, Patos de Minas, Pratápolis, Sacramento, Santa Juliana, Santa Rita do Itueto, Uberaba; PARÁ: Belém, Cachimbo, Marabá, Óbidos, Santarém; PARAÍBA: João Pessoa; Guaribas; PARANÁ: Paranaíba; PERNAMBUCO: Chã Grande; RIO DE JANEIRO: Guaratiba, Itaguaí, Parque Nacional de Itatiaia, Rio de Janeiro, São Bento; RIO GRANDE DO NORTE: Natal; RONDÔNIA: Vilhena; RORAIMA: Surumu; SÃO PAULO: Batatais, Botucatu, Luís Antônio, Ribeirão Preto, Rio Claro, São Paulo, São Sebastião, Tambaú; TOCANTINS: Dianópolis.

**MÉXICO.** YUCATÁN: Nueva Yucatán.

**PARAGUAI.** Colônia Independência; Paso Yobay.

**PERU.** HUANUCO: Tingo Maria; LIMA: Lima; MADRE DE DIOS: Puerto Maldonado; UCAYALI: Pucallpa.

*Centris (Paracentris) burgdorffii* Friese, 1900

**ARGENTINA:** CORRIENTES: Ituzaingó; MISIONES: Loreto.

**BRASIL:** BAHIA: Maracás; CEARÁ: Barbalha; DISTRITO FEDERAL: Brasília, Chapada da Contagem; GOIÁS: Chapada dos Veadeiros, Santo Antonio do Descoberto; MINAS GERAIS: Belo Horizonte, Diamantina, Mangabeiras, Serra do Salitre; PARAÍBA: Mamaguape, Patos; PARANÁ: Palmeira, Ponta Grossa; PERNAMBUCO: Petrolina; PIAUÍ: Castelo do Piauí; RIO DE JANEIRO: Serra da Bocaina; RIO GRANDE DO SUL: Alegrete, Capão da Canoa, Rosário do Sul; SÃO PAULO: Jataí, Luis Antônio; SANTA CATARINA: Florianópolis.

**PARAGUAI:** CENTRAL: Asunción, Trinidad, Vila Morra; GUAÍRÁ: Villarica.

*Centris (Paracentris) klugii* Friese, 1899

**ARGENTINA:** RIO NEGRO: Villa Regina.

**BRASIL:** BAHIA: Pico das Almas; GOIÁS: Alto Paraíso de Goiás; MATO GROSSO: Chapada dos Guimarães; MINAS GERAIS: Barbacena, Diamantina, Ibitipoca, Itacambira, Lima Duarte, Morro do Ferro, Ouro Branco, Poços de Caldas, Serra do Cipó; PARANÁ: Arapoti, Palmeira, Ponta Grossa; RIO DE JANEIRO: Serra da Bocaina; SÃO PAULO: Batatais, Campos do Jordão, Campinas, Guimarães, São José do Barreiro.

*Centris (Paracentris) xanthomelaena* Moure e Castro 2001

**BRASIL.** BAHIA: Milagres, Itatim; MINAS GERAIS: Botumirim; MATO GROSSO: Serra do Roncador; PARAÍBA: Santa Luzia, São José do Sabugi; PERNAMBUCO: Buíque; SERGIPE: Canindé do São Francisco.

*Centris (Trachina) fuscata* Lepeletier, 1841

**ARGENTINA.** BUENOS AIRES: Martínez, Magdalena; ENTRE RIOS: Concórdia; FORMOSA: Gran Guardiã; MISIONES: Loreto, San Antonio, Santa Ana; SALTA: San Martín.

**BRASIL.** ALAGOAS: Mata Grande, Piranhas, Olho d'água do Casado; AMAZONAS: Benjamin Constant, Camanaus, Manaus, Tefé; BAHIA: Anagé, Caculé, Iguatu, Itabuna, Itapetinga, Itatim, Maracás, Morro do Chapéu, Mucugê, Palmeiras, Rio de Contas, Vitória da Conquista; CEARÁ: Carqueja, Crato, Messejana, Pacoti; DISTRITO FEDERAL: Brasília; GOIÁS: Alto Paraíso de Goiás, Anápolis, Aragarças, Campos Belos, Santa Isabel do Morro, Teresina de Goiás; ESPIRITO SANTO: Baixo Gandu, Conceição da Barra, Jacaraípe, Itaguaçu, Itarana, Santa Teresa, São João Petrópolis; MARANHÃO: Barra do Corda; MATO GROSSO: Alto Paraguai, Barra do Bugres, Cáceres, Chapada dos Guimarães, General Carneiro, Nova Xavantina, Rio Verde, Rio Teles Pires, São Félix, Serra do Roncador, Três Lagoas, Utiariti; MATO GROSSO DO SUL: Dourados; MINAS GERAIS: Aimorés, Alpinópolis, Araxá, Belo Horizonte, Belo Vale, Campos Altos, Coronel Fabriciano, Delfinópolis, Ibiá, Igarapé, Itacambira, Marilândia, Nova Rezende, Passos, Patrocínio, Poços de Caldas, Pratápolis, Pratinha, Riacho dos Machados, Sacramento, Santa Juliana, Santa Rita de Cássia, São Gonçalo do Rio Preto, São Sebastião do Paraíso, Serra do Cipó, Sete Lagoas, Tapira, Varginha, Viçosa; PARÁ: Belém, Cachimbo, Conceição Araguaia, Mangabeira, Óbidos; PARAÍBA: Araruna, Cabaceiras, João Pessoa, Juazeirinho, Maturéia, Patos, Santa Luzia, São João do Cariri, Soledade, Teixeira; PARANÁ: Jaguariaíva, Lapa, Laranjeiras do Sul, Ponta Grossa, Rio Imbaú, Tibagi; PERNAMBUCO: Águas Belas, Buíque, Caruaru, Chã Grande, Triunfo; PIAUÍ: Ribeirão Gonçalves; RIO DE JANEIRO: Rio de Janeiro, São Bento; RIO GRANDE DO NORTE: Natal, Serra Negra do Norte; RIO GRANDE DO SUL: Barão de Cotegipe, Esteio, Pelotas; RONDÔNIA: Candeias do Jamari, Porto Velho, Vilhena; RORAIMA: Maracá, Surumu; SANTA CATARINA: Brusque, Nova Teutônia; SÃO PAULO: Barueri, Batatais, Botucatu, Campinas, Corumbataí, Cosmópolis, Luís Antonio, Pinhal, Ribeirão Preto, Rifaina, Rio Claro, Santa Rita do Passa Quatro, Tambaú; SERGIPE: Atalaia Velha, Canindé do São Francisco; TOCANTINS: Porto Nacional.

**COLÔMBIA.** CUNDINAMARCA: Arbelaez.

**COSTA RICA.** GUANACASTE: Libéria.

**EQUADOR.** MANABI: Napo; POSTAZA: Sorayaco.

**SURINAME.** PARAMARIBO: Paramaribo.

**VENEZUELA.** ARAGUA: El Lemon; DISTRITO FEDERAL: Parque de Ávila.

*Centris (Xanthemisia) bicolor Lepeletier, 1841*

**ARGENTINA:** BUENOS AIRES: Dique Iuján; ENTRE RIOS: Paraná; JUJUY: La Caldera; MISIONES: Loreto, Bompland, San Antonio, San Ignacio; SALTA: La Caldera, Tartagal, Pocitos.

**BRASIL:** BAHIA: Morro do Chapéu; ESPÍRITO SANTO: Santa Teresa, São João de Petrópolis, Baixo Gandu; MATO GROSSO DO SUL: Dourados; MINAS GERAIS: Cardeal Mota, Itacambira, Passos, Poços de Caldas, Pratápolis; PARANÁ: Marumbi, Morretes, Ponta Grossa, Volta Grande; RIO DE JANEIRO: Rio de Janeiro; SÃO PAULO: Araraquara, Botucatu, Caraguatatuba, Corumbataí, Luis Antonio, Salesópolis, São Paulo, Teodoro Sampaio; SANTA CATARINA: Nova Teutônia.

**PARAGUAI:** GUAIRÁ: Paso Yobai.

**PERU:** JUNIN: Chanchamayo.

*Centris hyptidis Ducke, 1908*

**BRASIL.** BAHIA: Castro Alves, Feira de Santana, Itatim, Lençóis, Maracás, Vitória da Conquista; CEARÁ: Aurora, Baturité, Caridade, Carqueijo, Ibicuá, Mecejana, São Benedito, Serra do Araripe; GOIÁS: Alto Paraíso de Goiás, Flores, Teresina de Goiás; MINAS GERAIS: Jaíba, Janaúba; PARAÍBA: Areia, Cabeceiras, Independência, Juazeirinho, Mamaguape, Santa Luzia, São João do Cariri, Patos; PERNAMBUCO: Alagoinha, Belo Jardim, Buíque, Caruaru, Chã Grande, Petrolina, Recife; PIAUÍ: São Miguel do Tapuio; RIO GRANDE DO NORTE: Serra Negra do Norte; SERGIPE: Canindé de São Francisco; TOCANTINS: Dianópolis.

*Centris hyptidoides Roig-Alsina 2000*

**ARGENTINA:** FORMOSA: Las Lomitas.

**BRASIL:** MATO GROSSO DO SUL: Porto Murtinho.

**PARAGUAI:** CAAZAPA: Boquerón; SAN PEDRO: Cororo.

*Centris thelyopsis Vivalo e Melo 2009*

**BRASIL.** GOIÁS: Teresina de Goiás.

**TAPINOTASPIDINI**

*Arhysoceble dichropoda Moure, 1948*

**BRASIL.** BAHIA: Ilhéus; DISTRITO FEDERAL: Brasília; GOIÁS: Goiânia; MINAS GERAIS: Araxá, Brazópolis, Corinto, Ibiá, Joaquim Felício, Passos, Paraopeba, Patrocínio, Patos de Minas, Pratápolis, Sacramento, Serra do Salitre, Varginha; PARANÁ: São Luis do Purunã; SÃO PAULO: Rifaína, Rio Claro, São Carlos.

*Arhysoceble huberi (Ducke, 1908)*

**BRASIL.** BAHIA: Maracás; CEARÁ: Quixadá; ESPÍRITO SANTO: Itaguassu; GOIÁS: Flores, Teresina de Goiás; MARANHÃO: Imperatriz; MINAS GERAIS: Corinto; PARAÍBA: Mamanguape; PERNAMBUCO: Caruaru; PIAUÍ: Corrente, Ribeiro Gonçalves; SERGIPE: São Cristóvão.

*Arhysoceble aff. huberi (Ducke, 1908)*

**ARGENTINA.** JUJUY: Parque Nacional Calilegua; SALTA: Coronel Moldes, Guemes.

**BOLÍVIA.** SANTA CRUZ: Boyuibe, Buena Vista, Camiri, Pedro Lorenzo.

**BRASIL.** MATO GROSSO: Cáceres; MATO GROSSO DO SUL: Porto Murtinho.

*Arhysoceble picta (Friese, 1899)*

**ARGENTINA.** ENTRE RIOS: Concórdia; SALTA: Corniza; TUCUMAN: El Cadillal; San Pedro Colalao, San Javier Tucuman.

**BRASIL.** PARANÁ: Bocauíva do Sul, Cerro Azul, Jaguatirica, Morretes, Tunas do Paraná; RIO GRANDE DO SUL: Bajé, Caçapava do Sul, Candiota, Canela, Esteio, Porto Alegre, Viamão; SANTA CATARINA: Blumenau, Seara.

*Arhysoceble sp.*

**BRASIL.** BAHIA: Rio de Contas; DISTRITO FEDERAL: Brasília; GOIÁS: Alto Paraíso de Goiás; PARANÁ: Balsa Nova, Campo Mourão, Palmeira, Ponta Grossa; MATO GROSSO: Chapada dos Guimarães, Rio Manso; MATO GROSSO DO SUL: Rio Brilhante, Três Lagoas; MINAS GERAIS: Barbacena, Brumadinho, Nova Lima, Ouro Preto, Santa do Riacho, São Gonçalo do Rio Preto, Serra do Salitre, Uberaba; SÃO PAULO: Ibitinga.

*Caenonomada bruneri Ashmead, 1899*

**ARGENTINA.** BUENOS AIRES: La Plata; CORDOBA: Agua de Oro, Alta Gracia, Capilla del Monte, Córdoba, El Sauce, Valle Hermoso; CORRIENTES: Laguna Iberia; ENTRE RIOS: Primero de Mayo; FORMOSA: Gran Guardia; LA PAMPA: Santa Rosa; MISIONES: Cataratas del Iguazu, Pastoreo Grande, Pindapoy; SANTA FÉ: Carcaraná, Tostado; SANTIAGO DEL ESTERO: Matara, San Tiago Del Estero, Sumampa; TUCUMAN: Los Nogales, Yerba Buena.

**BRASIL.** MATO GROSSO DO SUL: Porto Murtinho; PARANÁ: Curitiba, Foz do Iguaçu; RIO GRANDE DO SUL: Alegrete, Esteio, Rosário do Sul, Tenente Portela; SANTA CATARINA: Nova Teutônia.

**PARAGUAI.** ALTO PARANÁ: Puerto Bertoni; PARAGUARI: Sempucay; GUAIRA: Villarica.

*Caenonomada unicalcarata (Ducke, 1908)*

**BRASIL.** BAHIA: Anagé, Castro Alves, Feira de Santana, Ibotirama, Maracás, Rio de Contas, Vitória da Conquista; CEARÁ: Aurora, Barbalha, Baturité, Caridade, Crateús, Quixadá, São Benedito; GOIÁS: Flores; MINAS GERAIS: Jaíba, Janaúba, São Francisco; PARAÍBA: Cajazeiras, São João do Cariri; PERNAMBUCO: Petrolina; RIO GRANDE DO NORTE: Serra Negra do Norte; SERGIPE: Lagoa Funda.

*Caenonomada aff. unicalcarata (Ducke, 1908)*

**ARGENTINA.** TUCUMÁN: San Pedro de Colalao.

**BOLÍVIA.** SANTA CRUZ: Saipuru, Sunchal.

**BRASIL.** MATO GROSSO: Cáceres, Cuiabá, Santo Antonio do Laverger; MATO GROSSO DO SUL: Bela Vista, Porto Murtinho.

*Tapinotaspis nordestina Roig-Alsina 2003*

**BRASIL.** PERNAMBUCO: Buíque; PIAUÍ: São Miguel do Tapuio; SERGIPE: Canindé de São Francisco.

# Livros Grátis

( <http://www.livrosgratis.com.br> )

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)  
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)  
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)  
[Baixar livros de Matemática](#)  
[Baixar livros de Medicina](#)  
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)  
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)  
[Baixar livros de Meteorologia](#)  
[Baixar Monografias e TCC](#)  
[Baixar livros Multidisciplinar](#)  
[Baixar livros de Música](#)  
[Baixar livros de Psicologia](#)  
[Baixar livros de Química](#)  
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)  
[Baixar livros de Serviço Social](#)  
[Baixar livros de Sociologia](#)  
[Baixar livros de Teologia](#)  
[Baixar livros de Trabalho](#)  
[Baixar livros de Turismo](#)