



ARTIGO

Fenologia e biologia floral da urtiga cansanção (*Cnidoscolus urens* L., Euphorbiaceae)

Lenyneves Duarte Alvino de Araújo^{1*}, Analice de Souza Leal² e Zelma Glebya Maciel Quirino³

Recebido: 26 de novembro de 2010 Recebido após revisão: 21 de setembro de 2011 Aceito: 10 de abril de 2012
Disponível on-line em <http://www.ufrgs.br/scerbio/ojs/index.php/rbb/article/view/1788>

RESUMO: (Fenologia e biologia floral da urtiga cansanção (*Cnidoscolus urens* L., Euphorbiaceae)). O padrão fenológico e a biologia floral de *Cnidoscolus urens* foram estudados a partir de observações em populações naturais na Serra do Bodopitá, Queimadas, Paraíba, Brasil, entre janeiro/2005 e janeiro/2006. Foram obtidos dados acerca da biologia floral, comportamento e frequência dos visitantes florais, bem como da intensidade e duração das fenofases de brotamento, floração e frutificação. *Cnidoscolus urens* possui fenofases de brotamento, floração e frutificação contínuas, com pico de floração durante os meses de abril e julho. As flores são brancas, unissexuais e com antese de duração de 24 horas. As inflorescências possuem flores pistiladas centrais, circundadas por flores estaminadas. *Cnidoscolus urens* é autocompatível, sem a formação de frutos apomíticos. As flores são polinizadas por beija-flores, borboletas e esfingídeos. Por ser uma espécie monóica e protogínica, a eficiência dos polinizadores tem grande importância para que ocorra o fluxo de pólen entre as flores estaminadas e pistiladas.

Palavras-chave: polinização, dicogamia, monóica.

ABSTRACT: (Phenology and floral biology of cansanção nettle (*Cnidoscolus urens* L., Euphorbiaceae)). The phenological patterns and floral biology of *Cnidoscolus urens* were studied from observations in natural populations in the Bodopitá Mountain, Queimadas, Paraíba, Brazil, between January/2005 and January/2006. We registered data on the floral biology, behavior and frequency of floral visitors and about the intensity and duration of budding, flowering and fruiting. *Cnidoscolus urens* has phenophases of leaf flushing, flowering and fruiting which are continuous, peaking during the months April and July. The flowers are white and unisexual, with anthesis of 24 hours. The inflorescences have central pistillate flowers, surrounded by staminate flowers. *Cnidoscolus urens* is self-compatible, without forming fruit apomictic. The flowers are pollinated by hummingbirds, butterflies and hawkmoths. Being a monoecious and protogynous species, the effectiveness of pollinators is very important to allow the flow of pollen between staminate and pistillate flowers.

Key words: pollination, dichogamy, monoecious.

INTRODUÇÃO

A família Euphorbiaceae, com cerca de 222 gêneros e 6.100 espécies, distribui-se principalmente nas regiões tropicais (Judd *et al.* 2009), sendo a segunda família mais representativa da Caatinga em número de espécies, superada apenas por Fabaceae (Sampaio 1995). Além disso, as Euphorbiaceae estão entre as famílias mais comuns nas formações naturais brasileiras e possuem diversas espécies de interesse econômico. A família é representada por espécies hermafroditas, monóicas e dióicas, polinizadas em sua maioria por vários grupos de insetos, o que as caracteriza como “generalistas” (Webster 1994, Freitas *et al.* 2001). Embora alguns estudos mostrem a existência de espécies mais especialistas na família (Armbruster & Webster 1979, Sazima *et al.* 1985, Armbruster & McCormick 1990, Armbruster & Steiner 1992, Armbruster *et al.* 1992), cujas flores oferecem resinas ou perfumes e são polinizadas por abelhas Euglossini e Megachilidae, ou por outros grupos como beija-flores (Dressler 1957, Santos *et al.* 2005). A anemofilia também é relatada para algumas espécies de

Croton (Tejada & Bullock 1988, Dominguez & Bullock 1989, Passos 1995).

O gênero *Cnidoscolus* Pohl é nativo do Brasil e compreende cerca de 50-70 espécies com distribuição exclusivamente neotropical, concentradas no México e Nordeste do Brasil (Webster 1994). Uma das características diagnósticas do gênero *Cnidoscolus* é a presença de tricomas urticantes em quase todas as suas partes vegetativas e florais, os quais, quando tocados, provocam fortes dores localizadas, urticárias e até, em raros casos, desmaios (Muenscher 1958, Melo & Sales 2008). Estudos de polinização em representantes do gênero são raros, existindo apenas um único trabalho (Silva *et al.* 2006) que trata da biologia floral e o sistema reprodutivo de *Cnidoscolus juercifolius*, espécie da Caatinga vulgarmente conhecida como faveleira, registrada como sendo polinizada por coleópteros e himenópteros. Assim, estudos referentes à biologia floral e reprodutiva para o gênero são praticamente inexistentes.

Cnidoscolus urens L., conhecida popularmente como urtiga cansanção, é uma herbácea muito comum na Caatinga. A distribuição da espécie é a mais ampla do gê-

1. Universidade Federal da Paraíba, CCA/DCB, CEP 58397-000, Areia, PB, Brasil.

2. Graduanda da Universidade Estadual da Paraíba, CCBS, Campina Grande, PB, Brasil

3. Universidade Federal da Paraíba, DEMA/CCAE, Rio Tinto, PB, Brasil.

* Autor para contato. E-mail: lenyy_duarte@yahoo.com.br

nero, ocorrendo desde a porção oriental do México até a Argentina, no Brasil, ocorre no Nordeste, Sudeste e Centro-Oeste (Burger & Huft 1995).

Este estudo foi realizado com o objetivo de descrever a biologia floral, o sistema de polinização e reprodutivo, bem como a fenologia de *C. urens*, contribuindo para ampliar os conhecimentos sobre a ecologia das espécies de Euphorbiaceae da Caatinga, em especial do gênero *Cnidoscolus*.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

As observações de campo foram realizadas em populações naturais de *Cnidoscolus urens* ocorrentes na Serra do Bodopitá, município de Queimadas (7°21'51"S e 35°54'02"W), localizado no Planalto da Borborema, no Estado da Paraíba. O município possui um regime pluviométrico médio anual de 600 mm e temperatura anual entre 19 °C a 30 °C. A altitude da Serra do Bodopitá varia entre 450 e 550 m e em conjunto com outras serras (Bodocongó, Laranjeira, Serra Alta e Serra da Gangorra) formam uma área de 45 km² de extensão, com vegetação original de caatinga hipoxerófila (Lopes 2001).

Fenologia vegetativa e reprodutiva

Durante os meses de janeiro/2005 a janeiro/2006, 30 indivíduos de *C. urens*, aleatoriamente marcados e organizados em três agrupamentos de 10 plantas distanciados aproximadamente 8m entre si, foram monitorados mensalmente registrando-se os dados sobre presença ou ausência, intensidade e duração das fenofases de brotamento, floração e frutificação, segundo a metodologia de Fournier (1974).

Durante a floração, foi realizada a contagem do número médio de flores por indivíduo e da média de flores em antese/dia, determinando-se o padrão fenológico de floração da espécie conforme a classificação de Newstrom *et al.* (1994).

Teste de Correlação de Spearman foi realizado para relacionar a precipitação pluviométrica e a produção de flores, sendo utilizado o programa estatístico, BioEstat 5.0 (Ayres *et al.* 2007). Os dados de precipitação pluviométrica foram disponibilizados pelo Laboratório de Meteorologia, de Recursos Hídricos e Sensoriamento Remoto da Paraíba (LMRS-PB), órgão vinculado à Secretaria do Meio Ambiente e Recursos Hídricos e Minerais (SEMARH).

Biologia floral e sistema reprodutivo

Para o estudo da biologia floral, inflorescências, flores e botões de diferentes indivíduos foram coletados e fixados em álcool 70%, para posterior análise da morfologia das estruturas em laboratório, utilizando-se estereomicroscópio. A receptividade do estigma foi testada com peróxido de hidrogênio (H₂O₂) e observada com o auxílio de lente de aumento (Galen & Plowright 1987).

Para determinar o período de antese foram monitora-

dos dez botões em pré-antese (próximo a abertura) em 10 inflorescências, sendo acompanhado o seu ciclo até a senescência floral. No período de frutificação foi realizada a descrição morfológica dos frutos (n = 30).

Para análise do sistema reprodutivo, foram feitas polinizações controladas em campo, utilizando-se 30 flores para cada tratamento: 1, Polinização natural (controle); 2, Polinização geitonogâmica manual; 3, Polinização cruzada manual (xenogamia) e 4, Apomixia. Os botões em pré-antese (pouco antes da abertura), utilizados nos tratamentos 2, 3 e 4, foram isolados com sacos de voal para evitar o contato dos visitantes com as flores. Para o controle, botões foram marcados e acompanhados até a formação ou não de frutos. Para análise estatística do número de frutos formados nos tratamentos Controle/Xenogamia e Xenogamia/Geitonogamia, foi utilizado o teste *t* com o programa BioEstat 5.0 (Ayres *et al.* 2007).

Visitantes florais

Os visitantes florais e seus comportamentos foram registrados em campo a partir de observações focais diretas, totalizando 110 horas de observações diurnas e 24 horas noturnas, distribuídas ao longo da antese.

O comportamento dos visitantes florais foi descrito considerando-se o recurso floral procurado, a frequência e a legitimidade das visitas. A frequência das visitas foi estimada através da contagem direta das visitas às flores de primeiro dia, das plantas focais. De acordo com o comportamento, os visitantes foram classificados como polinizadores efetivos (PE); os mais frequentes, com visitas legítimas e que atuavam como vetores de pólen, polinizadores ocasionais (PO); os que realizavam visitas legítimas porém pouco frequentes ou pilhadores (PI); os que utilizavam o recurso sem realizarem visitas legítimas.

O material botânico encontra-se depositado no Herbário Lauro Pires Xavier da Universidade Federal da Paraíba. Os insetos visitantes foram coletados, montados e identificados e encontram-se depositados na Coleção Entomológica do Laboratório de Ecologia Vegetal/CCA/DEMA.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Fenologia vegetativa e reprodutiva

As fenofases estudadas apresentaram o mesmo padrão fenológico, ocorrendo durante quase todos os meses e não possuindo correlação com a precipitação (Fig. 1). A fenofase de brotamento, com pico no mês de julho, ocorreu de forma assíncrona durante a maior parte do ano, não ocorrendo apenas no mês de janeiro. Observou-se, portanto, que não houve correlação entre o número de plantas em brotamento e a precipitação anual ($r_s = -0,09$; $p = 0,77$). A formação de folhas durante a estação seca também indica a ausência de influência da precipitação na fenofase de brotamento.

A floração de *Cnidoscolus urens* ocorreu durante todo o ano, com dois picos de floração, um em abril e outro

em julho. Embora os maiores picos de floração tenham ocorrido na estação chuvosa, não foi verificado correlação entre a fenofase de floração e a precipitação ($r_s = -0,04$; $p = 0,87$), indicando novamente a ausência de influência da precipitação para as fenofases na espécie.

A fenofase de frutificação ocorreu paralela à de floração, facilmente observada, uma vez que a formação do fruto ocorre poucos dias após a senescência floral, observando-se simultaneamente a presença de flores e frutos imaturos em uma mesma inflorescência. A frutificação também não teve correlação com a precipitação ($r_s = -0,03$; $p = 0,92$), assim como as demais fenofases.

A estratégia de floração apresentada pela espécie é do tipo contínuo (*sensu* Newstrom *et al.* 1994), no qual há a produção de flores ao longo de todo o ano com esporádicas interrupções em breves períodos. Em outros estudos já foi observado o mesmo comportamento fenológico para outras espécies de Euphorbiaceae (Santos *et al.* 2005, Silva *et al.* 2006) sendo importante ressaltar que, espécies com longos períodos de floração e frutificação configuram importantes recursos alimentares, pois ofertam estes recursos durante todo o ano, uma vez que parecem ser pouco dependentes de precipitações, como no caso da espécie estudada.

Biologia floral e sistema reprodutivo

Cnidoscolus urens é um pequeno arbusto com inflorescências do tipo dicásio, cujas flores estaminadas e pistiladas, actinomorfas e sésseis são destituídas de odor e possuem disco nectarífero proeminente. A corola é tubulosa e constituída de pétalas brancas com comprimento médio de 1cm ($\pm 1,1$). Os filetes são livres e localizados acima do disco nectarífero com anteras amarelo-esverdeadas, livres entre si e com deiscência rimosa. O estilete é cilíndrico, terminal, cujo estigma possui 10 ramificações (Figs. 2A e B).

As inflorescências são terminais, monóicas, com

flores pistiladas centrais e estaminadas periféricas (Fig. 2C), possuindo uma média de $65 (\pm 1,7)$ botões e $3 (\pm 2,1)$ flores em antese/dia. As flores estaminadas e pistiladas de *C. urens* iniciam a abertura às 21:30h, e só estão completamente abertas às 23:00h, quando dão início a fase de antese com duração de 24 horas. Quando abertas, ambas as flores já secretam néctar, as estaminadas apresentam as anteras deiscentes, e as pistiladas, o estigma já receptivo. Após a antese, as flores estaminadas adquirem coloração amarelada, murcham e caem, enquanto que as flores pistiladas também se tornam amareladas, mas o cálice é persistente protegendo o ovário durante o processo de desenvolvimento do fruto. O néctar é produzido e armazenado na base do tubo da corola e já está disponível no botão em pré-antese, cerca de 12 horas antes da abertura da flor.

A produção do número de flores estaminadas sempre se apresentou maior em relação ao número de flores pistiladas. Em uma nova inflorescência, inicialmente, abrem-se as flores pistiladas, e após a senescência destas, abrem-se as estaminadas, comportando-se à inflorescência, inicialmente, em fase feminina e posteriormente em fase masculina, caracterizando-se como um caso de dicogamia do tipo protoginia.

A protoginia apresentada por *C. urens* parece ser uma estratégia da espécie para minimizar as chances de uma geitonogamia mediada por visitas, já que as flores estaminadas se dispõem em torno das pistiladas e também por haver uma variação temporal na abertura das flores de diferentes inflorescências no mesmo indivíduo, aumentando assim, a probabilidade do fluxo gênico na espécie.

Normalmente, espécies monóicas apresentam número de flores estaminadas bem maior em relação ao de flores pistiladas, e em geral, a maior parte dos recursos florais é produzido pelas flores estaminadas (Willson & Agren 1989, Proctor *et al.* 1996, Lopes & Macha-

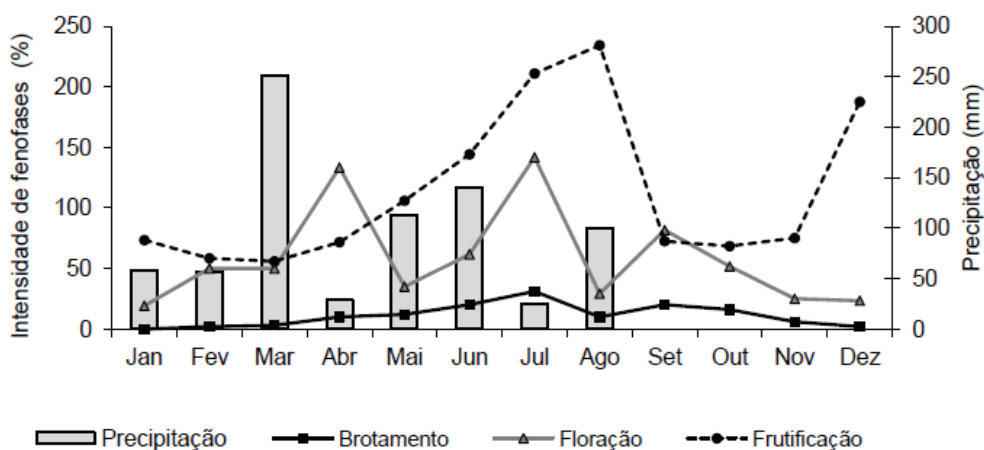


Figura 1. Intensidade das fenofases de *Cnidoscolus urens* na Serra do Bodopitá, Queimadas, Paraíba, Brasil. Dados climatológicos: Laboratório de Meteorologia, de Recursos Hídricos e Sensoriamento Remoto da Paraíba (LMRS-PB).

do 1998), cujo investimento energético é menor. Esse investimento diferenciado na produção de flores estaminadas parece ser uma estratégia reprodutiva em espécies monóicas, nas quais essa estratégia determina uma maior eficiência no uso da energia reprodutiva e nesse sentido, as inflorescências com maior número de flores masculinas atuam como uma unidade de atração de polinizadores com baixo custo energético (Zapata & Arroyo 1978).

Como afirmado por Lloyd & Webb (1986), a protoginia é um mecanismo que reduz as chances de autopo-

linização, em nível intrafloral, em espécies hermafroditas e a geitonogamia, em nível interfloral, em espécies monóicas. Segundo Hoc & Garcia (1998), a protoginia pode ser uma boa estratégia para captar o pólen transferido de outras flores durante as primeiras visitas dos polinizadores. Casos semelhantes de protoginia foram observados para outras espécies da família, como acontece para *Jatropha* L. (Santos *et al.* 2005, Ormond *et al.* 1984) e *Cnidoscolus juercifolius* (Silva *et al.* 2006).

Os resultados dos testes relativos ao sistema reprodutivo demonstraram que não ocorre apomixia e assim,

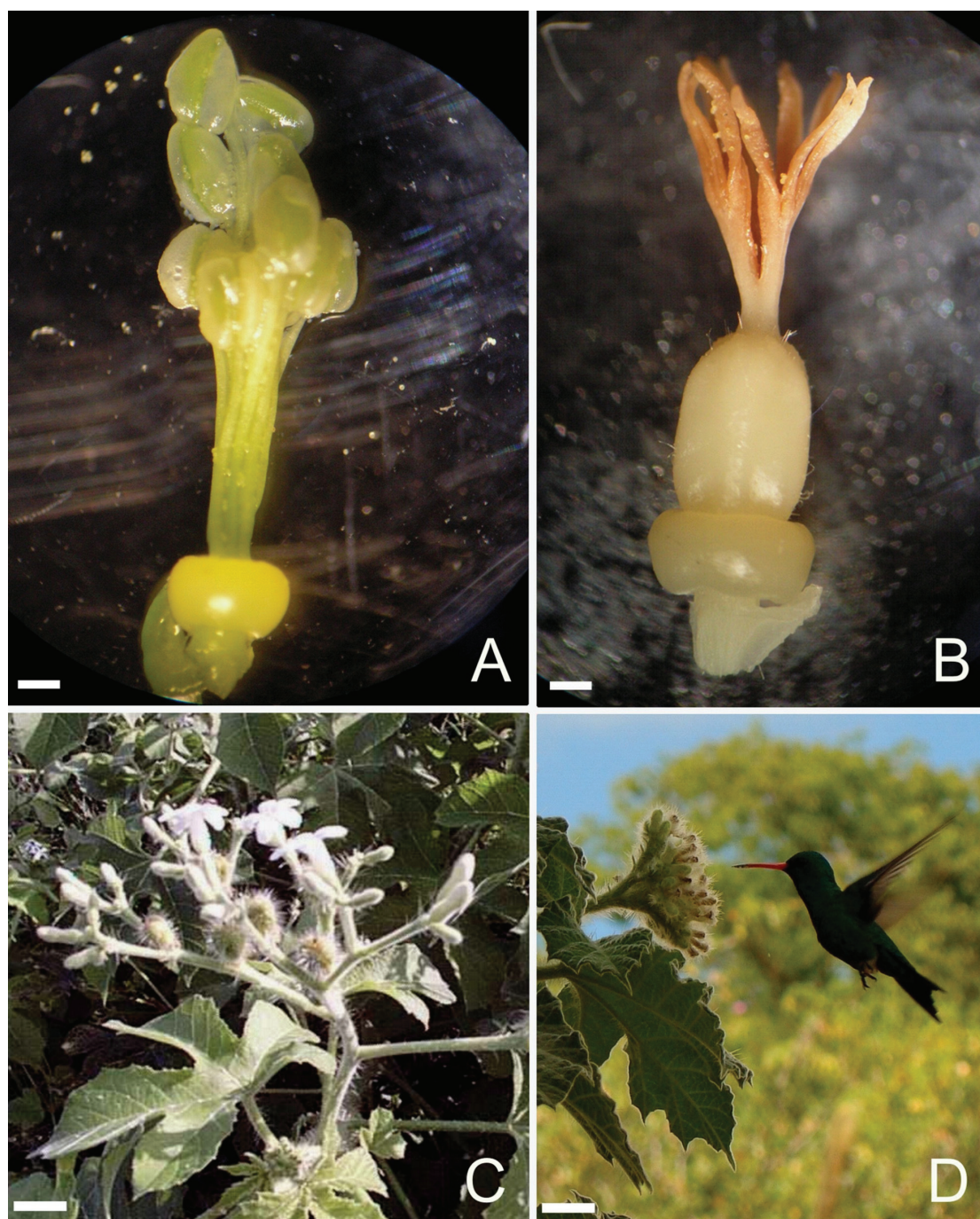


Figura 2. A. Flor estaminada. B. Flor pistilada. C. Inflorescência. D. *Chlorostilbon aureoventris* visitando a flor de *C. urens* na Serra do Bodoipitá, Queimadas, Paraíba, Brasil. Escalas: A, 0,4 cm; B, 0,4 cm; C, 1,0 cm; D, 1,0 cm.

Tabela 1. Eficácia reprodutiva de *Cnidoscopus urens*, na Serra do Bodopitá, Queimadas, Paraíba, Brasil.

Tratamento	Flores/Frutos	Sucesso (%)
Apomixia	20/0	0
Geitonogamia	30/21	70
Xenogamia	30/28	93
Controle	30/27	90

a espécie necessita da polinização por vetores bióticos. Além disso, *C. urens* é autocompatível, pois houve a formação de frutos a partir dos testes de geitonogamia. No entanto, as maiores taxas de frutificação foram obtidas nos testes de polinização cruzada (Tab. 1). Todos os frutos resultantes dos testes do sistema reprodutivo desenvolveram três sementes. Não houve diferença significativa entre os resultados obtidos no controle e nos testes de xenogamia ($t = 0,4$ $p = 0,3$), indicando que os visitantes florais estão atuando como eficientes polinizadores na área estudada. No entanto, houve diferença significativa na produção de frutos entre os tratamentos de geitonogamia e xenogamia ($t = 2,2$ $p = 0,01$), o que indica que a espécie é preferencialmente xenogâmica.

Os frutos são do tipo cápsula, verdes quando imaturos e apresentam uma média de 1,4 cm ($\pm 1,2$). Quando maduros, adquirem coloração castanho escuro abrindo-se logo em seguida para a dispersão das sementes por barocoria. O total desenvolvimento do fruto ocorre cerca de 45 dias após a polinização.

Visitantes florais

As flores de *C. urens* receberam visitas de duas espécies de beija-flores, quatro de borboletas e uma espécie de esfingídeo (Tab. 2). Os visitantes comportaram-se de forma similar em flores estaminadas e pistiladas, sendo a maior frequência de visitas no turno da manhã e mais esporadicamente à tarde e a noite.

Os visitantes mais frequentes foram a borboleta *Phoebis sennae*, o beija-flor *Chlorostilbon aureoventris* e o esfingídeo *Pyrgus* sp., respectivamente (Fig. 3). Os

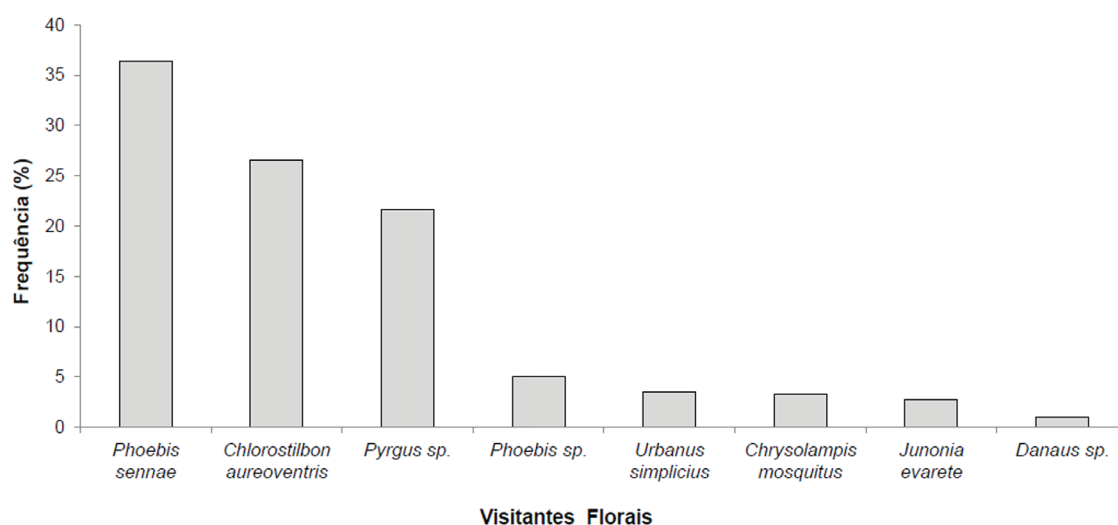
Tabela 2. Visitantes florais de *Cnidoscopus urens*, na Serra do Bodopitá, Queimadas, Paraíba, Brasil. Abreviaturas: PE, Polinizador Efetivo; PO, Polinizador Ocasional.

Visitantes	Resultado da visita
AVES	
Trochilidae	
<i>Chlorostilbon aureoventris</i>	PE
(d'Orbigny & Lafresnaye, 1838)	
<i>Chrysolampis mosquitos</i> (Linnaeus, 1758)	PO
LEPIDOPTEROS	
Pieridae	
<i>Phoebis sennae</i> Linnaeus, 1758	PE
<i>Phoebis</i> sp.	PO
<i>Junonia evarete</i> Cramer 1779	PO
<i>Urbanus simplicius</i> Stoll, 1790	PO
<i>Danaus</i> sp.	PO
Esfingidae	
<i>Pyrgus</i> sp.	PE

visitantes florais observados foram considerados como polinizadores efetivos ou ocasionais e não foram observados visitantes pilhadores.

A especialização do tipo floral em tubo de *C. urens* promove a convergência de diferentes grupos de visitantes florais que possuem a mesma especialização morfológica para acessar o néctar, embora haja uma variação na eficiência como polinizadores da espécie em estudo. Assim, podemos inferir que *C. urens* possui um grupo funcional de polinizadores, os bebedores de néctar de aparelho bucal longo. Essa especialização a um grupo funcional para acessar o recurso foi observada em outras espécies da família (Santos et al. 2005, Reddi & Reddi 1983). Segundo Fenster et al. (2004), os grupos funcionais variam muito em sua eficiência como polinizadores de determinadas espécies de plantas e, portanto, apesar de uma flor ser visitada por vários grupos funcionais, as pressões seletivas exercidas sobre eles provavelmente será muito diferente.

Ao se aproximarem da inflorescência, os beija-flores *Chlorostilbon aureoventris* (Fig. 2D) e *Chrysolampis mosquitos* L., inseriam o bico nas flores, e ao beber o

**Figura 3.** Percentual do total de visitas realizadas às flores de *Cnidoscopus urens* na Serra do Bodopitá, Queimadas, Paraíba, Brasil.

néctar na base do tubo da corola, tocavam o bico no estigma, nas flores pistiladas, e nas anteras, nas estaminadas. As visitas às flores de *C. urens* foram rápidas durando 1-2 segundos para cada flor, a seguir, visitavam outras flores no mesmo indivíduo ou de indivíduos próximos. A espécie de beija-flor *C. aureoventris* foi considerado como polinizador efetivo e embora *C. mosquitos* tenha demonstrado um comportamento semelhante ao *C. aureoventris* este não apresentou a mesma frequência de visitas, sendo considerado, por esta razão, como um polinizador ocasional. A espécie *C. aureoventris* também foi considerada um importante polinizador nas flores de *Jatropha mutabilis*, outra Euphorbiaceae comum na região (Santos *et al.* 2005).

Dentre as borboletas, a espécie *Phoebis sennae* L. se destacou pela frequência e duração das visitas, chegando a permanecer até 50 segundos em uma mesma flor. O comportamento da *P. sennae* se caracterizou pelo pouso nos lobos das pétalas, seguida da inserção da probóscide até a base do tubo da corola para beber o néctar, contactando as estruturas reprodutivas durante essa trajetória. Devido à alta frequência de visitas e ao seu comportamento, sempre contactando as estruturas reprodutivas, *P. sennae* foi considerada também, como polinizadora efetiva. A espécie *Phoebis sennae* também foi registrada visitando outras flores de Euphorbiaceae, como polinizador efetivo das flores de *Jatropha mollissima* e como um pilhador das flores de *J. mutabilis*, uma vez que não contatava as estruturas reprodutivas das flores pistiladas (Santos *et al.* 2005). As demais espécies de borboletas, *Phoebis* sp., *Junonia evarete* Cramer, *Urbanus simplicius* L. e *Danaus* sp. apresentaram comportamentos de visita semelhante, mas demonstraram baixa frequência, tendo sido consideradas como polinizadoras ocasionais.

O esfingídeo *Pyrgus* sp. apresentou-se como o terceiro visitante mais frequente às flores de *C. urens*, com suas visitas ocorrendo mais intensamente no fim da noite e esporadicamente no fim da tarde. Durante as visitas, sempre contatava os órgãos reprodutivos de várias flores de uma mesma, ou de diferentes inflorescências, sendo considerado também como polinizador efetivo.

A polinização de *C. urens* é obrigatoriamente biótica devido a sua monoiccia e protoginia. Em florestas tropicais, a maioria das espécies monóicas são zoófilas, polinizadas por diversos insetos (Bawa & Beach 1981). Os estudos já realizados para a família Euphorbiaceae indicam tanto espécies anemófilas (Tejada & Bullock 1988, Reddi & Reddi 1985, Dominguez & Bullock 1989, Passos 1995) como espécies entomófilas e ornitófilas (Reddi & Reddi 1983, Feil 1997, Sahagún-Godínez & Lomelí-Sención 1997, Kawakita & Kato 2004, Santos *et al.* 2005, Silva *et al.* 2006, Ishida *et al.* 2009).

As flores de *C. urens* apresentam características da síndrome de polinização por borboletas (psicofilia), cujas características incluem flores brancas, tubulosas, diurnas, com plataforma de pouso, dispostas em inflorescências e oferecendo néctar como recurso floral (Fa-

egri & Pijl 1979), no entanto, foi observado que além de borboletas, estas flores também são polinizadas por esfingídeos e beija-flores, uma vez que a flor também possui algumas características morfológicas que não impedem a visita e a atuação de outros polinizadores. Já foi demonstrado em diversos estudos que, embora as flores tenham características que sugiram uma síndrome floral, isso não exclui a possibilidade de outros grupos de visitantes atuarem como polinizadores como foi observado em áreas de Cerrado, onde o número total de plantas visitadas por beija flores inclui, além das espécies ornitófilas, outras espécies com outras síndromes florais (Oliveira 1998).

Podemos concluir que *C. urens* possui um grupo funcional de polinizadores, os bebedores de néctar de aparelho bucal longo, constituído por borboletas, esfingídeos e beija-flores, que convergiram para uma adaptação ao mesmo tipo floral. E por ser uma espécie monóica e protogínica, a eficiência dos polinizadores tem grande importância para que ocorra o fluxo de pólen entre as flores estaminadas e pistiladas de *C. urens*, influenciando no sucesso reprodutivo da espécie.

REFERÊNCIAS

- ARMBRUSTER, W.S. & MCCORMICK, K.D. 1990. Diel foraging patterns of male Euglossine bees: Ecological causes and evolutionary response by plants. *Biotropica*, 22: 160-171.
- ARMBRUSTER, W.S. & STEINER, K.E. 1992. Pollination ecology of four *Dalechampia* species (Euphorbiaceae) in Northern Natal, South Africa. *American Journal of Botany*, 79: 306-313.
- ARMBRUSTER, W.S. & WEBSTER, G.L. 1979. Pollination of two species of *Dalechampia* (Euphorbiaceae) in Mexico by Euglossine bees. *Biotropica*, 11: 278-283.
- ARMBRUSTER, W.S., HERZIG, A.L. & CLAUSEN, T.P. 1992. Pollination of two sympatric species of *Dalechampia* (Euphorbiaceae) in Suriname by male Euglossine bees. *American Journal of Botany*, 79: 1374-1381.
- AYRES, M., AYRES JÚNIOR., M., AYRES, D.L. & SANTOS, A.S. 2007. BioEstat 5.0. *Aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas*. Sociedade Civil Mamirauá/ MCT – CNPq/ Conservation International, Belém.
- BAWA, K.S. & BEACH, J.H. 1981. Evolution of sexual systems in flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 68: 254-274.
- BURGER, W. & HUFT, M. 1995. Family 113 Euphorbiaceae. *Flora Costaricensis. Fieldiana*, 36: 1-169.
- DOMINGUEZ, C.A. & BULLOCK, S.H. 1989. La reproducción de *Croton suberosus* (Euphorbiaceae) en luz y sombra. *Revista de Biología Tropical*, 37: 1-10.
- DRESSLER, R. L. 1957. The genus *Pedilanthus* (Euphorbiaceae). *Contribution from the Gray Herbarium of Harvard University*, 182: 1-188.
- FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L. 1979. *The principles of pollination ecology*. London: Pergamon Press. 224 p.
- FEIL, J.P. 1997. Pollination Biology and seed production of dioecious *Caryodendron orinocense* (Euphorbiaceae) in a plantation in Coastal Ecuador. *Economic Botany*, 51(4): 392-402.
- FOURNIER, L.A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba*, 24: 422-423.
- FREITAS, L.; BERNARDELLO, G.; GALETTO, L. & PAOLI, A.A.S. 2011. Nectaries and reproductive biology of *Croton sarcopetalus*

- (Euphorbiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 136: 267–277.
- FENSTER, C. B., W. S. ARMBRUSTER, P. WILSON, J. D. THOMSON AND M. R. DUDASH. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 35: 375–403.
- GALEN, C. & PLOWRIGHT, R. C. 1987. Testing the accuracy of using peroxidase activity to indicate stigma receptivity. *Canadian Journal of Botany*, 65: 107–111.
- HOC, P.S. & GARCIA, M.T.A. 1998. Biología floral y sistema reproductivo de *Phaseolus vulgaris* var. *aborigineus* (Fabaceae). *Revista de Biología Tropical*, 47: 35–42.
- ISHIDA, C., KONO, M. & SAKAI, S. 2009. A new pollination system: brood-site pollination by flower bugs in *Macaranga* (Euphorbiaceae). *Annals of Botany*, 103: 39–44.
- JUDD, W. S., CAMPBELL, C. S., KELLONGG, E. A., STEENS, P. F. & DONOGUE, M. 2009. *Sistemática Vegetal: um enfoque filogenético*. Porto Alegre: Artmed. 612 p.
- KAWAKITA, A. & KATO, M. 2004. Evolution of obligate pollination mutualism in new *Caledonian phyllanthus* (Euphorbiaceae). *American Journal of Botany*, 91(3): 410–415.
- LLOYD, D.G. & WEBB, C.J. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. I. Dichogamy. *New Zealand Journal of Botany* 24:135–162.
- LOPES, A. C. F. 2001. *Queimadas, seu povo e sua terra*. 2ª ed. Queimadas/ PB.
- LOPES, A.V. & MACHADO, I. C. 1998. Floral biology and reproductive ecology of *Clusia nemorosa* (Clusiaceae) in northeastern Brazil. *Plant Systematics and Evolution*, 213: 71–91.
- MELO, A.L. & SALES, M. F. 2008. O gênero *Cnidoscolus* Pohl (Crotonoideae-Euphorbiaceae) no Estado de Pernambuco, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 22(3): 806–827.
- MUENSCHER, W.C. 1958. Euphorbiaceae.. In: MUENSCHER, W.C. (Ed.) *Poisonous plants of the United States*. New York: The Macmillan Company. p. 142–152
- NEWSTROM, L.E., FRANKIE, G.W. & BAKER, H.G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland Tropical Rain Forest Trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica*, 26:141–159.
- OLIVEIRA, G.M. 1998. *Disponibilidade de recursos florais para beija-flores no Cerrado de Uberlândia/MG*. Dissertação (Mestrado em Ecologia) – Instituto de Biologia. Universidade de Brasília, Brasília, 1986.
- ORMOND, W.T., PINHEIRO, M.C.B. & CASTELLS, A.R.C. 1984. Contribuição ao estudo da reprodução e biologia floral de *Jatropha gossypifolia* L. (Euphorbiaceae). *Revista Brasileira de Biologia*, 44: 159–167.
- PASSOS, L. 1995. A polinização pelo vento. In: LEITÃO FILHO, H.F. & MORELLATO, L.P.C. (Eds.). *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra*. Campinas: Editora da Unicamp. p. 54–56.
- PROCTOR, M., YEO, P. & LACK, A. 1996. *The natural history of pollination*. Great Britain: Oregon: Timber Press. 479 p.
- REDDI, E.U.B. & REDDI, C.S. 1983. Pollination Ecology of *Jatropha gossypifolia* (Euphorbiaceae). Proceedings of the Indian Academy of Sciences. *Plant Sciences*, 92: 215–231.
- REDDI, E.U.B. & REDDI, C.S. 1985. Wind and insect pollination in monoecious and dioecious species of Euphorbiaceae. Proceedings of the Indian Academy of Sciences. *Plant Sciences*, 51: 468–482.
- ZAPATA, T. R. & ARROYO, M.T.K. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica*, 10: 221–230.
- SAHAGÚN-GODÍNEZ, E. & LOMELÍ-SENCIÓN, J. A. 1997. *Pedilanthus diazlanus* (Euphorbiaceae): pollination by Hymenoptera in a bird-pollinated genus. *American Journal of Botany*, 84(11): 1584–1587.
- SAMPAIO, E.V.S.B. 1995. Overview of the Brazilian Caatinga. In: BULLOCK, S.H.; SANTOS, M. J.; MACHADO, I.C. & LOPES, A.V. 2005. Biologia reprodutiva de duas espécies de *Jatropha* L. (Euphorbiaceae) em Caatinga, Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 28(2): 361–373.
- SAZIMA, M., SAZIMA, I. & CARVALHO-OKANO, R.M. 1985. Biologia floral de *Dalechampia stipulacea* (Euphorbiaceae) e sua polinização por *Euglossa melanotricha* (Apidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 45: 85–93.
- SILVA, L.M.M.; AGUIAR, I.B.; VIÉGAS, R.A. & MENDONÇA, I.F.C. 2006. Biologia Reprodutiva de *Cnidoscolus juercifolius* Pax & K. Hoffm (Euphorbiaceae). *Revista de Biologia e Ciências da Terra*, 6(2): 25–34.
- TEJADA, C.A.D.P. & BULLOCK, S.H. 1988. Seed fecundity of monoecious and female plants of a *Croton* species (Euphorbiaceae). *The Southwestern Naturalist*, 33:233–234.
- WEBSTER, G.L. 1994. Euphorbiaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 81:1–144.
- WILLSON, M.F. & AGREN, I. 1989. Differential floral rewards and pollination by deceit in unisexual flowers. *Oikos*, 55: 23–29.