

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA

**ESTRATÉGIAS DE POLINIZAÇÃO E BIOLOGIA REPRODUTIVA EM
ORQUÍDEAS ONCIDIINAE DO SUL DO BRASIL**

JONAS BLANCO CASTRO

Orientador: Dr. Rodrigo Bustos Singer (UFRGS)

Porto Alegre – RS

2021

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA

**ESTRATÉGIAS DE POLINIZAÇÃO E BIOLOGIA REPRODUTIVA EM
ORQUÍDEAS ONCIDIINAE DO SUL DO BRASIL**

Autor: Jonas Blanco Castro

Orientador: Dr. Rodrigo Bustos Singer

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Botânica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como requisito parcial para a obtenção do título de Doutor em Botânica.

Porto Alegre – RS

2021

JONAS BLANCO CASTRO

**ESTRATÉGIAS DE POLINIZAÇÃO E BIOLOGIA REPRODUTIVA EM
ORQUÍDEAS ONCIDIINAE DO SUL DO BRASIL**

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Botânica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como requisito parcial para a obtenção do título de Doutor em Botânica.

Dr. Rodrigo Bustos Singer (orientador)

Dra. Loreta Brandão de Freitas

Dra. Favizia Freitas de Oliveira

Dr. Carlos Gabriel Martel Gora

Dra. Viviane Gianlupi Ferro (suplente)

Dr. Mario Alberto Blanco Coto (suplente)

Porto Alegre – RS

2021

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador, Dr. Rodrigo Bustos Singer, pelo acolhimento, paciência, auxílio em campo e correções realizadas ao longo de meu Doutorado.

Ao amigo e colega de laboratório M.Sc. Oscar Perdomo Baez e aos colaboradores dr. Glauco Machado e dr. Gabriel Melo, pela ajuda nos trabalhos de campo e por suas participações em etapas fundamentais dos manuscritos desenvolvidos.

Aos responsáveis, funcionários e pesquisadores da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, em especial às Dras. Rosana Farias Singer, Andréia Maranhão Carneiro, Priscila Porto-Alegre Ferreira e Natividad Fagundes, pelos auxílios e por gentilmente disponibilizarem o orquidário para cultivo de plantas coletadas e a área da seção de coleções para estudos de polinização.

Aos curadores dos herbários, pelo material disponibilizado para análises morfológicas.

Aos demais colegas, professores e demais funcionários do PPG Botânica/UFRGS, pelos conhecimentos agregados, pelo companheirismo, por proporcionaram um ambiente favorável à realização das pesquisas. e por todas as sugestões para o melhoramento do trabalho.

À Capes pela bolsa concedida e ao ICMBIO pela autorização de coleta (SISBIO).

Aos membros da comissão examinadora, por terem aceitarem o convite e pelas sugestões e correções que com certeza irão enriquecer este trabalho.

Aos meus pais (Claudio e Eloisa), familiares, amigos e minha namorada Graziela, por todo o apoio incondicional, confiança, companheirismo e compreensão nos momentos difíceis.

Às demais pessoas que, de uma forma ou de outra, colaboraram para a realização deste trabalho.

Meu muito obrigado!

RESUMO

Oncidiinae é uma das principais subtribos de orquídeas na região Neotropical, tanto em número de representantes quanto em diversidade de habitats e estratégias de polinização. A subtribo possui um histórico taxonômico bastante controverso. *Oncidium* – o principal gênero de Oncidiinae – se mostrou parafilético e teve diversas espécies sendo incluídas em gêneros distintos, sendo que a maioria das espécies brasileiras foram transferidas para *Gomesa*. Na presente tese, estudamos as estratégias de polinização e biologia reprodutiva em orquídeas Oncidiinae da região sul do Brasil, com destaque para espécies do gênero *Gomesa*. Em um primeiro momento, realizamos uma revisão bibliográfica, compilando todas as informações acerca dessas espécies e seus recursos florais, grupos polinizadores, formação de frutos e outras características associadas. A seguir, realizamos observações em populações nativas de quatro espécies representativas de Oncidiinae: *G. flexuosa*, *G. ranifera*, *G. cornigera* e *G. riograndensis*. Todas essas espécies apresentam flores oleíferas e são polinizadas por abelhas Apidae coletoras de óleos, dos gêneros *Centris*, *Paratetrapedia*, *Trigonopedia*, *Lophopedia* e *Arhysoceble*. Também investigamos a proposta encontrada na literatura de que alguns membros da subtribo podem se valer de mimetismo como estratégia para polinização. Para tanto, acompanhamos indivíduos de *G. flexuosa* em presença e ausência de *Janusia guaranítica* (Malpighiaceae). Contudo, a partir de nosso experimento, não identificamos um aumento na visitação ou no sucesso reprodutivo da orquídea quando em presença de seu modelo putativo. Com base nos novos dados, buscamos uma explicação alternativa para a semelhança entre as flores dos dois táxons envolvidos, e amparamos nossa discussão sobre a hipótese de EPB (do inglês, “exploitation of perceptual biases”). De acordo com esse processo, as orquídeas teriam se beneficiado de uma relação previamente existente entre planta (Malpighiaceae) e polinizador (abelha Apidae), mas não teriam evoluído características semelhantes com base nas malpighiáceas como organismo modelo. Ao final da tese, discutimos os conhecimentos adquiridos frente aos trabalhos já publicados acerca das questões que envolvem ou podem influenciar na polinização dessa importante subtribo de orquídeas.

Palavras-chave: abelhas Apidae, elaióforos, engodo, *Gomesa*, mimetismo, polinizadores, recompensas florais.

ABSTRACT

Oncidiinae is one of the main orchid subtribes in the Neotropics, both in number of representatives and diversity of habitats and pollination strategies. The subtribe has a very controversial taxonomic history. *Oncidium* – the main genus of Oncidiinae – was considered paraphyletic and had several species included in different genera, with most of the Brazilian species transferred to *Gomesa*. In the present thesis, we studied the pollination strategies and breeding systems in Oncidiinae orchids from southern Brazil, with emphasis on species of the genus *Gomesa*. At a first moment, we carried out a literature review, compiling all information concerning these species and their floral resources, pollinating groups, fruit formation and other associated features. Next, we performed observations in native populations belonging to four Oncidiinae species: *G. flexuosa*, *G. ranifera*, *G. cornigera* and *G. riograndensis*. All these species have oil flowers and are pollinated by oil-collecting bees from the genera *Centris*, *Paratetrapedia*, *Trigonopedia*, *Lophopedia* and *Arhysoceble*. We also investigated the proposal found in the literature that some members of the subtribe can use mimicry as a pollination strategy. For that purpose, we observed individuals of *G. flexuosa* in presence and absence of *Janusia guaranitica* (Malpighiaceae). However, we did not identify an increase in visitation or reproductive success of the orchids when in the presence of their putative models. Based upon the new data, we searched for an alternative explanation for the similarity between the flowers of these two taxa and developed our discussion on the EPB (exploitation of perceptual biases) hypothesis. According to this process, the orchids would have benefited from a previously existing relationship between plant (Malpighiaceae) and pollinator (Apidae bee), but the similar floral features would not have evolved based on the Malpighiaceae species as a model organism. At the end of the thesis, we discuss the new knowledge acquired in relation to works already published concerning issues involving or influencing the pollination of this important orchid subtribe.

Keywords: Apidae bees, deception, elaiophores, floral resources, *Gomesa*, mimicry, pollinators

SUMÁRIO

1. Introdução	11
2. Objetivos	17
3. Capítulo 1 – A literature review of the pollination strategies and breeding systems in <i>Oncidiinae</i> orchids	18
4. Capítulo 2 – Pollination biology and reproductive success in four Brazilian species of <i>Gomesa</i> (Orchidaceae: <i>Oncidiinae</i>): specific pollinators, but high pollen loss and low fruit set	44
5. Capítulo 3 – Müllerian mimicry between oil-producing orchids and Malpigiaceae? An old hypothesis finally tested	63
6. Discussão	78
7. Conclusão	86
8. Referências	88
9. Material complementar	94

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

- FIGURE 1 – Habits, growth types and morphological features of the Oncidiinae 20
- FIGURE 2 – Diversity of flowers within Oncidiinae 21
- FIGURE 3 – Floral structures and supply of resources in Oncidiinae orchids 30
- FIGURE 4 – Deceptive pollination strategies and aspects of the breeding systems in Oncidiinae orchids 34

CAPÍTULO 2

- FIGURE 1 – Clades and features of *Gomesa* species. Maximum likelihood tree of *Gomesa*, adapted from Neubig et al. (2012) 46
- FIGURE 2 – Floral features of *Gomesa* species 47
- FIGURE 3 – Pollination of *Gomesa flexuosa* and *Gomesa ranifera* 51
- FIGURE 4 – Pollination of *Gomesa cornigera* and *Gomesa riograndensis* 52
- FIGURE 5 – Male and female *Centris trigonoides* and their relation with *Gomesa flexuosa* 52

- SUPPORTING INFORMATION 1 – Self-pollination versus cross-pollination fructification in *Gomesa riograndensis*. Box-plot of fruits formed/pollinated flowers (FF) ratios in response to cross-pollination and self-pollination treatments applied to 13 individuals 62

CAPÍTULO 3

- FIGURE 1 – *Gomesa flexuosa* and *Janusia guaranítica*'s geographical distribution in Brazil, showing the main biomes in the country 65
- FIGURE 2 – Reproductive structures of *Gomesa flexuosa* and *Janusia guaranítica* 66

FIGURE 3 – Scheme of the experimental design used to test the hypothesis of Müllerian mimicry between the orchid *Gomesa flexuosa* and the malpigh *Janusia guaranitica*, which is a cespitose herb 67

FIGURE 4 – *Centris trigonoides* pollinating *Gomesa flexuosa* and *Janusia guaranitica* 69

FIGURE 5 - Results of the field experiment to test the existence of Müllerian mimicry between the orchid *Gomesa flexuosa* and the Malpighiaceae *Janusia guaranitica* 70

SUPPLEMENTARY INFORMATION: FIGURE S1 – Floral visitors and potential pollinators of *Janusia guaranitica* 74

DISCUSSÃO

FIGURA 1 – Espécies adicionais de Oncidiinae monitoradas em campo, com fins para estudo de polinização 79

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1

TABLE 1 – Pollinators, floral resources and pollination strategies in Oncidiinae orchids	22
TABLE 2 – Self-compatibility and natural fruit set in the Oncidiinae	37

CAPÍTULO 2

TABLE 1 – Summary of field observations, pollinators and pollination processes of <i>Gomesa flexuosa</i> , <i>Gomesa ranifera</i> , <i>Gomesa cornigera</i> , and <i>Gomesa riograndensis</i> . All species are pollinated by “oil-collecting” bees from the Apidae	48
TABLE 2 – Breeding system treatments in <i>Gomesa flexuosa</i> , <i>Gomesa ranifera</i> , <i>Gomesa cornigera</i> , and <i>Gomesa riograndensis</i> . <i>Gomesa riograndensis</i> is predominantly self-incompatible, even though it developed few fruits through self-pollination. The remnant species are strictly self-incompatible	49
TABLE 3 – Total and mean fruiting successes in natural populations of <i>Gomesa flexuosa</i> , <i>Gomesa ranifera</i> , <i>Gomesa cornigera</i> , and <i>Gomesa riograndensis</i>	53
TABLE 4 – Indexes of efficiency in pollen transference and pollen loss for <i>Gomesa flexuosa</i> , <i>Gomesa ranifera</i> , <i>Gomesa cornigera</i> , and <i>Gomesa riograndensis</i>	53
SUPPORTING INFORMATION 1 – Self-pollination versus cross-pollination fructification in <i>Gomesa riograndensis</i> . Number of flowers used, developed fruits and fruits formed/pollinated flowers (FF) ratios for the self-pollination and cross-pollination treatments	61

CAPÍTULO 3

SUPPLEMENTARY INFORMATION: TABLE S1 – List of references (ordered chronologically) suggesting the occurrence of Müllerian mimicry between Oncidiinae orchids and Malpighiaceae species. The statements included in the table are an <i>ipsis litteris</i> reproduction of the original papers, but references were excluded for the sake of conciseness.	75
---	----

DISCUSSÃO

TABELA 1 – Relação de espécies adicionais de Oncidiinae observadas em campo (além das 4 espécies do manuscrito 2), suas localidades, datas de acompanhamento e total de horas de observação 79

TABELA 2 – Relação de tratamentos de biologia reprodutiva (polinização cruzada e autopolinização) em condições controladas, de espécies adicionais de orquídeas Oncidiinae (além das 4 espécies do manuscrito 2) e suas respectivas taxas de frutificação 84

1. INTRODUÇÃO

Orchidaceae Juss. é apontada como a segunda maior família de Angiospermas, com aproximadamente 24.500 espécies conhecidas (Judd *et al.*, 2009; Chase *et al.*, 2015). A família está amplamente distribuída no mundo, com centros de diversidade nas regiões tropicais. Suas características mais marcantes são a presença de velame - epiderme multiestratificada - nas raízes de grande parte das espécies; grande variedade de caules, como rizomas, cormos e, marcadamente, pseudobulbos – caules espessados uni ou multinodais; pétala mediana modificada e muitas vezes ornamentada, chamada de lábio ou labelo, com papel fundamental na polinização dessas espécies; e fusão de androceu e gineceu, formando a coluna (Dressler, 1981, 1993). A extrema maioria das orquídeas apresenta seu pólen organizado em polínias – que podem ser estruturas rígidas ou quebradiças guarnecendo todo o conteúdo polínico da flor – e possui crescimento simpodial. O ápice de raízes maduras em orquídeas epifíticas é frequentemente de coloração esverdeada devido à presença de cloroplastos. As raízes, ainda, participam de relações conhecidas como micorrizas, nas quais fungos presentes no solo facilitam sua alimentação em seus estágios iniciais de vida (Dressler, 1981, 1993).

Oncidiinae Benth. é uma das principais subtribos de Orchidaceae em número de representantes dentro da região Neotropical. As relações taxonômicas e filogenéticas entre as espécies da subtribo sempre foram controversas. No início dos anos 2000, entretanto, diversos autores se empenharam na resolução das afinidades filogenéticas dos principais gêneros dentro de Oncidiinae, reduzindo o número de gêneros para aproximadamente 60, com um número de espécies em torno de 1600 (Williams *et al.*, 2001a, 2001b; Chase, 2009; Chase *et al.*, 2009; Neubig *et al.*, 2012). Dois gêneros amplamente afetados com essas mudanças foram *Oncidium* Sw. (o gênero-tipo da subtribo) e *Gomesa* R.Br. Muitas espécies sul-americanas previamente incluídas em *Oncidium* foram transferidas para *Gomesa*. Algumas outras foram submetidas a novos gêneros, como *Vitekorchis* Romowicz & Szlach. e *Zelenkoa* M.W.Chase & N.H.Williams (Chase, 2009; Neubig *et al.*, 2012). *Oncidium* apresenta em torno de 520 espécies, tendo agregado representantes dos gêneros *Chamaeleorchis* Senghas & Lückel, *Cochlioda* Lindl., *Collare-stuartense* Senghas & Bockemühl, *Heteranthocidium* Szlach., Mytnik & Romowicz, *Mexicoa* Garay, *Miltonioides* Brieger & Lückel,

Odontoglossum Kunth, *Sigmatostalix* Rehb.f. e *Symphyglossum* Schltr (Chase, 2009). Esse gênero está praticamente ausente do Brasil, sendo distribuído desde o sul da Bolívia e Peru até o México e estado da Florida, nos Estados Unidos (Chase, 2009; GBIF, 2021). *Gomesa*, conforme atualmente circunscrita, abrange 125 espécies e agrega 23 sinonímias (IPNI, 2021; The Plant List, 2021; SpeciesLink, 2021), distribuídas desde o norte da Argentina até a Amazônia peruana, com centros de diversidade na Mata Atlântica brasileira (Chase, 2009; GBIF, 2021).

As flores de orquídeas Oncidiinae já foram extensivamente estudadas, tendo como apelo seu alto potencial ornamental (van der Pijl & Dodson, 1966; van der Cingel, 2001). Suas flores são trímeras. A coluna pode apresentar um espessamento rígido em sua base, a tábula infraestigmática. O androceu apresenta antera terminal que porta 2 polínias rígidas. O gineceu é composto por 3 lóbulos estigmáticos fundidos, assumindo um formato côncavo. O lóbulo médio - chamado de rostelo - não é receptivo e produz uma substância viscosa que adere à apêndices conhecidos como caudículas. Por vezes, o próprio rostelo pode se tornar destacável da coluna, sendo então conhecido por viscídio, auxiliando na adesão do polinário – polínias e estruturas acessórias – ao corpo do polinizador (Dressler, 1993; Singer *et al.*, 2006). Esses polinários, quando depositados em uma cavidade estigmática de uma flor da mesma espécie, pode gerar frutos ao polinizar a própria flor (autopolinização), outra flor do mesmo indivíduo (autopolinização) ou uma flor de outro indivíduo da mesma espécie (polinização cruzada). Autopolinização, se frequente, pode levar à perda de diversidade genética em populações. Naturalmente ao longo do tempo, algumas espécies desenvolveram mecanismos para evitar esse processo (Dressler, 1993). Existem plantas, por exemplo, que não desenvolvem frutos a partir de seu próprio conteúdo polínico ou, caso haja uma formação inicial, o processo é abortado em algum momento. Assim, mesmo que o fruto tenha um certo grau de desenvolvimento, as suas sementes (se formadas) não são viáveis. Podemos, assim, classificar grosseiramente as orquídeas entre espécies autocompatíveis ou autoincompatíveis. Uma boa parte dos representantes de Oncidiinae já foram demonstrados como autoincompatíveis.

É ampla a literatura que sugere polinização por engodo alimentício para grande parte de Oncidiinae, no qual as espécies simulam possuir estruturas com compostos importantes na alimentação de seus visitantes, enquanto na realidade não os portam (van der Pijl & Dodson, 1966; Dressler, 1993; van der Cingel, 2001). Contudo, diversos

trabalhos ao longo da última década vêm demonstrando que, na verdade, a subtribo engloba diferentes estratégias envolvendo variados recursos florais (revisado por Castro & Singer, 2019) que são empregados no seu processo de polinização, fazendo com que a polinização por engodo seja rara dentro do clado. Óleos florais, néctar e fragrâncias são os principais exemplos desses recursos florais. Entre orquídeas no geral o recurso mais encontrado é o néctar. Em Oncidiinae, porém, néctar só é observado em algumas espécies de *Capanemia* Barb.Rodr., *Comparettia* Poepp. & Endl., *Leochilus* Knowles & Westc. e *Rodriguezia* Ruiz & Pav. que são polinizadas por diversos animais, como abelhas (de Euglossini Latreille, 1802; Halictidae Thomson, 1869; e *Xylocopa* Latreille, 1802), vespas, borboletas ou beija-flores (Chase, 1986; Singer & Cocucci, 1999; Buzatto *et al.*, 2012; Pansarin *et al.*, 2015, 2018, 2020; Castro & Singer, 2019). Fragrâncias também são importantes recursos empregados na atração de polinizadores. Essas substâncias são armazenadas nos osmóforos, que são manipulados geralmente por machos de abelhas Euglossini (Williams & Whitten, 1983).

As substâncias lipídicas, por sua vez, são recursos mais comumente encontrados nas espécies da subtribo (Castro & Singer, 2019). Segundo Renner & Schaefer (2010), os elaióforos teriam surgido pelo menos 7 vezes de forma independente dentro de Oncidiinae, na região labelar das flores. Conforme já descrito algumas vezes na literatura, os óleos florais são procurados por “abelhas coletoras de óleos” da família Apidae Latreille, 1802 (grupo parafilético, segundo Martins & Melo, 2015), na maioria das vezes representadas por indivíduos das tribos Centridini Cockerell & Cockerell, 1901 e Tapinotaspidini Roig-Alsina & Michener, 1993. O estudo das estruturas dos elaióforos em Oncidiinae é relativamente recente (revisado por Castro & Singer, 2019). Geralmente, os óleos florais em Oncidiinae são caracterizados pela presença de diacilgliceróis (Reis *et al.*, 2000, 2003, 2006). Os elaióforos se dividem em epiteliais, tricomáticos ou intermediários (Vogel, 1974; Possobom & Machado, 2017). Também é importante destacar que, além da região dos labelos, substâncias lipídicas podem estar presentes na superfície estigmática das flores de algumas espécies, não participando do processo de atração de polinizadores. Nesses casos, os óleos têm a função de contribuir para a viscosidade do fluido estigmático, facilitando a adesão de polinários ao corpo dos visitantes (Clifford & Owens, 1990; Blanco *et al.*, 2013).

Em relação às estratégias de polinização, alguns autores (Powell *et al.*, 2003; Chase, 2009; Vale *et al.*, 2011; Papadopulos *et al.*, 2013; Possobom & Machado, 2017)

sugerem que muitas espécies de Oncidiinae com as usuais flores amarelas e calosidades nos labelos – “flores oncidióides” – poderiam mimetizar espécies de Malpighiaceae Juss. portadoras de óleos florais (em elaióforos). Além de similaridades morfológicas das flores (Singer & Cocucci, 1999; van der Cingel, 2001; Singer *et al.*, 2006; Stpiczyńska *et al.*, 2007; Davies & Stpiczyńska, 2009), outros estudos comprovaram as similaridades na coloração e espectro de absorção de luz entre os táxons (ver Chase *et al.*, 2009). Inclusive, a estrutura conhecida por tábula infrastigmática presente em diversos Oncidiinae, principalmente entre espécies de *Gomesa* e *Oncidium*, é considerada por alguns pesquisadores como análoga funcional das pétalas estandarte de malpighiáceas, sendo utilizadas para estabilização dos visitantes sobre as flores (Chase *et al.*, 2009).

Em relação à mimetismo entre plantas, Wiens (1978) é um dos primeiros a empregar conceitos desenvolvidos sobre espécies animais – de mimetismo Batesiano e Mülleriano – para espécies vegetais. Contudo, para o autor, todo caso de mimetismo deveria apresentar um organismo modelo, um mímico e um receptor (por vezes também chamado de operador, um indivíduo “enganado” por modelos e mímicos) (Schaefer & Ruxton, 2009). Para que um relacionamento entre plantas e seus polinizadores seja considerado um processo mimético, a similaridade entre as espécies vegetais precisa ser adaptativa (Roy & Widmer, 1999). No mimetismo floral Batesiano, a espécie mímica não produz recursos florais em quantidade suficiente para que sejam ofertados como recompensa aos seus polinizadores (Roy & Widmer, 1999; Vereecken & McNeil, 2010). O mimetismo Batesiano é moldado por seleção dependente de frequência negativa, em outras palavras, quanto mais comum o fenótipo da planta “rara” se torna, menor é o seu fitness, pois ela é mais facilmente percebida pelos visitantes florais. (Roy & Widmer, 1999). Já o processo Mülleriano, para Wiens (1978), representa uma evolução convergente e não mimetismo, por não apresentar clara distinção entre modelos e mímicos. Outros autores (Marshall, 1908; Poulton, 1909; Symula *et al.*, 2001; Mallet, 2001) sugerem que a dinâmica de desenvolvimento de um mimetismo Mülleriano segue uma linha de evolução advergente (unidirecional) ao invés de convergente.

Convencionalmente, para que seja uma modelo Mülleriana determinada espécie vegetal deve: (1) oferecer mais recursos florais (ou em maior quantidade); (2) ser mais comum; (3) apresentar maturação prévia (para espécies sazonais); (4) ser maior; (5) ser

mais visível (conspícua); (6) viver em populações mais agregadas (gregária); (7) possuir uma distribuição geográfica mais ampla; (8) apresentar menos polimorfismos; (9) apresentar padrões de coloração ancestrais e menos difusos; e (10) ter um menor grau de divergência das características florais de seus ancestrais do que seus mímicos. Essas informações, analisadas em conjunto, facilitam a identificação de modelos e mímicos Müllermanos (Mallet, 2001; Ruxton *et al.*, 2004). Estudos efetivos de mimetismo devem avaliar os modelos, mímicos e operadores em um sistema natural e determinar seus inter-relacionamentos (Wiens, 1978; de Jager and Anderson, 2019). Observar o aumento no fitness dos mímicos quando em presença de seus modelos é essencial para a definição de um caso de mimetismo, provando assim que a semelhança é de alguma forma adaptativa por parte do mímico (Roy and Widmer, 1999). De acordo com de Jager & Anderson (2019), existem algumas premissas necessárias para o estabelecimento de um processo mimético: (1) deve haver um receptor pré-estabelecido, assim os mímicos se aproveitam de uma interação previamente existente entre um modelo e um receptor; (2) O receptor deve interagir tanto com o modelo quanto com o mímico; (3) mímicos devem apresentar menor fitness na ausência dos modelos; e (4) o receptor exerce uma seleção sobre o mímico. A fim de confirmar o mimetismo, se faz essencial demonstrar que o mímico se assemelha estritamente à percepção que o receptor possui acerca do modelo, assim como verificar se essa semelhança beneficia o fitness da espécie mímica. Portanto, as seguintes características devem ser analisadas: (1) similaridade morfológica; (2) similaridade de compostos químicos; (3) sincronia fenológica; (4) co-ocorrência espacial; (5) possíveis benefícios mútuos; (6) compartilhamento de polinizadores; e (7) variações no fitness das espécies (Roy and Widmer, 1999).

No sul do Brasil, estudos sobre polinização de orquídeas são raros, se destacando os trabalhos acerca de orquídeas terrestres dos gêneros *Habenaria* Willd. (Moreira *et al.*, 1996; Pedron *et al.*, 2012) e *Chloraea* Lindl. (Sanguinetti *et al.*, 2012). Devido a essa lacuna de estudos na região, essa proposta é norteadada pelas seguintes perguntas: (1) Quais as estratégias de polinização já demonstradas na literatura para Oncidiinae e, mais especificamente, para espécies de *Gomesa*? Quanto à sua biologia reprodutiva e polinização: (2) Quais são seus polinizadores e qual o comportamento dos animais sobre as flores? (3) Essas orquídeas são autocompatíveis ou autoincompatíveis, em outras palavras, capazes ou não de produzir frutos e sementes viáveis através do

próprio conteúdo polínico? (4) Qual é o seu sucesso reprodutivo? E quanto à possibilidade de formação de complexos miméticos: (5) existem semelhanças entre orquídeas Oncidiinae e Malpighiaceae além das características morfológicas? (6) Os dois táxons apresentam algum recurso floral em comum, que possa ser explorado pelos mesmos polinizadores? (7) Se sim, esses táxons compartilham de fato os mesmos polinizadores? (8) Podemos classificar o relacionamento entre espécies de Oncidiinae e Malpighiaceae como mimetismo Mülleriano?

Com a finalidade de aprofundamento nos aspectos biológicos das espécies de Oncidiinae na região (com ênfase em *Gomesa*), a presente tese foi desenvolvida, através de trabalhos com populações nativas de representantes sulinos dessas orquídeas. A tese está estruturada em três capítulos. No primeiro capítulo, realizamos uma ampla revisão bibliográfica acerca das estratégias de polinização, presença de recursos florais e polinizadores identificados em gêneros de Oncidiinae até o momento da publicação do manuscrito, na Acta Botanica Brasilica (Castro & Singer, 2019). No segundo capítulo, destrinchamos as estratégias de polinização e os sistemas reprodutivos de quatro espécies representativas das *Gomesa* brasileiras: *Gomesa flexuosa* (Lodd.) M.W.Chase & N.H.Williams, *G. ranifera* (Lindl.) M.W.Chase & N.H.Williams, *G. cornigera* (Lindl.) M.W.Chase & N.H.Williams e *G. riograndensis* (Cogn.) M.W.Chase & N.H.Williams. Todas essas espécies oferecem óleos florais como recompensas a seus visitantes. O estudo apresenta grande variedade de registros fotográficos e fílmicos importantes, que detalham o processo de polinização, a frequência e o comportamento dos polinizadores sobre as flores, a eficiência de polinização, os frutos formados, entre outros aspectos. Esse manuscrito foi publicado na revista Plant Species Biology (Castro *et al.*, 2021a). O terceiro capítulo, por sua vez, discute o possível mimetismo sugerido frequentemente na literatura (Chase *et al.*, 2009; Neubig *et al.*, 2012) entre orquídeas Oncidiinae e Malpighiaceae portadoras de óleos florais. Apresentamos os motivos e as similaridades que levaram a essas inferências, elaboramos um método científico para avaliação dessa possibilidade – através de um experimento com indivíduos de *G. flexuosa* (Oncidiinae) e *Janusia guaranitica* (A.St-Hil.) A.Juss. (Malpighiaceae) – e debatemos sobre os nossos resultados sugerindo uma nova abordagem para essa interação ecológica. O terceiro capítulo foi publicado na revista The Science of Nature (Castro *et al.*, 2021b).

2. OBJETIVOS

O objetivo geral da presente tese é avaliar e detalhar as estratégias de polinização e biologia reprodutiva empregadas por espécies representativas de Oncidiinae pertencentes ao gênero *Gomesa* no sul do Brasil. Para isso, definimos como objetivos específicos:

- Revisar a bibliografia acerca das estratégias de polinização e biologia reprodutiva de espécies de Oncidiinae;
- Detalhar a estratégia de polinização de espécies representativas de *Gomesa*;
- Identificar e ilustrar os polinizadores e seu comportamento sobre as flores;
- Calcular a eficiência na transferência do pólen pelos polinizadores e o sucesso de frutificação das plantas;
- Descrever o sistema reprodutivo dessas espécies;
- Acompanhar a polinização de *Gomesa* em presença/ausência de uma espécie de Malpighiaceae;
- Identificar possível compartilhamento de polinizadores entre as orquídeas Oncidiinae e malpighiáceas amostradas;
- Inferir o relacionamento entre os dois táxons e os seus polinizadores;
- Publicar os resultados em revistas científicas de bom fator de impacto.

3. CAPÍTULO 1 - A literature review of the pollination strategies and breeding systems in Oncidiinae orchids

As páginas do referido manuscrito foram suprimidas para a presente versão parcial da tese. O artigo foi publicado na revista *Acta Botanica Brasilica* 33(4): 618-643. DOI: 10.1590/0102-33062019abb0111

4. CAPÍTULO 2 - Pollination biology and reproductive success in four Brazilian species of *Gomesa* (Orchidaceae: Oncidiinae): specific pollinators, but high pollen loss and low fruit set

As páginas do referido manuscrito foram suprimidas para a presente versão parcial da tese. O artigo foi publicado na revista *Plant Species Biology* 2021: 1-16. DOI: 10.1111/1442-1984.12361

5. CAPÍTULO 3 - Müllerian mimicry between oil-producing orchids and Malpigiaceae? An old hypothesis finally tested

As páginas do referido manuscrito foram suprimidas para a presente versão parcial da tese. O artigo foi publicado na revista *The Science of Nature* 109, article number 3, 1-11. DOI: 10.1007/s00114-021-01771-9

6. DISCUSSÃO

Os aspectos envolvendo a polinização e biologia reprodutiva de *Gomesa flexuosa*, *G. ranifera*, *G. cornigera* e *G. riograndensis* foram detalhados em nosso segundo manuscrito (ver artigo 2). Porém, além dessas espécies já citadas, foi realizado o acompanhamento em campo de outras espécies de Oncidiinae: *Gomesa barbata* (Lindl.) M.W.Chase & N.H.Williams, *G. bifolia* (Sims) M.W.Chase & N.H.Williams, *G. concolor* (Hook.) M.W.Chase & N.H.Williams, *G. crispa* (Lindl.) Klotzsch ex Rchb.f., *G. gomezoides* (Barb.Rodr.) Pabst, *G. longipes* (Lindl.) M.W.Chase & N.H.Williams e *Platyrrhiza quadricolor* Barb.Rodr. (Figura 1). Os locais de observação e o total de horas de monitoramento para cada espécie estão relacionados na Tabela 1. As populações de *Gomesa bifolia* observadas habitavam partes altas e com grande incidência de luz, como fustes de árvores em áreas de transição entre matas e campos ou regiões expostas no limite superior das copas das árvores, fazendo com que as inflorescências multifloras em amarelo vivo se tornassem bastante conspícuas. Já os indivíduos de *G. barbata* foram encontrados nas planícies costeiras, em áreas abertas ou beiras de matas, onde existe uma grande incidência de luz e influência da maritimidade. Os espécimes de *G. concolor* e *G. gomezoides* habitavam áreas próximas, nas regiões mais baixas dos fustes das árvores, no interior de matas de clima bastante úmido, geralmente acompanhadas por diversas briófitas e líquens. *Gomesa crispa* também foi observada no interior de matas em regiões mais úmidas, geralmente próximas a corpos d'água, como rios e cachoeiras. Por fim, *G. longipes* e *P. quadricolor* foram encontradas no interior de matas mais fechadas, na região metropolitana de Porto Alegre, sobre um morro granítico – porém os indivíduos acompanhados de *G. longipes* foram de espécimes cultivados no Jardim Botânico da cidade, pois os principais indivíduos nativos estavam muito altos e inacessíveis. Além do acompanhamento em campo, utilizamos uma câmera-trap posicionada sobre populações de *G. barbata* (por um total de 19 dias, não necessariamente consecutivos), *G. concolor* (19 dias), *G. crispa* (13 dias) e *G. gomezoides* (31 dias). Contudo, embora para algumas dessas espécies o tempo total de acompanhamento em campo tenha alcançado 88 horas e mesmo com o suporte da câmera-trap, em nenhuma delas foram observados visitantes florais.

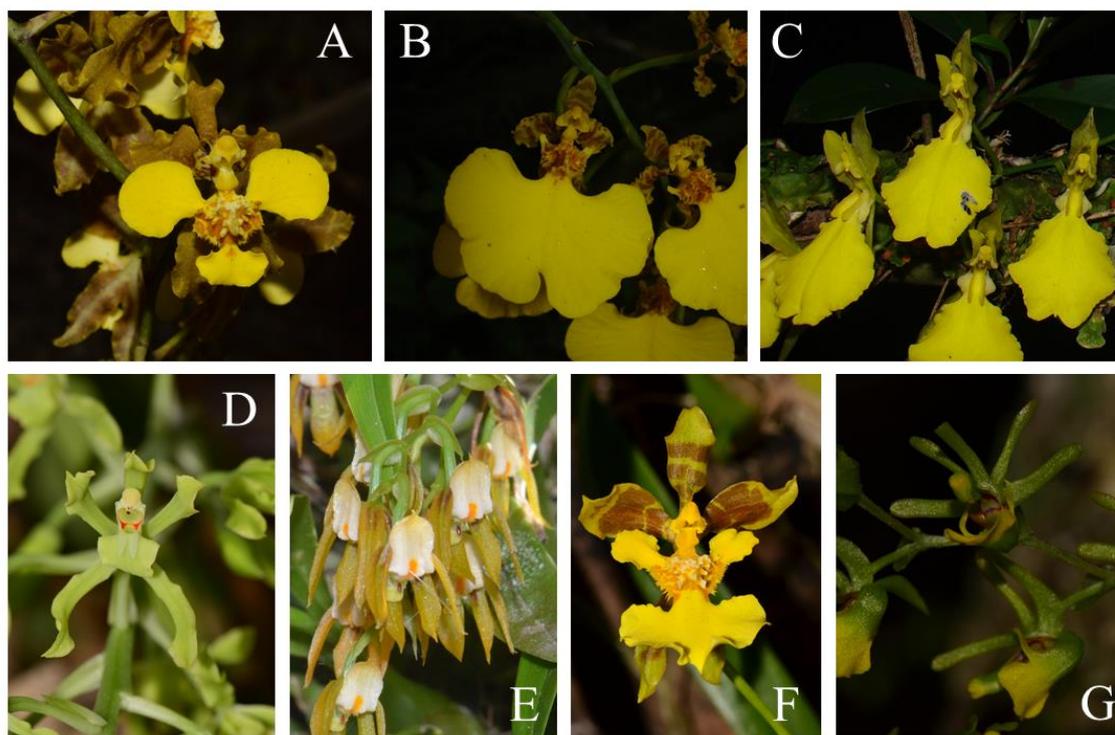


Figura 1 – Espécies adicionais de Oncidiinae monitoradas em campo, com fins para estudo de polinização. **A:** *Gomesa barbata*. **B:** *G. bifolia*. **C:** *G. concolor*. **D:** *G. crispa*. **E:** *G. gomezoides*. **F:** *G. longipes*. **G:** *Platyrrhiza quadricolor*.

Tabela 1 – Relação de espécies adicionais de Oncidiinae observadas em campo (além das 4 espécies do manuscrito 2), suas localidades, datas de acompanhamento e total de horas de observação.

ESPÉCIE	LOCALIDADE	DATAS	HORAS
<i>Gomesa barbata</i>	Parque Natural Municipal	09-10/12/2017	67
	Tupancy, Balneário Rondinha,	28-31/12/2017	
	Arroio do Sal/RS	24-25/11/2018	
		14-17/12/2018	
<i>Gomesa bifolia</i>	Rincão dos Orelhanos,	06-08/12/2018	32
	Guaíba/RS	15-16/02/2018	

<i>Gomesa concolor</i>	Parque Nacional da Serra	09-10/10/2018	85
	Geral e Parque Nacional de	12-14/10/2018	
	Aparados da Serra, Cambará	22 e 25/10/2018	
	do Sul/RS	09-12/11/2018	
		06-08/11/2019	
<i>Gomesa crispa</i>	Parque das 8 Cachoeiras, São	09 e 10/05/2018	88
	Francisco de Paula/RS	12-14/05/2018	
		24-25/05/2018	
		22-25/04/2019	
		01-04/05/2019	
<i>Gomesa gomezoides</i>	Parque Nacional da Serra	03-07/11/2018	63
	Geral, Cambará do Sul/RS	11-12/11/2018	
		03-05/12/2018	
<i>Gomesa longipes</i>	Jardim Botânico, Porto	27-30/09/2019	42
	Alegre/RS (espécimes cultivados)	05-06/10/2019	
<i>Platyrhiza quadricolor</i>	Morro Santana, Porto	25-27/12/2017	37
	Alegre/RS	19-22/12/2018	

As inflorescências de *G. crispa* e *G. gomezoides* são racemosas, de flores aromáticas e esbranquiçadas a esverdeadas, ao contrário das outras espécies estudadas, que são geralmente paniculadas e de flores de amarelo intenso e marrom (Figura 1). *Gomesa concolor* apresenta inflorescências geralmente com uma quantidade de flores inferior a 30, paniculadas (por vezes racemosa devido ao número reduzido de flores), de tamanho proporcionalmente maior às outras Oncidiinae estudadas e de amarelo intenso que ocupa toda a superfície do perianto, com labelo muito mais desenvolvido do que as peças periânticas restantes. Já *G. longipes* e *G. barbata* possuem panículas com flores amarelas e de máculas marrons, com pétalas e sépalas (por vezes, chamadas de tépalas) de tamanhos proporcionais em relação ao labelo, e este com bordos (istmos) ciliados. Por sua vez, *G. bifolia* apresenta panículas multifloras geralmente com números muito superiores de flores em relação às anteriores, às vezes alcançando as centenas, e suas

flores amarelas “oncioides” também apresentam máculas marrons (à exceção do labelo, que também é proporcionalmente de maior tamanho, como em *G. concolor*). Por fim, *Platyrhiza quadricolor* pertence a um outro gênero e, portanto, apresenta maiores diferenças nas características florais em relação às demais. Suas flores são esverdeadas, com o capuz da antera e a região distal do labelo amareladas, de peças periânticas alongadas e retangulares, compondo um racemo que geralmente não ultrapassa 10 flores. Dentre essas espécies, *G. bifolia* é a mais próxima tanto filogeneticamente quanto morfológicamente de *G. flexuosa*, que teve sua polinização detalhada em nosso manuscrito 2.

Todas essas espécies, em conjunto com as 4 representantes de *Gomesa* em nosso manuscrito 2, podem (efetivamente ou teoricamente) apresentar óleos florais. Como vimos anteriormente (Castro & Singer, 2019), em boa parte das espécies com elaióforos nas flores os óleos são secretados por poros e expostos aos visitantes. Contudo, em algumas espécies, como *G. radicans* (Rchb.f.) M.W.Chase & N.H.Williams, o óleo é retido entre a parede celular e uma cutícula, a qual precisa ser rompida para que o recurso seja liberado. Ainda, algumas espécies de *Gomesa*, como *G. concolor*, podem apresentar óleos florais em pequenas quantidades ou não externalizarem essas substâncias mesmo após estímulos mecânicos por parte dos visitantes florais (Reis *et al.*, 2007). Na prática, esses fatores podem impedir que qualquer visitante em busca de recursos obtenha recompensas, o que pode ajudar a justificar a não-observação de abelhas coletoras de óleos sobre as flores dessas espécies (*G. barbata*, *G. concolor*, *G. crispa*, *G. gomezoides*, *G. longipes*), principalmente por parte de insetos que não possuem um porte e estruturas suficientemente fortes e adaptados para romper essas barreiras. Assim, mesmo que abelhas Halictidae tenham visitado flores de *G. concolor*, por exemplo, não existe a possibilidade que esses indivíduos efetivem a polinização dessas orquídeas. Todos os elaióforos de espécies de Oncidiinae estudados até o momento apresentam estruturas similares e uniformes, independentemente de seu tipo (epitelial, tricômico ou intermediário), sendo um indicativo de homoplasia dentro da subtribo. Sendo assim, algumas características dos elaióforos podem ser compartilhadas entre diferentes clados, mas nem sempre com espécies do mesmo gênero (Davies *et al.*, 2014). Portanto, a presença de elaióforos e suas características distintas não nos

fornecem informações confiáveis acerca do grau de parentesco entre as diferentes espécies de Oncidiinae (Stpiczyńska *et al.*, 2013), embora possam indicar grupos de polinizadores similares. Ainda, por vezes as flores de determinada espécie não apresentam elaióforos aparentes, como é o caso de *Cyrtochilum meirax* (Rchb.f.) Dalström (Davies *et al.*, 2014), onde células especializadas – no caso, células epidermais cuboidais – formam um tipo de tecido secretório.

Em alguns casos, mais de um recurso floral pode estar disponível em uma mesma espécie. Kettler *et al.* (2019) detalharam a presença de nectários, osmóforos e elaióforos em indivíduos das espécies *Trichocentrum cepula* (Hoffmanns.) J.M.W.Shaw (como *Cohniella cepula* (Hoffmanns.) Carnevali & G.A.Romero) e *T. jonesianum* (Rchb.f.) M.W.Chase & N.H.Williams (como *C. jonesiana* (Rchb.f.) Christenson). Para fins de polinização, é importante identificar a localização das estruturas secretoras bem como os visitantes florais para inferir se algum desses recursos atua como uma recompensa floral. No caso das espécies citadas, os nectários se encontram tanto na base das brácteas quanto na base da porção abaxial das sépalas, portanto assumindo uma posição externa às flores. Dessa forma, não são relacionados à polinização, pois sua posição os impossibilita de serem coletados por eventuais visitantes nas flores (Kettler *et al.*, 2019). A presença de elaióforos e osmóforos em uma mesma flor pode aumentar as chances de visitas por parte de insetos, que são atraídos tanto pelos odores quanto pela presença de um recurso que pode ser coletado e utilizado para nutrição de suas larvas.

Dentre todos os recursos observados em espécies de Oncidiinae, a oferta de néctar é a responsável por atrair uma maior diversidade de grupos taxonômicos como vetores de polinização das orquídeas (van der Pijl & Dodson, 1966; Castro & Singer, 2019). Porém, em questão de representatividade dentro da subtribo, a estratégia a partir dos óleos florais como recurso é mais difundida (Castro & Singer, 2019). Pansarin *et al.* (2020), por exemplo, verificaram que 50% das espécies de Oncidiinae em seu estudo apresentavam óleos florais e eram polinizadas por fêmeas de abelhas solitárias. É importante elucidar que a presença de um recurso não necessariamente indica que ele será usado para fins de polinização, nem que outro recurso não esteja disponível ao mesmo tempo. Por exemplo, *Gomesa longipes* já teve demonstrada sua composição

química tanto com óleos quanto com fragrâncias florais (Kaiser, 1993; Davies *et al.*, 2014; Chase, 2009), e a presença de perfumes nesse caso não implica que a polinização seja realizada por machos de abelhas Euglossini. Portanto, dependemos de observações em campo para que sejam identificados os recursos-alvo dos visitantes florais, e avaliar se suas quantidades são suficientes para que sejam realmente ofertados como recompensa aos visitantes florais.

A polinização da subtribo segue basicamente um padrão estabelecido, embora as táticas utilizadas para atração dos polinizadores sejam diversas. Ao serem atraídos pelas flores, os visitantes florais (sejam abelhas, beija-flores, mariposas, borboletas, entre outras possibilidades) manipulam a superfície floral em busca do composto ou estrutura responsável por sua atração. Durante o processo, é possível que alguma parte do corpo do animal se aproxime do viscidio da flor e acabe aderindo o polinário. Esse conteúdo polínico pode tanto ser perdido ao longo do caminho, ao entrar em contato com algo além da cavidade estigmática de uma flor intraespecífica, quanto polinizar indivíduos dessa espécie.

Assim como ocorreu com a polinização, também foram realizados testes acerca do sistema reprodutivo de outras espécies pertencentes ao clado *Gomesa* no sul do Brasil. Apesar de *G. riograndensis*, que é predominantemente autoincompatível mas apresenta um pequeno grau de compatibilidade (conforme visto no manuscrito 2 da presente tese), a maior parte do restante das espécies se mostrou totalmente autoincompatível, ainda que o tamanho amostral tenha sido reduzido devido à falta de disponibilidade de flores cultivadas em alguns casos. A outra exceção foi *G. barbata*, que apresentou 63,16% de frutificação por polinização cruzada ($n = 19$ flores) e 31,58% por autopolinização ($n = 19$) (Tabela 2). Essa espécie possui inflorescências com uma menor quantidade relativa de flores em relação às demais, o que pode ser um fator que influencia na autocompatibilidade observada, já que o display floral não se torna tão vistoso e a quantidade de flores próximas para serem visitadas por animais é reduzida. Assim, a formação de alguns frutos por autopolinização se torna necessário para a propagação da população. Todas as outras espécies adicionais amostradas – *G. concolor*, *G. gomezoides* e *G. imperatoris-maximiliani* (Rchb.f.) M.W.Chase & N.H.Williams – apresentaram forte autoincompatibilidade, tendo desenvolvido frutos

somente por polinização cruzada. Nesses casos, as porcentagens de frutificação foram de 24% (n = 25 flores) para *G. concolor*, 23,33% (n = 30) para *G. gomezoides* e 80,56% (n = 36) para *G. imperatoris-maximiliani* (Tabela 2). Percebe-se uma baixa frutificação nos indivíduos cultivados das duas primeiras espécies, que são representantes de regiões serranas com baixas temperaturas em grande parte do ano e alta umidade. Essas preferências por áreas mais frias e úmidas podem ter dificultado o desenvolvimento de flores e posterior frutificação dos indivíduos dessas espécies cultivados na região metropolitana de Porto Alegre. *Gomesa imperatoris-maximiliani*, apesar de habitar regiões altas, é encontrada em morros próximos à região costeira e que podem apresentar um clima sob certa influência da maritimidade. Já *G. barbata* é amplamente encontrada em regiões costeiras e de baixa altitude. Portanto, grande parte dessas orquídeas adicionais observadas também se mostraram autoincompatíveis, embora poucas espécies possam apresentar certo grau de compatibilidade com o próprio conteúdo polínico, entretanto as porcentagens de frutificação são consideradas bem baixas.

Tabela 2 – Relação de tratamentos de biologia reprodutiva (polinização cruzada e autopolinização) em condições controladas, de espécies adicionais de orquídeas Oncidiinae (além das 4 espécies do manuscrito 2) e suas respectivas taxas de frutificação.

ESPÉCIE	TRATAMENTO			
	Polinização cruzada		Autopolinização	
	Total de Flores	Frutos (%)	Total de Flores	Frutos (%)
<i>Gomesa barbata</i>	19	63,16	19	31,58
<i>Gomesa concolor</i>	25	24	25	0
<i>Gomesa gomezoides</i>	30	23,33	30	0
<i>Gomesa imperatoris-maximiliani</i>	36	80,56	36	0

Ao contrário do que é amplamente sugerido na literatura, nossos experimentos de avaliação de mimetismo (manuscrito 3) com *Gomesa flexuosa* (Oncidiinae) e *Janusia guaranitica* (Malpighiaceae) não foram capazes de suportar a existência de um processo mimético, mesmo que exista, de fato, um compartilhamento de polinizadores, no caso fêmeas de abelhas Centridini da espécie *Centris trigonoides*. Com base em uma outra vertente de pensamento, inferimos que a orquídea pode ter se beneficiado de um relacionamento pré-existente entre a malpighiácea e seu polinizador, processo conhecido por EPB (do inglês, exploitation of perceptual biases). Em nosso experimento de mimetismo, todos os visitantes florais e polinizadores observados para *G. flexuosa* e *J. guaranitica* pertencem a abelhas Apidae, conforme encontrado também na literatura. Além de *Centris trigonoides* Lepeletier, 1841, o único polinizador identificado de *Gomesa flexuosa*, observamos sobre *Janusia guaranitica* outras 3 espécies polinizadoras: *Arhysoceble picta* (Friese, 1899), *Epicharis fasciata* Lepeletier & Audinet-Serville, 1828 e *Paratetrapedia fervida* (Smith, 1879) (Material Complementar, Vídeos 1 a 3). Indivíduos de todas essas espécies de abelhas exerceram comportamentos similares de pouso sobre a face adaxial das flores e de coleta de óleos, à exceção de *P. fervida*, os quais caminhavam ao redor das flores e se fixavam principalmente na face abaxial das pétalas para a coleta dos óleos, nos elaióforos que se encontram abaixo das pétalas. Contudo, mesmo com esse comportamento diferente sobre as flores no momento de coleta de óleos, frequentemente os indivíduos de *P. fervida* caminhavam sobre a sua face adaxial, portanto acabavam entrando em contato com o pólen liberado das flores das malpighiáceas. Assim, também podem ser considerados polinizadores, pois efetivamente transferem conteúdo polínico de umas flores para outras.

7. CONCLUSÃO

Na contramão do que foi sugerido na literatura durante muito tempo, de que espécies de Oncidiinae baseavam sua polinização preferencialmente em estratégias de engodo alimentício, muitos estudos já demonstram que a maior parte das espécies apresenta recursos florais, que podem ser coletados pelos polinizadores se produzidos em quantidade suficiente e liberados na superfície das flores para coleta. Os recursos mais explorados são os óleos florais, seguidos pelo néctar. A coleta de fragrâncias florais e a pseudocópula são estratégias menos utilizadas dentro da subtribo, porém também presentes e importantes. Oncidiinae apresenta uma grande diversidade de polinizadores, sendo as abelhas coletoras de óleos as mais frequentes, mas acompanhadas por outros grupos de abelhas, vespas, borboletas ou até mesmo beija-flores.

Detalhamos a polinização de 4 espécies de *Gomesa* por abelhas Apidae coletoras de óleo. Entre esses vetores de polinização, pelo que sabemos, fomos os primeiros a documentar abelhas dos gêneros *Trigonopedia* Moure, 1941 e *Arhysoceble* Moure, 1948 como polinizadoras de orquídeas Oncidiinae. Ainda, nossos resultados reforçam a importância das abelhas Centridini na visitação e polinização de plantas oleíferas, pois foram as mais frequentes e ativas ao longo de todo o período de floração das espécies de plantas observadas. Grande parte dessas orquídeas também se mostrou autoincompatível, embora algumas espécies apresentem certo grau de compatibilidade com o próprio conteúdo polínico, entretanto as porcentagens de frutificação são consideradas bem baixas. Em relação à possibilidade de mimetismo sugerida na literatura, não fomos capazes de dar suporte a essa teoria através de nossos experimentos com *Gomesa flexuosa* (orquídea Oncidiinae) e *Janusia guaranitica* (Malpighiaceae), ainda que as duas plantas apresentem uma espécie de abelha em comum – *Centris trigonoides* – como vetor de polinização. A exploração por parte das orquídeas de um relacionamento pré-existente entre as malpighiáceas e seus polinizadores, inferida pela teoria do EPB, nos garantiu uma explicação mais plausível para o caso estudado.

Estudos sobre as estratégias de polinização e biologia reprodutiva de plantas se fazem importantes para que tenhamos uma ideia dos possíveis polinizadores e interações ecológicas que envolvem esses organismos e, em cima disso, possamos trabalhar para a manutenção dos ambientes e de todos os recursos necessários para a sustentabilidade de todo esse sistema. Muitas orquídeas Oncidiinae possuem um grande potencial ornamental, incluindo as populares orquídeas “chuvas-de-ouro”, devido às suas inflorescências multifloras e vistosas de coloração amarelo vivo predominante. Por essa razão, essas orquídeas sofrem uma alta pressão de coleta para venda ilegal. Ainda, são vítimas da constante perda de habitats nativos, devido a novas áreas para plantações, criações de animais e desenvolvimento de edificações, que vão fragmentando ainda mais o ambiente em que elas vivem naturalmente. Nesse contexto, os conhecimentos agregados das espécies em sua distribuição e seus aspectos biológicos e necessidades para polinização trazem um grande apelo para a preservação dos ambientes naturais e, por consequência, dos organismos que os habitam e que dependem desses ambientes para sobrevivência.

8. REFERÊNCIAS

- Blanco MA, Davies KL, Stpiczyńska M, Carlsward BS, Ionta GM, Gerlach G (2013) Floral elaiophores in *Lockhartia* Hook. (Orchidaceae: Oncidiinae): their distribution, diversity and anatomy. *Annals of Botany* 112: 1775-1791.
- Buzatto CR, Davies KL, Singer RB, Santos RP, Berg C (2012) A comparative survey of floral characters in *Capanemia* Barb.Rodr. (Orchidaceae: Oncidiinae). *Annals of Botany* 109: 135-144.
- Castro JB, Singer RB (2019) A literature review of the pollination strategies and breeding systems in Oncidiinae orchids. *Acta Botanica Brasilica*, 33, 618–643.
- Castro JB, Perdomo O, Singer RB (2021a) Pollination biology and reproductive success in four Brazilian species of *Gomesa* (Orchidaceae: Oncidiinae): Specific pollinators, but high pollen loss and low fruit set. *Plant Species Biol.* 2021: 1-16.
- Castro JB, Machado G, Singer RB (2021b) Müllerian mimicry between oil-producing orchids and Malpighiaceae? An old hypothesis finally tested. *The Science of Nature* 109: 3.
- Chase MW (1986) Pollination ecology of two sympatric, synchronously flowering species of *Leochilus* in Costa Rica. *Lindleyana*, 1, 141-147.
- Chase MW (2009) Subtribe Oncidiinae. In: Pridgeon AM, Chase MW, Cribb PJ, Rasmussen FN (eds) *Genera Orchidacearum*, vol. 5. Epidendroideae (part two). Oxford University Press, Oxford, pp 211-394.
- Chase MW, Williams NH, Faria AD de, Neubig KM, Amaral M do CE, Whitten MW (2009) Floral convergence in Oncidiinae (Cymbidieae; Orchidaceae): an expanded concept of *Gomesa* and a new genus *Nohawilliamsia*. *Annals of Botany* 104: 387-402.
- Chase MW, Cameron KM, Barrett RL, Freudenstein JV, Pridgeon AM, Salazar G, van den Berg C, Schuiteman A (2015) An updated classification of Orchidaceae. *Bot. J. Linn. Soc.* 177: 151-174.

- Clifford SC, Owens SJ (1990) The stigma, style, and ovarian transmitting tract in the Oncidiinae (Orchidaceae): morphology, developmental anatomy, and histochemistry. *Botanical Gazette* 151: 440-451.
- Davies KL, Stpiczyńska M (2009) Comparative histology of floral elaiophores in the orchids *Rudolfiella picta* (Schltr.) Hoehne (Maxilariinae sensu lato) and *Oncidium ornithorhynchum* H.B.K. (Oncidiinae sensu lato). *Annals of Botany* 104: 221-234.
- Davies KL, Stpiczyńska M, Rawski M (2014) Comparative anatomy of floral elaiophores in *Vitekorchis Romowicz & Szlach.*, *Cyrtochilum* Kunth and a florally dimorphic species of *Oncidium* Sw. (Orchidaceae: Oncidiinae). *Annals of Botany*, 113, 1155-1173.
- de Jager ML, Anderson B (2019) When is resemblance mimicry? *Functional Ecology* 33: 1586-1596.
- Dressler RL (1981) *The orchids: Natural history and classification*. Cambridge: Harvard University Press.
- Dressler RL (1993) *Phylogeny and classification of the orchid family*. Cambridge: Cambridge University Press.
- GBIF (2021) Global Biodiversity Information Facility Home Page. <https://www.gbif.org>. Accessed 26 Aug. 2021.
- IPNI – The International Plant Names Index (2021) IPNI Home Page. <http://www.ipni.org/index.html>. 26 Aug. 2021.
- Judd WS, Campbell CS, Kellogg EA, Stevens PF (2009) *Sistemática Vegetal. Um enfoque filogenético*. Editora Artmed, Porto Alegre. 612 p.
- Kaiser R (1993) *The scent of orchids: olfactory and chemical investigations*. Basel, Editiones Roche.
- Kettler BA, Solís SM, Ferrucci MS (2019) Comparative survey of secretory structures and floral anatomy of *Cohniella cepula* and *Cohniella jonesiana* (Orchidaceae:

- Oncidiinae). New evidences of nectaries and osmophores in the genus. *Protoplasma* 256 (3): 703-720.
- Mallet J (2001) Causes and consequences of a lack of coevolution in Müllerian mimicry. *Evolutionary Ecology* 13: 777-806.
- Marshall GAK (1908) On diaposematism, with reference to some limitations of the Müllerian hypothesis of mimicry. *Transactions of the Entomological Society of London* 1908: 93-142.
- Martins AC, Melo GAR (2015) The New-World oil-collecting bees *Centris* and *Epicharis* (Hymenoptera, Apidae): molecular phylogeny and biogeographic history. *Zoologica Scripta* 45: 22-33.
- Moreira GRP, Corrêa C, Mugrabi-Oliveira E (1996) Pollination of *Habenaria pleiophylla* Hoehne & Schlechter (Orchidaceae) by *Heliconius erato phyllis* Fabricius (Lepidoptera: Nymphalidae). *Rev. Bras. Zool.* 13(3): 791-798.
- Neubig K, Whitten W, Williams N, Blanco M, Endara L, Burleigh J, Silvera K, Cushman JC, Chase MW (2012) Generic recircumscriptions of Oncidiinae (Orchidaceae: Cymbidieae) based on maximum likelihood analysis of combined DNA datasets. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 168, 117-146.
- Pansarin ER, Pansarin LM, Alves-dos-Santos I (2015) Floral features, pollination biology, and breeding system of *Compartmentia coccinea* (Orchidaceae: Oncidiinae). *Flora*, 217, 57-63.
- Pansarin ER, Bergamo PJ, Ferraz LJC, Pedro SRM, Ferreira AWC (2018) Comparative reproductive biology reveals two distinct pollination strategies in Neotropical twig-epiphyte orchids. *Plant Systematics and Evolution* 304: 793-806.
- Pansarin LM, Pansarin ER, Alves-Dos-Santos I, Teixeira SP (2020) So small and so rich: diversity of floral resources in miniature Oncidiinae (Orchidaceae) and their relation to pollinators. *Plant Biology*, 23(2), 259-266.

- Papadopulos AST, Powell MP, Pupulin F et al. (2013) Convergent evolution of floral signals underlies the success of Neotropical orchids. *Proceedings of the Royal Society B* 280: 20130960.
- Pedron M, Buzatto CR, Singer RB, Batista JAN, Moser A (2012) Pollination biology of four sympatric species of *Habenaria* (Orchidaceae: Orchidinae) from southern Brazil. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 170, 141-156.
- Possobom CCF, Machado SR (2017) Elaiophores: their taxonomic distribution, morphology and functions. *Acta Botanica Brasilica*, 31, 503-524.
- Poulton EB. 1909. Mimicry in the butterflies of North America. *Annals of the Entomological Society of America* 2: 203-242.
- Powell MP, Pupulin F, Warner J, Chase MW, Savolainen V (2003) Floral mimicry in oncioid orchids. *Lankesteriana* 7: 109-110.
- Reis MG, Faria AD, Bittrich V, Amaral MD, Marsaioli AJ (2000) The chemistry of flower rewards – *Oncidium* (Orchidaceae). *Journal of the Brazilian Chemical Society*, 11, 600-608.
- Reis MG, Faria AD, Amaral MD, Marsaioli AJ (2003) Oncidinol – a novel diacylglycerol from *Ornithophora radicans* Barb. Rodr. (Orchidaceae) floral oil. *Tetrahedron Letters*, 44, 8519-8523.
- Reis MG, Singer RB, Gonçalves R, Marsaioli AJ (2006) The chemical composition of *Phymatidium delicatulum* and *P. tillandsioides* (Orchidaceae) floral oils. *Natural Product Communications* 1: 1934578X0600100911.
- Reis MG, Faria AD, Santos IA, Amaral MCE, Marsaioli AJ (2007) Byrsonic acid – the clue to floral mimicry involving oil-producing flowers and oil-collecting bees. *Journal of Chemical Ecology* 33: 1421-1429.
- Renner SS, Schaefer H (2010) The evolution and loss of oil-offering flowers: new insights from dated phylogenies for angiosperms and bees. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B: Biological Sciences*, 365, 423-435.

- Roy BA, Widmer A (1999) Floral mimicry: a fascinating yet poorly understood phenomenon. *Trends in Plant Science* 4: 325-330.
- Ruxton GD, Sherratt TN, Speed M (2004) *Avoiding attack: The evolutionary ecology of crypsis, warning signals and mimicry*. Oxford University Press, Oxford.
- Sanguinetti A, Buzatto CR, Pedron M, Davies KL, Ferreira PMDA, Maldonado S, Singer RB (2012) Floral features, pollination biology and breeding system of *Chloraea membranacea* Lindl. (Orchidaceae: Chloraeinae). *Annals of Botany*, 110, 1607-1621.
- Schaefer HM, Ruxton GD (2009) Deception in plants: mimicry or perceptual exploitation? *Trends in Ecology and Evolution* 24: 676-685.
- Singer RB, Cocucci A (1999) Pollination mechanisms in four sympatric southern Brazilian epidendroideae orchids. *Lindleyana* 14: 47-56.
- Singer R, Marsaioli AJ, Flach A, Reis MG (2006) The ecology and chemistry of pollination in Brazilian orchids: recent advances. In: da Silva J (ed) *Floriculture, Ornamental and Plant Biotechnology*. Middlesex: Global Science Books.
- SpeciesLink. (2021) CRIA - Centro de Referência e Informação Ambiental. <http://www.splink.org.br/index>. Accessed 16 Feb. 2021.
- Stpiczyńska M, Davies K, Gregg A (2007) Elaiophore diversity in three contrasting members of Oncidiinae (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 155, 135-148.
- Stpiczyńska M, Davies KL, Pacek-Bieniek A, Kamińska M (2013) Comparative anatomy of the floral elaiophore in representatives of the newly re-circumscribed *Gomesa* and *Oncidium* clades (Orchidaceae: Oncidiinae). *Annals of Botany*, 112, 839-854.
- Symula R, Schulte R, Summers K (2001) Molecular phylogenetic evidence for a mimetic radiation in Peruvian poison frogs supports a Müllerian mimicry

hypothesis. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences* 268: 2415-2421.

The Plant List (2021) The Royal Botanic Gardens (Kew) and Missouri Botanical Garden. www.theplantlist.org. Accessed 26 Aug. 2021.

Vale Á, Navarro L, Rojas D, Álvares JC (2011) Breeding system and pollination by mimicry of the orchid *Tolumnia guibertiana* in Western Cuba. *Plant Species Biology*, 26, 163-173.

van der Cingel NA (2001) *An atlas of orchid pollination; America, Africa, Asia and Australia*. Balkema Publishers, Rotterdam.

van der Pijl L, Dodson C (1966) *Orchid flowers, their pollination and evolution*. University of Miami Press, Coral Gables.

Vereecken NJ, McNeil JM (2010) Cheaters and liars: Chemical mimicry at its finest. *Canadian Journal of Zoology* 88: 725-752.

Vogel S (1974) Ölblumen und ölsammelnde Bienen. *Tropische und subtropische Pflanzenwelt* 7: 283-547.

Wiens D (1978) Mimicry in plants. In: Hecht MK, Steere WC, Wallace B (eds) *Evolutionary Biology*, vol 11. Springer, Boston.

Williams NH, Whitten WM (1983) Orchid floral fragrances and male euglossine bees: methods and advances in the last sesquidecade. *Biological Bulletin* 164: 355-395.

Williams NH, Chase MW, Fulcher T, Whitten WM (2001a) Molecular systematics of the Oncidiinae based on evidence from four DNA regions: expanded circumscriptions of *Cyrtochilum*, *Erycina*, *Otoglossum* and *Trichocentrum* and a new genus (Orchidaceae). *Lindleyana* 16: 113-139.

Williams NH, Chase MW, Whitten WM (2001b) Phylogenetic positions of *Milioniopsis*, *Caucaea*, a new genus *Cyrtochiloides*, and *Oncidium phymatochilum* (Orchidaceae: Oncidiinae) based on nuclear and plastid DNA data. *Lindleyana* 16: 272-285.

9. MATERIAL COMPLEMENTAR

Vídeo 1. Visitação de indivíduos de *Arhysoceble picta* sobre *Janusia guaranítica*.

Vídeo 2. Visitação de indivíduos de *Epicharis fasciata* sobre *Janusia guaranítica*.

Vídeo 3. Visitação de indivíduos de *Paratetrapedia fervida* sobre *Janusia guaranítica*.