

POLINIZAÇÃO EM *Acacia mearnsii* De Wild.

LEANDRO SCHWERTNER CHARÃO

REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

RESUMO - O gênero *Acacia* ocorre em todos os continentes do mundo. Este gênero tem grande importância para o homem. Em especial a *Acacia mearnsii* De Wildeman apresenta grande potencial produtivo e grande importância social e econômica para o estado do Rio Grande do Sul, onde a área efetiva de plantio é superior a 160.000 ha e o tanino produzido no Estado é exportado para mais de oitenta países, representando mais de 10% da produção mundial de tanantes vegetais. Restrições genéticas têm sido um dos fatores de maior limitação para a produtividade da *Acacia mearnsii* no Rio Grande do Sul. O melhoramento genético necessita selecionar características desejáveis com base na variabilidade natural. Após a seleção de genótipos superiores, é necessária produção em massa, realizada por meio de propagação sexuada. A presença de polinizadores é fundamental para o aumento da taxa de cruzamento dentro das populações e o aumento na produção de sementes. O presente estudo teve como objetivo efetuar uma revisão bibliográfica sobre a polinização em *Acacia mearnsii* e devido à escassez de trabalhos com a espécie a revisão foi estendida para o gênero *Acacia*.

Termos de indexação: Polinização em acácias, *Acacia mearnsii*, biologia reprodutiva.

POLINATTION IN *Acacia mearnsii* De Wild.

ABSTRACT - The *Acacia* genus occurs all over world. This genus has a large importance for the human being. Especially, the *Acacia* gender *Acacia mearnsii* De Wildeman presents great productive potential and great social and economic importance to the State of Rio Grande do Sul, where the exploited area exceeds 160,000 ha and the tannin produced in this State is exported to more than 80 countries, representing more than 10% of the world-wide production of vegetal tannings. Genetic restrictions have been one of the most important limiting factors for the productivity of Black-wattle in Rio Grande do Sul. Genetic improvements are being proposed to select desirable features taking into account the natural variability. After the selection of superior genotypes, mass production is necessary, carried out through sexual propagation. The presence of pollinators is essential to increase the rate of crossing within a population and to increase seed production. The objective of this study was present one review about the *Acacia mearnsii* pollination. Due to few works with this specie a review went extended for a *Acacia* genus.

Index terms: *Acacia* pollination, *Acacia mearnsii*, reproductive biology.

¹ Professor M.Sc. em Eng. Florestal, Universidade do Estado de Mato Grosso – Campus de Alta Floresta.
E-mail: leandrocharao@hotmail.com

INTRODUÇÃO

Acacia mearnsii De Wildeman é uma espécie da família *Leguminosae*, nativa do sudeste australiano, atualmente cultivada em vários países do mundo. No Rio Grande do Sul, foi introduzida em 1918, sendo realizados os primeiros plantios comerciais em 1928, no município de Estrela (Oliveira, 1960).

A. mearnsii também conhecida como acácia-negra é uma espécie de amplo aproveitamento industrial. Fornece diversos produtos utilizados como matéria-prima para indústrias. Da sua casca são retirados extratos vegetais, ricos em tanantes e fenóis, bem como floculantes, utilizados em processos de tratamento de água, filtração de produtos farmacêuticos e químicos. Os floculantes são utilizados em processos da filtração de cervejas, refrigerantes, sucos e vinho. O tanino produzido no Rio Grande do Sul é exportado para mais de oitenta países e representa mais de 10% da produção mundial de tanantes. A madeira é utilizada na fabricação de papel, rayon e chapas de aglomerado.

A acacicultura apresenta elevada potencialidade em consequência do rápido crescimento, da rotação curta, em torno de oito anos, e do aproveitamento da casca, além da madeira (Schneider, 1978). Apesar da sua importância e potencialidade, poucos trabalhos têm sido realizados para a melhoria da qualidade e produtividade da espécie que, até então, apresenta elevada suscetibilidade ao ataque de pragas e doenças, tronco normalmente tortuoso, bifurcado e com intensa ramificação, dificultando a exploração e reduzindo o aproveitamento. Além disso, na floresta existe grande variação em altura e diâmetro entre os indivíduos.

No estado do Rio Grande do Sul, a área efetiva de plantio de acácia-negra é superior a 160.000 ha (Maestri et al., 1987). Milhões de sementes são necessárias, anualmente, para suprir os programas de plantio. Em condições naturais, as sementes são coletadas pelas formigas e estocadas nos formigueiros. Até o momento, os reflorestamentos estão sendo plantados com sementes colhidas dos formigueiros, pela facilidade e grande quantidade de sementes encontradas nos mesmos, no entanto as sementes dali não sofrem nenhuma seleção e são de baixa qualidade.

Restrições genéticas aliadas a baixa qualidade das sementes têm sido os fatores de maior limitação da produtividade na espécie.

Os programas de melhoramento genético são importantes para a melhoria da qualidade e aumento da produção volumétrica das florestas. As técnicas utilizadas nos

programas de melhoramento genético como manipulação do florescimento, hibridação e seleção de plantas requerem detalhado conhecimento da biologia reprodutiva das espécies.

O melhoramento genético propõe-se a selecionar características desejáveis a partir da variabilidade natural. Após a seleção de genótipos superiores, é necessária produção em massa, que pode ser realizada mediante propagação sexuada, ou seja, por meio da polinização. Deste modo, o presente estudo teve como objetivo efetuar uma revisão sobre a polinização na espécie *Acacia mearnsii* e devido a escassez de literatura sobre a espécie a revisão foi estendida ao gênero *Acacia*.

Morfologia floral

As flores no gênero *Acacia* ocorrem agrupadas em inflorescências esféricas ou cilíndricas arranjadas em panículas. Usualmente apresentam cor amarelo-claro, normalmente são hermafroditas, apresentam de quatro a sete sépalas e pétalas, numerosos estames e ovário singular contendo acima de vinte óvulos. Em algumas espécies do gênero ocorrem flores masculinas com ovário reduzido e não-funcional. Os grãos de pólen são agrupados em estruturas compostas denominadas políades, com 4, 8, 12, 16, 32 ou 64 grãos. O número mais comum no gênero é com 16 (Sedgley, 1987).

O número de flores por inflorescência é variável conforme a espécie. Em *A. pycnantha* Benth. in Hook. os capítulos florais apresentam entre 40 a 100 flores individuais (Buttrose et al., 1981); *A. retinodes* Schldl. var. *uncifolia* J. M. Black os capítulos possuem de 18 a 34 flores (Bernhardt et al. 1984); em *A. auriculiformis* A. Cunn. ex. Benth., as espigas florais apresentam de 100 a 120 flores individuais (Ngamkajornwiwat e Luangviriyasaeng, 1991); já em *A. mearnsii* De Wild., segundo Moffett (1956), os capítulos apresentam entre 35 e 40 flores individuais.

Arroyo (1981) considera que a unidade básica de reprodução das *mimosoideae* são as inflorescências e não as flores individuais, pois as flores tendem a serem minúsculas, numerosas e formam uma estrutura compacta.

Sinha (1971), estudando a morfologia floral das acácias, mencionou que as flores do gênero são semelhantes quanto às características básicas. Não possuem nectários, geralmente apresentam cálice e corola pentâmeros com cálice gamossépalo e corola gamopétala. Conforme o autor, em *A. nilotica* (L.) Del. os capítulos são agrupados em número de cinco a sete, sobre as axilas das folhas, as flores são amarelo-claras, actinomórficas e hipóginas. O gineceu é monocarpelar e contém geralmente de oito a dezesseis óvulos. Em *A. farnesiana*

Willd., as flores são amarelo-claras, muito odoríferas, apresentam-se arranjadas em grupos de cinco ou mais capítulos inseridos sobre a axila das folhas. Os pedúnculos medem até 5 cm de comprimento. O gineceu é monocarpelar, contendo um ovário unilocular e um longo estilete, o estigma apresenta a forma de taça. Em *A. monoliformis* Griseb., as inflorescências são dispostas em espigas com aproximadamente 9 cm de comprimento, com flores amarelas, actinomórficas, hipóginas e gineceu unicarpelar (Sinha, 1971).

Grant et al. (1994) mencionaram que *A. mearnsii* De Wild. é uma espécie andromonóica que apresenta flores hermafroditas e flores unissexuais masculinas no mesmo indivíduo. As flores podem conter o estilete rudimentar ou ausente e o ovário reduzido e não-funcional. A razão entre flores hermafroditas e masculinas é variável entre os indivíduos da espécie e entre os capítulos dentro do mesmo indivíduo. A porcentagem de flores masculinas em populações naturais de *A. mearnsii* foi estimada em aproximadamente 56, 25 e 26,5% em três anos consecutivos.

Bernhardt et al. (1984) afirmaram que as inflorescências das acácias, em geral, encontravam-se fortemente perfumadas. Para Kenrick et al. (1987) as inflorescências de *A. terminalis* produziram aroma semelhante ao do melão maduro com nuances amargas.

Lamarque et al. (1998) isolaram os componentes voláteis responsáveis pela fragrância nas flores de *A. caven* (Mol.) Mol. var. *caven* e *A. aroma* Gill. ex Hook., e encontraram os compostos: *p*-anisalaldeído, acetato de (E,E)-farnesila, eugenol e álcool benzílico, em *A. caven*; e salicilato de metila e eugenol em *A. aroma*.

Desenvolvimento floral

Kenrick e Knox (1981), estudando o desenvolvimento floral, verificaram que o estilete da *A. mearnsii* se desenvolve contorcido dentro do botão floral e, na antese, emerge rapidamente, empurrando a ponta das pétalas ainda fusionadas, liberando-se antes dos estames e tornando-se imediatamente receptivo ao pólen. Os estiletos são mais longos que os estames, dificultando, dessa forma, a autopolinização. Os estiletos são envolvidos por uma camada de exsudados, constituídos por polissacarídeos carboxilados ou sulfatados que lhe conferem brilho. Foi verificada a presença de uma enzima esterase que apareceu no estigma assim que o estilete foi liberado. Segundo Mattsson et al., (1974) e Heslop-Harrison et al., (1975), a presença de enzima no estigma indicou o estado e o sítio de receptividade do mesmo em muitas outras angiospermas. As células alongadas do estilete apresentam uma espessa camada rugosa de cutícula e grandes vacúolos de cor amarela, constituídos por polifenóis. O

estigma das acácias foi classificado por Heslop-Harrison e Shivanna, (1977), como do tipo úmido e sem-papilas. Conforme Kenrick e Knox, (1981), o estigma das acácias apresenta uma depressão em forma de taça, na qual se acopla facilmente apenas uma políade de dezesseis grãos.

Grãos de pólen formados em estruturas compostas, como no gênero *Acacia*, ocorrem somente em 52 famílias vegetais (Guinet e Le Thomas, 1973).

Segundo Bernhardt et al. (1984), o número de grãos de pólen que compõem a políade é igual ou superior ao de óvulos no ovário nas diferentes espécies do gênero. A razão entre o número de grãos de pólen e de óvulos (P/O) em acácias é de, aproximadamente, 1,2 grãos/óvulo, e este valor é muito baixo se comparado com outras mimosoideas com pólen livre, sugerindo que a políade das acácias possui considerável vantagem seletiva, sendo uma unidade altamente eficiente. A razão P/O é um bom indicativo sobre o tipo de sistema reprodutivo e reflete a probabilidade de que os grãos de pólen atinjam os estigmas para uma máxima produção de sementes. Em mimosoideas com pólen livre, a razão P/O é de, aproximadamente, quatro grãos/óvulo (Cruden, 1977).

Em *A. mearnsii*, a políade é formada por dezesseis grãos de pólen (Kenrick e Knox, 1979). Newman (1934) mostrou que a políade de dezesseis grãos de *A. baileyana* formou-se a partir de uma simples célula esporogênica, a qual se dividiu duas vezes por mitose para formar quatro células-mãe do grão de pólen, que, após sofrerem meiose, formaram quatro micrósporos arranjados em tetraedros dentro do lóculo das anteras. O número de grãos em cada políade é determinado pelo número de células-mãe de grão de pólen em cada lóculo. As políades do gênero *Acacia* apresentam de quatro a oito poros em cada grão. Os grãos são envolvidos por uma camada interna de intina, constituída por polissacarídios com espessas aberturas e a camada externa, a exina, é formada por uma substância extremamente resistente, a esporopolenina.

Barth (1965) e Guinet e Lugardon (1976), demonstraram que as políades maduras apresentaram possivelmente a presença de "*Kittsubstans*" (substância adesiva) ou a presença de pontes de exina para a coesão dos grãos de pólen. Para Kenrick e Knox, (1979), a coesão dos grãos de pólen nas políades das acácias australianas foi devido a pontes de exina, seguindo o padrão estabelecido para tétrades do gênero *Onagraceae* por Skvarla et al. (1975). Kenrick e Knox, (1979), mediante análises microscópicas durante a fase de desenvolvimento das políades, verificaram a presença de canais de ligação citoplasmática de 2 μ m de diâmetro

entre as faces internas do micrósporo, sendo que, segundo os autores, estes canais possivelmente determinam o local das pontes de exina presentes na políade madura.

As anteras da maioria das acácias australianas são bilobadas e situadas na porção terminal do filamento. Cada lóculo contém dois lóculos separados, situados um sobre o outro. Em *A. subulata*, cada antera tem oito políades de dezesseis grãos, totalizando 128 grãos. As anteras formam um disco biconvexo com oito grãos arranjados no centro e oito na periferia. Nas faces internas de cada lóculo durante o desenvolvimento, são delineadas as orbículas de forma quase esférica. As orbículas abrem e as políades posicionam-se além da linha de abertura. A superfície externa das políades apresenta sulcos retangulares, talvez ocasionados pela pressão de contato com as orbículas. Estes sulcos retangulares são característicos das acácias australianas (Coetzee, 1955).

Fenologia do florescimento

Na maioria das acácias, o florescimento ocorre imediatamente após a fase juvenil em que, normalmente, floresce a cada ano. Em *A. pycnantha*, os botões florais são produzidos todos os meses do ano, todavia em outras espécies, o florescimento somente ocorre após o inverno. Os botões são produzidos durante o desenvolvimento das vagens e muitas vezes são perdidos nesta fase, possivelmente por competição entre o desenvolvimento de flores e vagens. O florescimento das acácias é afetado por variações das condições ambientais, como a temperatura, o comprimento do dia e as chuvas (Sedgley, 1987).

Conforme Milton e Moll (1982), as acácias, em sua maioria, florescem na primavera ou verão, período que, normalmente, coincide com o início das chuvas na África do Sul. As inflorescências diferenciam-se seis meses antes da antese e os botões florais não se desenvolvem em baixas temperaturas. Em regiões com chuvas bem-distribuídas, a antese é influenciada pela temperatura e pelo comprimento do dia. Os botões, geralmente, diferenciam-se durante a estação de crescimento, aumentando gradualmente de tamanho até o início da primavera, quando crescem rapidamente.

O florescimento é relativamente retardado em locais de maior altitude e latitude. Este fenômeno foi observado por Newman, (1934), em populações de *A. baileyana* que floresciam mais tarde nas maiores altitudes do que nas costas planas de Sydney, Austrália. Na África do Sul, populações de *A. baileyana* florescem primeiramente em Cape Town a 100 m de altitude para depois florescer em Pretoria a 1.370 m (Milton e Moll, 1982).

Conforme Milton e Moll, (1982) em *A. cyclops*, as inflorescências diferenciam-se sobre as axilas dos filódios, durante a estação de crescimento, de outubro a janeiro, e desenvolvem-se rapidamente para abrir no verão, entretanto, em qualquer época do ano aparecem alguns botões e flores. Os autores registraram um pico de florescimento nessa espécie, no inverno de 1977, na África do Sul, sendo um fato excepcional.

No pico do florescimento de *A. saligna*, verificaram-se capítulos florais agrupados em panículas, porém, fora desse período, ocorreu a formação de capítulos isolados sobre as axilas dos novos filódios que se abriram em poucas semanas, após a diferenciação (Milton e Moll, 1982).

A maioria das acácias do sudeste australiano floresceu quando o comprimento do dia e a temperatura aumentaram, e poucas espécies floresceram no outono (Knox et al., 1985). Conforme os autores, *A. terminalis* floresce entre os meses de abril e julho, durante o outono e início do inverno, sendo que 84% das inflorescências do mesmo ramo abrem-se sincronicamente. As flores emitem perfume durante as fases feminina e masculina, mas aparentemente não emitem durante a noite nem antes das 8h30min da manhã.

Em *A. melanoxyton* o florescimento ocorre na primavera, entre agosto e outubro, em New South Wales, Austrália, e as vagens amadurecem em março e abril (Muona et al., 1991)

Para Milton e Moll (1982), as vagens da maioria das espécies amadurecem durante a estação seca, e muitas permanecem na árvore por um ou mais anos. A retenção de vagens na copa tornou as sementes mais disponíveis para aves e mamíferos frugívoros do que para roedores e formigas. Quando as sementes caem, são rapidamente removidas por invertebrados, principalmente formigas.

Berg (1975) postulou que, dentre 500 espécies diferentes de acácias, aproximadamente 300 têm suas sementes dispersadas por formigas. As sementes são transportadas pelas formigas e estocadas nos formigueiros, cujas condições as mantêm dormentes.

Polinização

Arroyo (1981) afirmou que a família *Leguminosae* é principalmente polinizada por abelhas representando a maior fonte de alimento para tais insetos, sendo que seu grande sucesso é reflexo da utilização das abelhas como polinizadores.

De acordo com Bernhardt et al. (1984), a morfologia floral das mimosoideae oferece vários obstáculos para interpretar o tipo de interação entre flor e polinizador. Variações no

tamanho, atrativos e sexualidade das flores permitem a exploração pela maioria dos mais importantes grupos de animais polinizadores como: abelhas, morcegos, aves, lepidópteros e marsupiais. Segundo os autores, síndromes zoófilas integram as flores das mimosoideae.

Conforme Kenrick et al. (1987), a polinização típica da maioria das acácias, sobretudo aquelas que florescem no início da primavera, cuja população e diversidade de insetos é maior que no inverno, é caracterizada por entomofilia generalista com ênfase em abelhas e moscas.

Knox et al. (1985) mencionaram que espécies australianas polinizadas por animais, apresentaram normalmente o grão de pólen com uma ou duas características morfológicas: a exina recoberta por espinhos ou lobulada, ou lisa e esférica, porém, coberta por substância pegajosa. Entretanto, *A. terminalis* apresentou polinização por aves, abelhas e moscas, sendo que, suas políades não possuíam nenhuma dessas duas características, mas possuíam saliências entre os grãos que poderiam oferecer algum grau de contato com penas ou pêlos dos animais.

As grandes políades das acácias são morfológicamente mais adaptadas para o transporte por animais do que pelo vento (Ford e Forde, 1976). Os autores mencionaram que as flores da maioria das acácias não são morfológicamente adaptadas para polinização por aves. No entanto, na Austrália, os autores verificaram sete espécies de aves da família *Meliphagidae* alimentando-se nos nectários extraflorais das acácias. Tais aves foram importantes polinizadores para várias plantas australianas, inclusive *Eucalyptus* spp. e *Grevillea* spp. (Paton e Ford, 1983). Em *A. pycnantha*, somente os nectários próximos das inflorescências produziram néctar, e as aves raspavam suas penas nas flores ao se alimentarem e, desta maneira, transportavam o pólen para o estigma de outras flores. O nectário dessa espécie foi pouco atrativo para os insetos, entretanto abelhas também coletavam néctar nessas estruturas.

Conforme Bernhardt e Walker (1984), quando as anteras das acácias emergiram, e as políades tornavam-se expostas, insetos as coletavam com rapidez e facilidade.

Nas inflorescências de *A. retinodes* verificou-se a presença de três ordens de insetos visitantes: díptera, coleóptera e himenóptera (Bernhardt et al., 1984). Para os autores, os principais vetores de pólen foram as abelhas solitárias nativas juntamente com a abelha naturalizada *Apis mellifera* L., as quais, juntas, representaram mais de 70% das visitas às inflorescências. A abelha nativa *Lasioglossum* spp., da família *Halictidae*, representou 55% das visitas dentre as abelhas observadas. O besouro encontrado, *Stenoderus suturalis*, durante visita às flores, usualmente comia pólen e estames, carregando as políades da *A. retinodes* na

região torácica. As moscas visitavam as flores, tocando sua probóscide nos estames e estilete, entretanto, as políades eram infreqüentes sobre tais insetos.

Abelhas grandes como *Lasioglossum* spp., *A. mellifera* e *Megachile* spp. coletavam pólen das inflorescências por meio da técnica de vibração das asas, *buzz vibration*, para facilitar a retirada dos grãos do interior dos sacos polínicos (Bernhardt et al., 1984).

As abelhas não apresentaram comportamento de fidelidade na coleta de pólen da acácia, pois, em 62% das abelhas examinadas, foi encontrado pólen de outras espécies que produziam néctar em suas flores. Outros insetos como traças, borboletas e vespas não demonstraram interesse por *A. retinodes*. Estes animais não requerem proteínas provenientes do pólen para a ovulação nem para alimentar suas larvas. *A. retinodes* foi considerada como melitófila generalista, pois as abelhas parecem ser o único vetor de pólen consistente. Abelhas das famílias *Halictidae* e *Colletidae*, que ocorrem naturalmente na região, provavelmente não são eficientes, porque atuam em pequenas distâncias e, possivelmente, propiciam autopolinização ou polinização entre indivíduos próximos e aparentados. A polinização cruzada deve estar ocorrendo por meio de polinizadores de longa distância, com as abelhas introduzidas (Bernhardt et al., 1984).

Em *A. terminalis*, uma espécie protogínica, as flores nas fases feminina e masculina, apresentaram a mesma aparência visual e olfativa, fazendo com que abelhas e moscas visitassem a fase feminina manipulando os estiletos flexíveis como se fossem estames, e desta maneira, as políades podiam ser depositadas sobre os estigmas receptivos. Esta forma de automimetismo talvez seja o modo predominante de polinização por insetos nas espécies de acácias do sudeste australiano (Kenrick et al., 1987).

Insetos e aves visitaram as inflorescências de *A. terminalis* e, dentre os insetos, os primeiros visitantes foram abelhas da espécie *A. mellifera* e moscas do gênero *Syrphus* sendo que, em dias frios, apenas as abelhas *A. mellifera* visitaram as inflorescências. A atividade e a diversidade de abelhas solitárias e moscas foram diretamente proporcionais ao acréscimo da temperatura ambiente. As aves visitantes foram representantes das famílias *Achathizidae*, *Meliphagidae* e *Muscicapidae*, sendo observadas uma a duas horas após o nascer do sol (Kenrick et al., 1987).

Sornsathapornkul e Owens (1998) investigaram o mecanismo de polinização do híbrido *A. mangium* x *A. auriculiformis*, na Tailândia e verificaram que *A. mellifera* e *Ceratina* sp. foram os visitantes mais comuns nas flores. O comportamento de forrageamento por pólen apresentado pelas abelhas, provavelmente promoveu autopolinização, pois elas normalmente

visitavam inflorescências na mesma planta. O híbrido apresentou baixos níveis de polinização por causa do baixo número de polinizadores. Análises morfológicas, nas flores do híbrido, sugeriram que um acréscimo no número de polinizadores talvez não afetasse a taxa de deposição de pólen sobre os estigmas em razão do tamanho relativamente pequeno do estigma em relação às políades.

De acordo com Grant et al. (1994), em *A. mearnsii*, o sistema de transferência de pólen por meio de políades apresenta vantagens e desvantagens quando comparado ao sistema normal de polinização. A vantagem é que a políade é capaz de fecundar todos os óvulos, porque no ovário o número de óvulos é igual ou inferior a dezesseis. A desvantagem é, em razão da auto-incompatibilidade, as acácias somente produzem frutos e sementes, quando a políade que adere ao estigma for originária de um outro indivíduo, caracterizando assim polinização cruzada. No entanto, quando a políade da própria planta cai sobre o estigma, não ocorre formação de sementes.

Grant et al. (1994) introduziram abelhas em populações naturais de *A. mearnsii* na Austrália e não obtiveram efeito significativo no número de estigmas polinizados e de vagens produzidas como resultado da polinização pelas abelhas. Possivelmente, as abelhas não elevaram o nível de produção de sementes em razão da elevada porcentagem de autopolinização facilitada pela abertura gradual das inflorescências no período de 1988 e 1989. Quando o florescimento não é sincronizado dentro da inflorescência, uma flor, na fase masculina, pode fornecer pólen para outra flor na mesma inflorescência cujo estigma esteja receptivo, propiciando autopolinização. Segundo os autores, trabalhos futuros em melhoramento genético devem buscar a seleção das árvores, dirigindo para as características de consistente produção de vagens e baixa produção de flores masculinas.

Moncur et al. (1991), estudando a relação entre *A. mellifera* em povoamentos de acácias e eucaliptos, observaram que a atuação das abelhas causou um ligeiro aumento na produção de sementes de acácias, embora a análise tenha sido realizada em baixo número de vagens, considerando o vasto número de flores produzidas. Os autores comentam que a autopolinização parece ser a maior limitação para a produção de frutos e sementes nas acácias.

Nectários extraflorais

Nectários extraflorais são comuns na família *Leguminosae*. Essas glândulas mostram grande diversidade na morfologia e localização sobre a planta. Apesar da grande

diversidade morfológica, a maioria das *mimosoideae* apresenta estruturas similares. Cerca de 44 gêneros da subfamília *mimosoideae* possuem nectários em forma côncava ou achatada, localizados, usualmente, próximo à base da raque ou sobre a interseção dos pares de folíolos ou pinas (Pascal et al., 2000).

Para Moncur et al. (1991), néctar oriundo dos nectários extraflorais próximos das flores, atua como atrativo adicional para polinizadores. Segundo os autores, os nectários de muitas acácias produzem pouco ou nenhum néctar, a produção é descontínua e, muitas vezes, apresentam um pico de atividade durante a antese. Algumas espécies como *A. melanoxylon* secretam néctar somente durante o período do florescimento, outras, como *A. mangium* somente quando as flores não estão presentes.

Milton e Moll (1982) afirmaram que as acácias, em geral, secretam néctar durante o período de florescimento e que a atividade é geralmente maior durante a primavera e verão do que no outono e inverno. Entretanto, *A. saligna* não secretou néctar durante o florescimento (Bentley, 1976). Em *A. pycnantha* e *A. melanoxylon*, o nectário aparentemente produz, quando a planta floresce e apenas sobre pecíolos que encerram inflorescências, porém, em *A. longifolia*, a atividade do nectário é intermitente, apresentando um pico de atividade durante a antese, de julho a setembro. Para Milton e Moll (1982) os nectários foram mais ativos nas folhas novas, e sua atividade decresce com o aumento da idade da folha.

Tais nectários atraem formigas que conferem defesa biótica contra herbívoros. A hipótese aceita para a existência e evolução dos nectários extraflorais é o fato de que formigas matam ou expulsam animais herbívoros, reduzindo as perdas e danos nos tecidos da planta (Bentley, 1977).

A interação entre formigas e acácias é provavelmente o caso mais conhecido de mutualismo entre plantas e animais. As interações formiga-planta, envolvendo as *mimosoideae*, exibem grande variação na especificidade e grau de proteção proporcionado pelas formigas (Willmer e Stone, 1997).

Wagner (1997), estudando a influência das formigas sobre a produção de sementes em *Acacia constricta*, verificou que a produção de sementes foi 1,9 vezes superior em plantas com ninhos de formiga na base; e que os ninhos beneficiam o solo local, aumentando as concentrações de nitrato, amônio, fósforo e água, além de aumentar a taxa de mineralização do nitrogênio. Segundo o autor, as formigas são significativamente mais abundantes sobre as árvores que possuem ninhos na base, comparado às árvores sem ninhos, mas que os níveis de dano ocasionados por herbívoros foi similar em ambos os casos e concluiu que a interação das

formigas sobre o incremento na produção de sementes parece ser resultado da proximidade dos ninhos das formigas que proporcionam alta concentração de nutrientes e alta taxa de mineralização no solo.

Wagner (2000), estudando a associação de formigas em *A. constricta*, uma espécie auto-incompatível, verificou que: quando as formigas passavam pelas inflorescências, ocorria redução significativa na produção de vagens, quando comparado à produção das inflorescências isoladas do contato das formigas, entretanto, a planta, associada à formiga *Formica perpilosa*, produziu duas vezes mais sementes que plantas similares não-associadas.

Muitas espécies de formigas secretam antibióticos sobre sua superfície para inibir patógenos e microorganismos. Estes antibióticos, em contato com os grãos de pólen, reduzem significativamente sua viabilidade (Harris e Beattie, 1991). Além disso, as formigas caminham com dificuldade sobre a superfície das flores das acácias, podendo retirar os grãos de pólen que estavam aderidos aos estigmas. Segundo o autor, a formiga não serve como um eficiente vetor de pólen em *A. constricta*, pois a planta é auto-incompatível e a formiga trabalha coletando alimento sobre a árvore e, normalmente, não se desloca de uma flor diretamente para a flor de outra árvore. Provavelmente, a mirmecofilia resulta em autopolinização, e espécies polinizadas por formigas são normalmente autocompatíveis (Peakall e Beattie, 1991).

Segundo Wagner (2000), o dano causado pelas formigas na viabilidade dos grãos de pólen apresentou importantes implicações na evolução e manutenção dos nectários extraflorais. A evolução impôs uma seleção para evitar a perda e inviabilidade do pólen de maneira que as flores não produzissem néctar como possível adaptação para desencorajar as formigas de visitar as flores.

Beattie et al. (1984) mencionaram que a inibição sobre a viabilidade do pólen, causada pelas formigas, é a possível razão pela qual os sistemas de polinização por formigas são raros, existindo em todo mundo aproximadamente doze exemplos convincentes. A coevolução entre formigas e plantas mostra adaptações em que plantas apresentaram barreiras físicas, como tecido pegajoso, pêlos glandulares, néctar repelente e nectários extraflorais, para limitar o acesso das formigas às flores.

Bernhardt e Walker (1984), observando as abelhas forrageando três espécies de acácias australianas, notaram que as abelhas coletavam as secreções dos nectários extraflorais em *A. myrtifolia* e *A. pycnantha*, e que estas somente coletavam nos nectários, quando visitavam as flores da mesma árvore. Dentre as espécies estudadas, *A. myrtifolia* e *A.*

pycnantha apresentaram os nectários ativos durante o período do florescimento, mas em *A. mitchellii*, o nectário estava inativo neste período.

Kenrick et al. (1987), reportaram que os nectários extraflorais de *A. terminalis* são adaptados para polinização por aves e que o sistema reprodutivo da espécie é aparentemente único entre as *mimosoideae*. Ocorre em *A. terminalis* polinização mediante duas vias: polinização ativa por insetos e passiva por aves.

Knox et al. (1985) mencionaram que néctar oriundo dos nectários extraflorais de *A. terminalis* servem como fonte de alimento para aves, sendo visto aproximadamente dez espécies de aves alimentando-se nestas estruturas. Abelhas foram menos importantes que aves para a planta, pois os insetos foram mais afetados pelas baixas temperaturas. Adaptações como: tamanho, volume de secreção e a posição do nectário favoreceu a ornitofilia na espécie, sendo esta considerada ornitófila generalista.

Kenrick et al. (1987) observaram que a secreção de néctar de *A. terminalis* era consumida por insetos dípteros e himenópteros, e aves representantes das famílias *Acanthizidae*, *Meliphagidae* e *Muscicapidae*.

Moncur et al. (1991) mediram as concentrações de açúcares no néctar secretado nos nectários extraflorais de algumas espécies de acácias e verificaram que *A. auriculiformis* contém de 33 a 60 % de açúcares no néctar, em *A. mangium* obtiveram até 64 %, em *A. holosericea* 72 a 81 % e em *A. mearnsii*, as secreções apresentaram 40% de açúcares.

Barreiras para evitar autofecundação

A manutenção da heterozigose, em sistemas genéticos de populações alógamas, é muito importante para a sobrevivência e adaptação dos indivíduos, bem como para evitar a depressão por endogamia. Por isso os vegetais desenvolveram estratégias para promover ou reforçar a polinização cruzada. Tais mecanismos estão intimamente ligados à organização genética das espécies (Allard, 1971).

A. mearnsii apresenta importantes mecanismos para evitar a autofecundação e a depressão por endogamia. Conforme Kenrick e Knox (1989), as inflorescências mostram dicogamia, sendo que a fase feminina antecede a fase masculina. As flores hermafroditas contêm um único estigma, longo e estreito que se desenvolve contorcido dentro do botão e, quando o estigma amadurece, ele empurra as pétalas ainda fusionadas, emerge e torna-se receptivo imediatamente, antes da abertura das anteras (Kenrick e Knox, 1981). Este

mecanismo é uma importante estratégia a favor da fecundação cruzada, muitas acácias australianas apresentam comportamento semelhante.

Quanto à expressão sexual das flores individuais, *A. mearnsii* apresenta flores hermafroditas e estaminadas, portanto, são andromonóicas. Segundo Grant et al. (1994), a proporção de flores masculinas e hermafroditas em *A. mearnsii* é amplamente variável entre os indivíduos e entre os capítulos do mesmo indivíduo. A andromonoiccia é um importante dispositivo a favor da polinização cruzada, ela é proporcionada por meio da separação espacial dos órgãos sexuais da flor. Outras acácias apresentam andromonoiccia: *A. mangium*, *A. auriculiformis* (Ibrahim e Awang, 1991) e *A. macracantha* (Zapata e Arroyo, 1978).

Outro importante mecanismo genético, que impede a autofecundação, é a auto-incompatibilidade, em que os gametas do mesmo indivíduo, mesmo sendo viáveis, não produzem sementes. O processo de incompatibilidade pode ocorrer em qualquer estágio, desde a polinização até a fusão dos gametas. A auto-incompatibilidade raramente é absoluta para qualquer espécie, podendo ser de origem esporofítica ou gametofítica. No sistema esporofítico, os produtos responsáveis pela reação encontram-se na exina do grão de pólen e a reação ocorre na escala do estigma, não ocorrendo a emissão do tubo polínico ou não havendo a penetração do tubo polínico através do estigma. No sistema gametofítico, as substâncias responsáveis pela incompatibilidade são formadas durante o desenvolvimento do grão de pólen encontram-se armazenadas em camada mais interna, a intina. A reação de incompatibilidade neste caso pode dar-se na escala do estilete ou ovário, no estilete pode ocorrer a interrupção da emissão do tubo polínico ou redução na velocidade de emissão do tubo, acarretando em maior tempo gasto para o tubo polínico atingir o óvulo (Frankel e Galun, 1977).

Suspeita-se que muitas acácias australianas sejam auto-incompatíveis. *A. mearnsii* apresenta níveis moderados de auto-incompatibilidade, pois sementes autofecundadas são de baixo vigor e viabilidade reduzida (Kenrick e Knox, 1985). Entretanto, Grant et al., (1994), em três anos consecutivos de estudo, verificaram que *A. mearnsii* é altamente incompatível. Nos testes de autopolinização não houve produção de vagens, ao contrário de polinizações cruzadas em que houve produção média de 1,5 vagens por inflorescência.

Kenrick e Knox (1985), ao realizarem estudos citológicos em *A. retinodes*, verificaram que a espécie é auto-incompatível. Entretanto, os autores observaram que ocorreu a germinação do grão de pólen e a penetração do tubo polínico através do estigma, sendo que a velocidade de emissão do tubo polínico no interior do estilete foi similar tanto na

autopolinização, como na polinização cruzada. Nessa espécie, a inibição ocorreu no nucelo do óvulo, indicando que o sistema de auto-incompatibilidade é de origem gametofítica.

Em *A. retinodes* a polinização realizada em dias muito quentes, com temperaturas superiores a 30°C, mostrou uma drástica redução na produção de vagens, indicando que altas temperaturas podem intensificar a expressão da auto-incompatibilidade no estigma e estilete ou tornar o pólen inviável ou o estigma não-receptivo (Bernhardt et al., 1984).

Kenrick e Knox (1989) realizaram estudos quantitativos de auto-incompatibilidade em populações naturais de sete espécies de acácias, incluindo *A. mearnsii*, e concluíram que tal espécie mostrou ser altamente incompatível, apresentando índice de auto-incompatibilidade igual a zero, (Índice de auto-incompatibilidade, é obtido mediante a razão entre o número de vagens produzidas por autopolinização e o número de vagens produzidas por polinização cruzada). De acordo com os autores, *A. mearnsii* é uma espécie que apresenta auto-incompatibilidade gametofítica controlada por gene *S* com múltiplos alelos. Genes recessivos letais são raramente expressos nas populações naturais porque os alelos *S* previnem autopolinização e cruzamentos entre indivíduos aparentados. Desta maneira, a variabilidade genética é mantida na população.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALLARD, R.W. **Princípios do melhoramento de plantas**. São Paulo: Edgard Blücher, 1971. 381 p.
- ARROYO, M.T.K. Breeding systems and polination biology in Leguminosae. In: POLHIL, R.M.; RAVEN, P.H. (Ed.) **Advances in legume systematics**. Kew: Royal Botanic Gardens, 1981. p.723–769.
- BARTH, O.M. Feinstruktur des sporoderms einiger Brasilianischer mimosoiden-pollyaden. **Pollen spores**. v.7, p.429-41, 1965.
- BAWA, K.S.; WEBB. C.J. Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. **American Journal of Botany**, v.71, n.5, p.736–751. 1984.
- BEATTIE, A.J.; TURNBULL, C.; KNOX, R.B. et al. Ant inhibition of pollen function: a possible reason why ant pollination is rare. **American Journal of Botany**, v.71, n.3, p.421-425, 1984.
- BENTLEY, B. Plants bearing extrafloral nectaries and the associated ant community: interhabitat differences in the reduction of herbivore damage. **Ecology**, v.57, p.815–820, 1976.
- _____. The protective function of ant visiting the extrafloral nectaries of *Bixa orellana* (Bixaceae). **Journal of Ecology**. v.65, p.27–38,1977.

BERG, R.Y. Myrmecochorous plants in Australia and their dispersal by ants. **Australian Journal of Botany**. v.23, p.475-508, 1975.

BERNHARDT, P.; KENRICK, J.; KNOX, R.B. Pollination biology and the breeding system of *Acacia retinodes* (Leguminosae: Mimosoideae). **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v.71, n.1, p.17-29, 1984.

BERNHARDT, P.; WALKER, K. Bee foraging on three Sympatric species of australian *Acacia*. **International Journal of Entomology**, v.26, n.4, p.322-330, 1984.

BUTTROSE, M.S.; GRANT, W.J.R.; SEDGLEY, M. Floral development in *Acacia pycnantha* Benth. in Hook. **Australian Journal of Botany**, v.29, n.4, p.385-395, 1981.

COETZEE, J.A. The morphology of *Acacia* pollen. **South Africa Journal Science**. v.52, p.23-7, 1955.

CRUDEN, R.W. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. **Evolution**. v.31, p.32-46, 1977.

FORD, H.A.; FORDE, N. Birds as possible pollinators of *Acacia pycnantha*. **Australian Journal of Botany**, v.24, n.6, p.793-795, 1976.

FRANKEL, R.; GALUN, E. **Pollination mechanisms, reproduction and plant breeding**. New York: Springer-Verlag, 1977. 287p.

GRANT, J.E.; MORAN, G.F.; MONCUR, M.W. Pollination studies and breeding system in *Acacia mearnsii*. In: BROWN, A.G.. **Australian tree species research in China**. Canberra: Australian Centre for International Agricultural Research, 1994. p.165-170.

GUINET, P.; LE THOMAS, A. Interprétation de la répartition dissynétrique des couches de l'exine dans le pollen composés. **Comptes Rendus de L'Academie des Science**. v.276, p.1545-8, 1973.

GUINET, P.; LUGARDON, B. Diversité des eststructures de l'exine dans le genre *Acacia* (Mimosaceae). **Pollen spores**. v.18, p.483-511, 1976.

HARRISS, F.C.L.; BEATTIE, A.J. Viability of pollen carried by *Apis mellifera* L, *Trigona carbonaria* Smith and *Vespula germanica* (F) (Hymenoptera, Apidae, Vespidae). **Journal of the Australian Entomological Society**, v.30, p.45-47, 1991.

HESLOP-HARRISON, J.; HESLOP-HARRISON, Y.; BARBER, J. The stigma surface in incompatibility responses. **Proceedings of the Royal Society of London**. Serie B. v.188, p.287-297. 1975.

HESLOP-HARRISON, Y.; SHIVANNA, K.R. The receptive surface of the Angiosperms stigma. **Annals of Botany**, v.41, p.1233-1258, 1977.

IBRAHIM, Z.; AWANG, K. Comparison of floral morphology, flower production and pollen yield of *Acacia mangium* and *A. auriculiformis*. In: TURNBULL, J.W. (Ed.) **Advances in tropical Acacia research**: Proceedings of an international workshop held in Bangkok, Thailand, n.35. Canberra, 1991. p. 26 – 29.

KENRICK, J.; BERNHARDT, P.; MARGINSON, R.; et al. Pollination-related characteristics in the mimosoid legume *Acacia terminalis* (Leguminosae). **Plant Systematics and Evolution**, v.157, n.1-2, p.49-62, 1987.

KENRICK, J.; KNOX, R.B. Pollen development and cytochemistry in some Australian species of *Acacia*. **Australian Journal of Botany**, v.27, n.4, p.413-427, 1979.

_____. Structure and histochemistry of the stigma and style of some Australian species of *Acacia*. **Australian Journal of Botany**, v.29, n.6, p.733-745, 1981.

_____. Self-incompatibility in the nitrogen-fixing tree, *Acacia retinodes* - quantitative cytology of pollen-tube growth. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 69, n.5-6, p.481-488, 1985.

_____. Quantitative-analysis of self-incompatibility in trees of seven species of acacia. **Journal of Heredity**, v.80, n.3, p.240-245, 1989.

KNOX, R.B.; KENRICK, J.; BERNHARDT, P. et al. Extrafloral nectaries as adaptations for bird pollination in *Acacia terminalis*. **American Journal of Botany**, v.72, n.8, p.1185-1196, 1985.

LAMARQUE, A.L.; MAESTRI, D.M.; ZYGADLO, J.A. et al. Volatile constituents from flowers of *Acacia caven* (Mol.) Mol. var. *caven*, *Acacia aroma* Gill. ex Hook., *Erythrina cristagalli* L. and *Calliandra tweedii* Benth. **Flavour and Fragrance Journal**, v.13, n.4, p.266-268, 1998.

MAESTRI, R.; GRAÇA, L.R.; SIMÕES, J.W. et al. Análise da adubação fosfatada na produção física e econômica da Acácia-negra. **Boletim de Pesquisa Florestal**, n.14, p. 39-53, 1987.

MATTSSON, O.; KNOX, R.B.; HESLOP-HARRISON, J. et al. Protein pellicle of stigmatic papillae as a probable recognition site in incompatibility reactions. **Nature**, v.247, p.298-300, 1974.

MILTON, S.J.; MOLL, E.J. Phenology of Australian Acacias in the S.W. Cape, South Africa and its implications for management. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v.84, p.295-327, 1982.

MOFFETT, A.A. Genetical studies in acacias 1. The estimation of natural crossing in black wattle. **Heredity**, v.10, p.57-67, 1956.

MONCUR, M.W.; KLEINSCHMIDT, G.; SOMERVILLE, D. The role of Acacia and Eucalypt plantations for honey production. In: TURNBULL, J.W. (Ed.) **Advances in tropical Acacia research**: Proceedings of an international workshop held in Bangkok, Thailand, Canberra, n.35, 1991. p. 123-127.

MUONA, O.; MORAN, G.F.; BELL, J.C. Hierarchical patterns of correlated mating in *Acacia melanoxylon*. **Genetics**, v.127, n.3, p.619-626, 1991.

NEWMAN, I.V. Studies in the Australian acacias. III. Supplementary observations on the habit, carpel, spore production and chromosomes of *Acacia baileyana* F.V.M. **Proceedings of the Linnean Society**. v.59, p.237-251. 1934.

NGAMKAJORNWIWAT, S.; LUANGVIRIYASAENG, V. Floral development of *Acacia auriculiformis*. In: TURNBULL, J.W. (Ed.) **Advances in tropical Acacia research**: Proceedings of an international workshop held in Bangkok, Thailand, Canberra, n.35, 1991. p.30-31.

OLIVEIRA, H.A. **Acácia negra e tanino no Rio Grande do Sul**. Porto Alegre: Tipografia Mercantil, 1960. 116 p.

PASCAL, L.M.; MOTTE-FLORAC, E.F.; McKEY, D.B. Secretory structures on the leaf rachis of Caesalpinieae and Mimosoideae (Leguminosae): implications for the evolution of nectary glands. **American Journal of Botany**, n.3, p.327–338, 2000.

PATON, D.C.; FORD, H.A. The influence of plant characteristics and honeyeater size on levels of pollination in Australian plants. In: JONES, C.E.; LITTLE, R.J.. **Handbook of experimental pollination biology**. New York: Van Nostrand Reinhold, 1983. p.235-248.

PEAKALL, R.; BEATTIE, A.J. The genetic consequences of worker ant pollination in a self-compatible, clonal orchid. **Evolution**, v.45, n.8, p.1837-1848, 1991.

SCHNEIDER, P.R., **Modelos de equações e tabelas para avaliar o peso de casca de Acácia-negra, *Acacia mearnsii* De Wild**. Curitiba: UFPR, 1978. 149p. Dissertação (Mestrado em Ciências Florestais) - Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná. 1978.

SEDGLEY, M. Reproductive biology of Acacias. In: TURNBULL, J.W. (Ed.) **Australian Acacias in developing countries**: Proceedings of international workshop held at the Forestry training centre, Gympie, Qld., Australia, n. 16. Canberra, n.16, 1987, p.54–56.

SINHA, S.C. Floral morphology of Acacias. **Caribbean Journal of Science**, v.11, p.137-53, 1971.

SKVARLA, J.J.; RAVEN, P.H.; PRAGLOWSKI, J. The evolution of pollen tetrads in Onagraceae. **American Journal of Botany**. v.62, n.1, p.6-35. 1975.

SORNSATHAPORNKUL, P.; OWENS, J.N. Pollination biology in a tropical Acacia hybrid (*A. mangium* Willd. x *A. auriculiformis* A. Cunn. ex Benth.) **Annals of Botany**, v.81, n.5, p.631-645, 1998.

WAGNER, D. The influence of ant nests on Acacia seed production, herbivory and soil nutrients. **Journal of Ecology**, v.85, n.1, p.83-93, 1997.

WILLMER, P.G.; STONE, G.N. How aggressive ant-guards assist seed-set in Acacia flowers. **Nature**, v.388, n.6638, p.165-167, 1997.

ZAPATA, T.R.; ARROYO, M.T.K. Plant Reproductive Ecology of a Secondary Deciduous Tropical Forest in Venezuela. **Biotropica**, v.10, p.221-230, 1978.

★★★★★