

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
Curso de Ciências Biológicas

GABRIEL CHAGAS LANES

**INVESTIGAÇÃO DA LIBERAÇÃO DE PÓLEN EM ANTERAS PORICIDAS
UTILIZANDO MODELO DE BILHAR**

UBERLÂNDIA

2022

GABRIEL CHAGAS LANES

**INVESTIGAÇÃO DA LIBERAÇÃO DE PÓLEN EM ANTERAS PORICIDAS
UTILIZANDO MODELO DE BILHAR**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado à coordenação do curso de Ciências Biológicas, da Universidade Federal de Uberlândia, como requisito para a obtenção do grau de Bacharelado no curso de Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Vinícius Lourenço Garcia de Brito (UFU)

Co-orientador: Dr. Matheus Hansen Francisco

UBERLÂNDIA

2022

GABRIEL CHAGAS LANES

**INVESTIGAÇÃO DA LIBERAÇÃO DE PÓLEN EM ANTERAS PORICIDAS
UTILIZANDO MODELO DE BILHAR**

Trabalho de Conclusão de Curso aprovado para
obtenção do grau de Bacharelado, no curso de
Ciências Biológicas, da Universidade Federal de
Uberlândia, pela banca examinadora formada
por:

Uberlândia, 23 de março de 2022.

Prof. Dr. Vinícius Lourenço Garcia de Brito, UFU

Ma. Vanessa Gonzaga Marcelo, UFU

Dr. Carlos Eduardo Pereira Nunes, USP

RESUMO

Neste trabalho descrevemos a polinização por vibração através de um modelo matemático conhecido como modelo de bilhar. Para tal, utilizamos o formalismo de tais modelos aliado à uma aproximação da morfologia das anteras de *Solanum lycopersicum* e aos dados de vibração registrados para abelhas *Bombus terrestris*. Consideramos um modelo retangular com um escape em sua parede superior, o qual sofre oscilações em suas paredes laterais descritas pelas propriedades de vibração de *B. terrestris*. Dentro de tal modelo, consideramos os grãos de pólen como partículas não interagentes que podem sair através do poro. Assim, avaliamos nosso modelo a partir de dados teóricos e empíricos para polinização por vibração presentes na literatura. A partir de nosso modelo, conseguimos reproduzir os padrões de vibração e liberação de pólen encontrados na natureza. Com tal resultado, pudemos desvendar que o componente vibracional de maior influência na liberação de pólen é a velocidade. Tal resultado é um importante achado visto a dificuldade de analisar o comportamento dos grãos de pólen dentro da antera a partir da vibração da abelha. Além disso, destaca-se também a simplificação no estudo dos componentes vibracionais que nosso modelo proporciona.

Palavras-chave: Polinização por vibração. Anteras poricidas. Liberação de pólen. Modelo de bilhar.

ABSTRACT

In this work, we describe buzz pollination through a mathematical model known as billiard model. To this end, we used the formalism of such models combined with an approximation of the morphology of the anthers of *Solanum lycopersicum* and the vibration data recorded for *Bombus terrestris* bees. Thus, we consider a rectangular model with an escape in its upper wall, which undergoes oscillations in its sidewalls, which are described by the vibration properties of *B. terrestris*. Within such a model, we consider pollen grains as non-interacting particles that can escape through the pore. We evaluated our model based on theoretical and empirical data for buzz pollination present in the literature. From our model, we were able to reproduce the patterns of vibration and pollen release found in nature. With this result, we were able to discover that the vibrational component with the greatest influence on pollen release is velocity. This result is an important finding given the difficulty in analyzing the behavior of pollen grains inside the anther from the vibration of the bee. In addition, it also highlighted the simplification in the study of the vibrational components that our model provides.

Keywords: Buzz pollination. Poricidal anthers. Pollen release. Mathematical billiards.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Esboço da antera porocida em forma retangular.	11
Figura 2 - Modelo de bilhar retangular com exemplo de colisões sofridas por uma partícula.	12
Figura 3 - Reprodução dos parâmetros de vibração a partir da teoria dos batimentos.	16
Figura 4 - Relação entre o deslocamento e a frequência em relação à velocidade da antera (a) e em relação à liberação dos grãos de pólen (b).	17
Figura 5 - Comportamento de liberação de pólen em situações de velocidade constante e frequência, deslocamento e aceleração variáveis, respectivamente.	18
Figura 6 - Comportamento de liberação de pólen em situações de velocidade variável e frequência, deslocamento e aceleração constantes, respectivamente.	18

SUMÁRIO

RESUMO	3
ABSTRACT	4
LISTA DE FIGURAS	5
1 INTRODUÇÃO	7
2 METODOLOGIA	9
2.1 DESENVOLVIMENTO DO MODELO	10
2.2 VALIDAÇÃO DO MODELO	14
2.3 ESTUDO DOS COMPONENTES VIBRACIONAIS	15
3 RESULTADOS	15
3.1 DESENVOLVIMENTO DO MODELO	15
3.2 VALIDAÇÃO DO MODELO	16
3.3 ESTUDO DOS COMPONENTES VIBRACIONAIS	17
4 DISCUSSÃO	19
5 CONCLUSÃO	20
6 REFERÊNCIAS	20

1 INTRODUÇÃO

Aproximadamente 78% das angiospermas de zonas temperadas e 94% das angiospermas de comunidades tropicais são polinizadas por animais (JOHNSON, LINDER & STEINER, 1998; RENNER, 1998). Além da importância dos polinizadores para o estabelecimento das angiospermas, o processo de polinização biótica é considerado a forma mais efetiva de otimizar a reprodução sexuada das plantas (REGAL, 1977; CREPET, 1984; MULCAHY, 1979). Dentro deste escopo, é possível destacar as abelhas como principais polinizadores, constituindo, o táxon mais frequente em comunidades de plantas do mundo todo (OLLERTON, 2017).

Das mais de 20 mil espécies de abelhas, a grande maioria possui uma alimentação exclusiva de recursos florais (DANFORTH ET. AL., 2013; MICHENER, 2000). Além de servirem como fonte de alimento, esses recursos também são utilizados na construção de células de cria, construção de ninhos e no comportamento reprodutivo (VAUDO ET AL, 2015; VOGEL, 1969; CANE, 1983; DODSON, 1969). Tais inúmeros tipos de exploração de recursos florais variados se devem à diversidade morfológica e comportamental dos diferentes táxons de abelhas (DANFORTH, 2007). Muitas vezes, a coleta de recursos requer atributos morfológicos ou comportamentais ajustados à morfologia floral, o que resultou em interações específicas entre plantas e abelhas (SCHLUTER, 2000). Nesse contexto, surgiram adaptações recíprocas entre plantas e polinizadores otimizando a coleta de recursos e, eventualmente a polinização (WASER & OLLERTON, 2006).

Um exemplo deste processo é a polinização por vibração (buzz pollination) em que as abelhas utilizam a vibração para remover e coletar o pólen das flores e, incidentalmente, fertilizá-las (BUCHMANN, 1983; MICHENER, 1962). Este comportamento teria originalmente a função de termorregulação nas abelhas da mesma forma em que é visto em outros grupos de insetos (HEINRICH, 1974). Contudo, ao longo do tempo, este comportamento teria sofrido modificações em sua função, as quais levaram as abelhas a utilizá-lo para a vibração das flores (BUCHMANN, 1985). Com isso, a capacidade de capturar mais pólen pela vibração em comparação com a manipulação das anteras, fez com que o comportamento de coleta por vibração evoluísse em vários grupos de abelhas (WILLMER, 2011). A polinização por vibração é vista em sete famílias e mais de cinquenta gêneros de abelhas (THORP, 2000). Para algumas espécies de abelhas, a capacidade de vibração durante as visitas é tida como um comportamento inato (KING, 1993). Apesar disso, é provável a

existência de um componente de aprendizado que melhora a coleta ao passo que a abelha repete este comportamento, principalmente no início da vida adulta (LAVERTY, 1980).

Comportamentos como o voo, termogênese, comunicação, polinização e defesa possuem diferentes mecanismos de contração dos músculos na geração de tais movimentos (PRITCHARD & VALLEJO-MARÍN, 2020; VALLEJO-MARÍN, 2022). No contexto do comportamento de retirada de pólen, a vibração ocorre através de um mecanismo de contração dos músculos torácicos da abelha (HRNCIR ET. AL., 2008; KING, BUCHMANN, SPANGLER, 1996; SWITZER ET. AL., 2019). Assim, ao se agarrar às estruturas florais e contrair seus músculos torácicos, a abelha transmite uma vibração para a flor através do contato físico direto (KING, 1993). Em consequência desta vibração, acredita-se que sejam produzidas forças centrífugas nos grãos de pólen, fazendo com que estes sejam expelidos pelo poro apical da antera (KING & BUCHMANN, 1996). Outros autores atribuem a saída do pólen pelo resultado das forças cinéticas, as quais são transmitidas pela vibração para o interior das anteras, gerando assim uma força de colisão elástica dos grãos de pólen, o que faz com que tais grãos sejam liberados (BUCHMANN & HURLEY, 1978).

Com este comportamento particular de retirada ativa de pólen, a maioria das abelhas possuem uma pré-adaptação para a coleta de pólen em flores com estruturas morfológicas bastante especializadas (BUCHMANN, 1985; THORP, 2000). Cerca de 20 mil espécies de plantas possuem tais atributos, como apresentar pólen como recurso primário para o polinizador, sendo denominadas flores de pólen (WILLMER, 2011). A maioria apresenta anteras especializadas com deiscência apical possuindo pequenos poros ou fendas para a passagem do pólen (BUCHMANN, 1983; BUCHMANN & HURLEY, 1978).). Dentre as plantas que possuem essas estruturas, destacam-se culturas alimentares importantes como tomate, berinjela, kiwi e que dependem primariamente do comportamento de vibração como serviço de polinização (DE LUCA & VALLEJO-MARÍN 2013; CORBET & HUANG, 2014; COOLEY & VALLEJO-MARÍN 2021).

A literatura sobre a relação entre o comportamento de vibração e a liberação dos grãos de pólen mostra que as propriedades mecânicas da vibração são importantes para a liberação do pólen (DE LUCA & VALLEJO-MARÍN, 2013; VALLEJO-MARÍN, 2019). Tais estudos levam em consideração características como a frequência de vibração, o deslocamento, a velocidade, e a aceleração. Dentro deste escopo, destaca-se o modelo biomecânico de Buchmann & Hurley (1978), o qual utiliza conceitos de mecânica estatística para descrever a liberação de grãos de pólen em flores de tomate. Tal estudo foi pioneiro no uso de modelos para a compreensão da liberação de pólen. Contudo, realizar a modelagem a partir da mecânica estatística pode tornar o trabalho complexo e pouco reprodutível, principalmente ao utilizar uma abordagem de distribuições de probabilidade que não é tão trivial em muitos casos. Além

de sua alta complexidade, a ausência de fatores presentes na polinização por vibração traz limitações a tal modelo.

Diante de tais fatos, apresentamos o uso dos modelos de bilhar como uma possível abordagem para a análise da liberação de pólen realizada pelo comportamento de vibração das abelhas. Tal modelo tem por objetivo simular a dinâmica dos grãos de pólen dentro da antera, trazendo o formalismo do modelo de bilhar à análise das características de vibração e suas respectivas influências no processo de liberação de pólen. Assim, tendo em vista os componentes vibracionais de deslocamento, velocidade, aceleração e frequência de vibração, pretendemos oferecer uma possível resposta sobre qual destes componentes possui uma maior influência na liberação dos grãos de pólen na polinização por vibração.

2 METODOLOGIA

Este trabalho foi estruturado para, inicialmente, desenvolver o modelo de bilhar para simular a dinâmica dos grãos de pólen usando parâmetros descritos na literatura. Posteriormente, validou-se o modelo e os resultados obtidos através de dados empíricos previamente publicados.

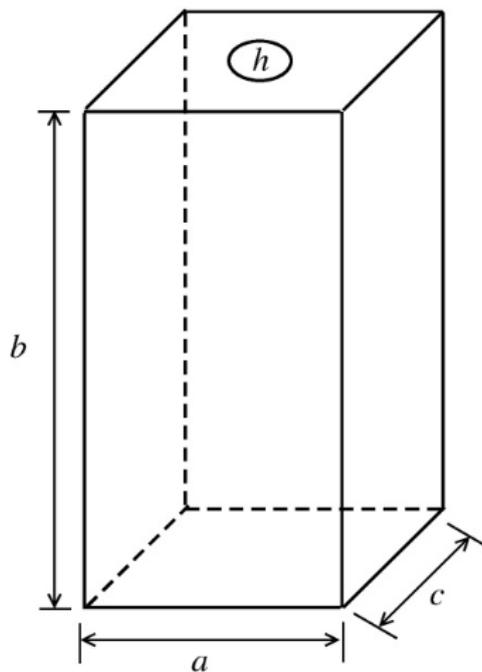
Os modelos de bilhar são sistemas dinâmicos direcionados ao estudo de partículas adimensionais em função do tempo. Nesses modelos as partículas são pontos que podem ou não ter massa considerada, sem interação entre si e possuíntes de movimento livre dentro do sistema (LOSKUTOV, RYABOV & LEONEL, 2010). Estas partículas se movem em linha reta com velocidade constante e reflexões especulares, ou seja, as partículas possuem apenas um ângulo de incidência e um ângulo de reflexão sendo estes iguais (CHERNOV & MARKARIAN, 2006). Além disso, a dinâmica destas partículas é completamente determinada pela propriedade de contorno do modelo (TABACHINIKOV, 2005). Por fim, também pode-se conjecturar em tais modelos a presença de uma região de escape, na qual a partícula evade após determinado número de colisões com as fronteiras (LEONEL & DETTMANN, 2012).

Tais pressupostos exibem conformidade com o sistema de polinização por vibração em flores com anteras poricidas. Nesse caso, as partículas seriam os grãos de pólen, as fronteiras, seriam as paredes internas das anteras e a abertura arbitrária seria o poro apical da deiscência poricida. Com isso espera-se que os modelos de bilhar sejam úteis no estudo dos componentes vibracionais que influenciam o movimento do pólen dentro das anteras e a liberação dos grãos de pólen.

2.1 DESENVOLVIMENTO DO MODELO

Inicialmente definimos a geometria do modelo que descreve a antera poricida com base no modelo proposto por Buchmann & Hurley (1978), sendo esta retangular (Figura 1). Sabe-se que as dimensões a , b , c de uma antera poricida de *Solanum lycopersicum* L. (Solanaceae) são aproximadamente $a = 0,69$ mm, $b = 5,07$ mm e $c = 0,69$ mm, bem como o tamanho do poro é $h = 0,22$ mm (KARSBURG, 2009). No presente estudo, consideramos que as dimensões da antera, tanto a quanto c são pequenas quando comparados a b , resultando em uma abordagem da dinâmica dos grãos de pólen ao longo de um plano que despreza c , como mostrado na Figura 2. Isso é possível pois a dinâmica que nos importa neste trabalho ocorre pela projeção do movimento no plano bidimensional. Com isso, uma vez definida a geometria e o tamanho do bilhar que representa a morfologia da antera poricida, é iniciado o estudo das características biomecânicas envolvidas na retirada de pólen pela vibração realizada pelas abelhas.

Figura 1 - Modelo esquemático de uma antera poricida, modificado de Buchmann & Hurley (1978), sendo a a largura, b a altura, c o comprimento e h o diâmetro do poro.



Fonte: Autor (2022).

Neste modelo, utilizamos dados de vibração obtidos através de observações de abelhas *Bombus terrestris* Linnaeus, 1758 (Apidae) (VALLEJO-MARÍN, 2019). Tais dados levam em consideração métricas de vibração como deslocamento, velocidade e aceleração. Dentro deste escopo de modelagem, um ponto importante é a descrição do comportamento de vibração gerado por tais abelhas a partir do ponto de vista físico. Em nossos estudos, foi possível perceber que as métricas de vibração podem ser descritas pela teoria dos batimentos, onde o deslocamento, a velocidade e a aceleração são relacionadas. Dessa forma, o comportamento de vibração é regido pela relação das métricas de vibração descritas matematicamente como:

$$s_w(t) = \eta[\cos(\omega_1 t) + \cos(\omega_2 t)],$$

A:

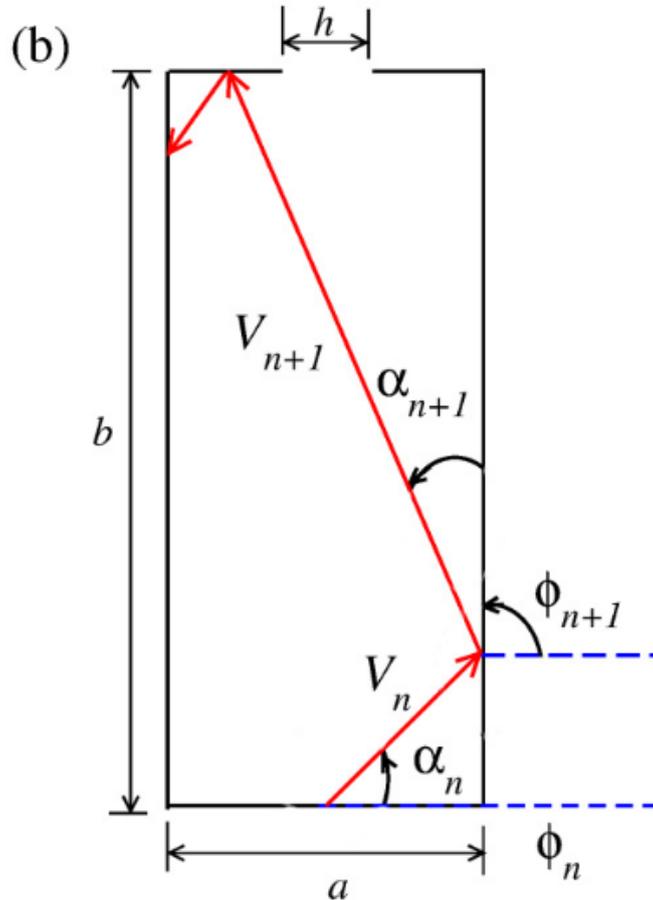
$$v_w(t) = -\eta[\omega_1 \sin(\omega_1 t) + \omega_2 \sin(\omega_2 t)], \quad (1)$$

$$a_w(t) = -\eta[\omega_1^2 \cos(\omega_1 t) + \omega_2^2 \cos(\omega_2 t)],$$

Nessa equação, η é a metade do deslocamento de pico de vibração DA_{pico} (m), ω_1 e ω_2 (rad/s) são as frequências angulares das ondas e t (s) é o tempo.

Mediante tal descrição biomecânica da vibração floral, torna-se necessário a modelagem da dinâmica das partículas de grão de pólen dentro do modelo. Ao supor que tais partículas sempre iniciam seu movimento a partir da base da antera, tem-se que o início de seu movimento é dado pelo ângulo α_n , o qual é medido entre a trajetória do grão de pólen e uma linha tangente à borda do modelo, bem como pela velocidade da partícula dada por V_n (Figura 2).

Figura 2 - Modelo de bilhar adotado no presente estudo com exemplos de colisões sofridas por uma partícula. Sendo α_n o ângulo de trajetória da partícula, V_n a velocidade da partícula e ϕ_n o ângulo entre a colisão e a parede do bilhar.



Fonte: Autor (2022).

Na medida de velocidade, o índice n representa a n ésima colisão da partícula contra a parede da antera. Consideramos também a ausência de forças externas atuando dentro da antera, sendo assim, a partícula apresenta um movimento livre entre cada colisão no modelo. Levando em consideração as coordenadas retangulares presentes no modelo, a progressão do movimento das partículas é dada pela evolução de suas respectivas posições, sendo estas descritas pelas coordenadas

$$X_p(t) = X_n + |\vec{V}_n| \cos(\mu) [t - t_n] \quad (2)$$

$$Y_p(t) = Y_n + |\vec{V}_n| \sin(\mu) [t - t_n] \quad (3)$$

sendo $\mu = (\alpha_n + \phi_n)$, onde $\phi_n = 0, \frac{\pi}{2}, \pi$, e $\frac{3\pi}{2}$, dependendo de qual parede do modelo a partícula atinge ou quando a partícula inicia seu movimento na base da antera. Cada partícula do sistema viaja ao longo de uma linha reta entre colisões sucessivas com a borda e a lei que rege o impacto das partículas com a borda é a lei de conservação do momento. Neste modelo, foi considerado que as vibrações produzidas pela abelha atuam apenas nas paredes verticais do sistema. Assim, quando a partícula atinge uma dessas paredes, sua velocidade pode aumentar ou diminuir de acordo com a velocidade da parede \vec{V}_w no instante da colisão. Para obtermos a velocidade da parede, realizamos o cálculo da primeira derivada temporal do deslocamento, conforme indicado no conjunto das equações (1). Contudo, no caso da colisão entre partícula e parede ocorrer nas paredes horizontais do modelo, a velocidade da partícula não muda. Dentro desta etapa, ao utilizar a lei de conservação do momento, obtemos as equações (4) e (5) abaixo

$$\vec{V}'_{n+1} * \vec{T}_{n+1} = \xi \vec{V}'_n * \vec{T}_{n+1} \quad (4)$$

$$\vec{V}'_{n+1} * \vec{N}_{n+1} = -k \vec{V}'_n * \vec{N}_{n+1} \quad (5)$$

onde $\vec{T}_{n+1} = \cos(\phi_{n+1})\hat{i} + \sin(\phi_{n+1})\hat{j}$ e $\vec{N}_{n+1} = -\sin(\phi_{n+1})\hat{i} + \cos(\phi_{n+1})\hat{j}$ são os vetores unitários tangentes e normais, e \vec{V}' representa a velocidade da partícula medida no referencial dado pela antera que é perturbado no tempo pelo movimento da abelha. Os coeficientes de restituição para as direções tangente e normal são dados por $\xi, k \in [0, 1]$, respectivamente.

Após a colisão $n + 1$, os componentes tangente e normal da velocidade se dão por

$$\vec{V}_{n+1} * \vec{T}_{n+1} = (1 - \xi)\vec{V}_w * \vec{T}_{n+1} + \xi \vec{V}_n * \vec{T}_{n+1} \quad (6)$$

$$\vec{V}_{n+1} * \vec{N}_{n+1} = (1 + k)\vec{V}_w * \vec{N}_{n+1} - k \vec{V}_n * \vec{N}_{n+1} \quad (7)$$

onde $\vec{V}_w = \vec{V}_w(t_{n+1})[\cos(\theta_{n+1})\hat{i} + \sin(\theta_{n+1})\hat{j}]$ é a velocidade da parede no tempo t_{n+1} . Assim, a velocidade da partícula após a colisão $n + 1$ se dá por

$$|\vec{V}_{n+1}| = \sqrt{[\vec{V}_{n+1} * \vec{T}_{n+1}]^2 + [\vec{V}_{n+1} * \vec{N}_{n+1}]^2} \quad (8)$$

enquanto o ângulo de reflexão α_{n+1} é escrito como

$$\alpha_{n+1} = \arctan \left[\frac{[\vec{V}_{n+1} * \vec{N}_{n+1}]}{[\vec{V}_{n+1} * \vec{T}_{n+1}]} \right] \quad (9)$$

Mesmo com a construção das equações de movimento de forma genérica, as simulações feitas consideraram todas as colisões das partículas onde a borda é elástica, ou seja, $\xi = k = 1$. A Figura 2 mostra um esboço da evolução de uma partícula no modelo de bilhar como descrito aqui.

2.2 VALIDAÇÃO DO MODELO

A fim de validar a abordagem descrita anteriormente, analisamos estatisticamente o escape de partículas através do poro na extremidade superior do bilhar. Para tal, consideramos a escala de frequências e deslocamentos avaliados na liberação de pólen em *Solanum lycopersicum*, por meio de observações empíricas (ROSI-DENADAI et al., 2020). Uma flor de *S. lycopersicum* tem cerca de 3×10^5 grãos de pólen dentro da antera, e dessa forma, consideramos um conjunto de $N = 3 \times 10^6$ partículas não interagentes dentro de nosso modelo de modo a representar os grãos de pólen.

Tais partículas foram lançadas da base do bilhar com posição aleatória na base e $\alpha_0 \in [0, \pi]$. Consideramos que cada partícula inicia o movimento com a máxima velocidade da parede em magnitude, a saber, $V_0 = |\vec{V}_w^{max}| \approx \eta(\omega_1 + \omega_2)$, onde ω_1 e ω_2 são a frequência angular do batimento. Também consideramos a escala de vibração da abelha, de forma que

cada partícula do conjunto se movimenta dentro do modelo por no máximo 0,5 s se não escapar antes. Tal quantidade de tempo representa, em média, a duração da visita floral de uma abelha em uma flor típica de polinização por vibração (VALLEJO-MARÍN, 2019).

A partir disso, estudamos o comportamento da velocidade experimentada pela antera ao relacioná-la com o deslocamento e a frequência das abelhas. Analisamos também o comportamento de liberação de pólen em relação ao deslocamento e frequência aplicados na polinização por vibração a fim de corroborar com os resultados presentes na literatura.

2.3 ESTUDO DOS COMPONENTES VIBRACIONAIS

A partir do desenvolvimento e validação do modelo, estudamos o comportamento de escape das partículas, a fim de oferecer uma possível resposta sobre qual seria o componente vibracional de maior influência na liberação de grãos de pólen. Dessa forma, o comportamento de escape foi analisado a partir da fixação e variação dos parâmetros biomecânicos da vibração.

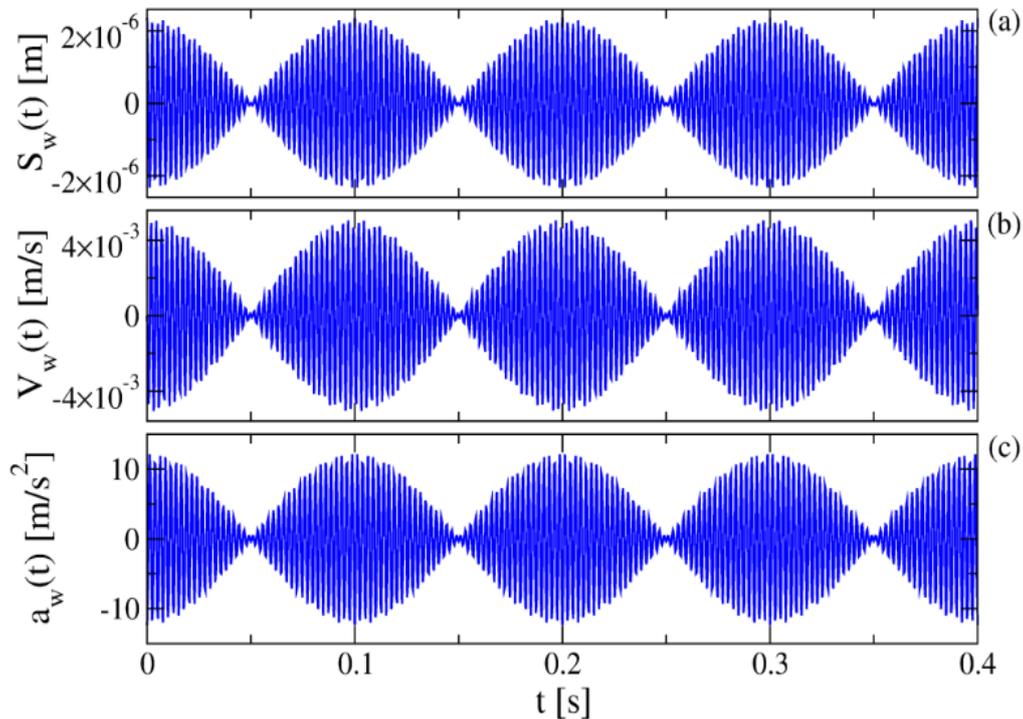
Em um primeiro momento foi fixado o parâmetro de velocidade de pico da antera, enquanto os parâmetros de frequência, deslocamento e aceleração foram analisados em suas respectivas oscilações. Em um segundo momento criamos três situações em que foram fixados a frequência, o deslocamento e a aceleração respectivamente em cada uma das circunstâncias, ao passo que neste momento a velocidade de pico foi analisada livremente.

3 RESULTADOS

3.1 DESENVOLVIMENTO DO MODELO

A fim de reproduzir o comportamento da vibração das abelhas a partir da teoria dos batimentos, foram utilizados valores disponíveis na literatura ($\eta = 1 \mu\text{m}$, $\omega_1 = 2513,27 \text{ rad/s}$ e $\omega_2 = 2450,44 \text{ rad/s}$) dentro das equações (1) (VALLEJO-MARÍN, 2019). Dessa forma foram plotados os comportamentos dos parâmetros de deslocamento, velocidade e aceleração da vibração na Figura 3.

Figura 3 - Reprodução dos parâmetros de vibração a partir da teoria dos batimentos. O eixo horizontal representa o tempo em segundos, enquanto cada um dos eixos verticais simbolizam o deslocamento (a), a velocidade (b) e a aceleração (c).



Fonte: Autor (2022).

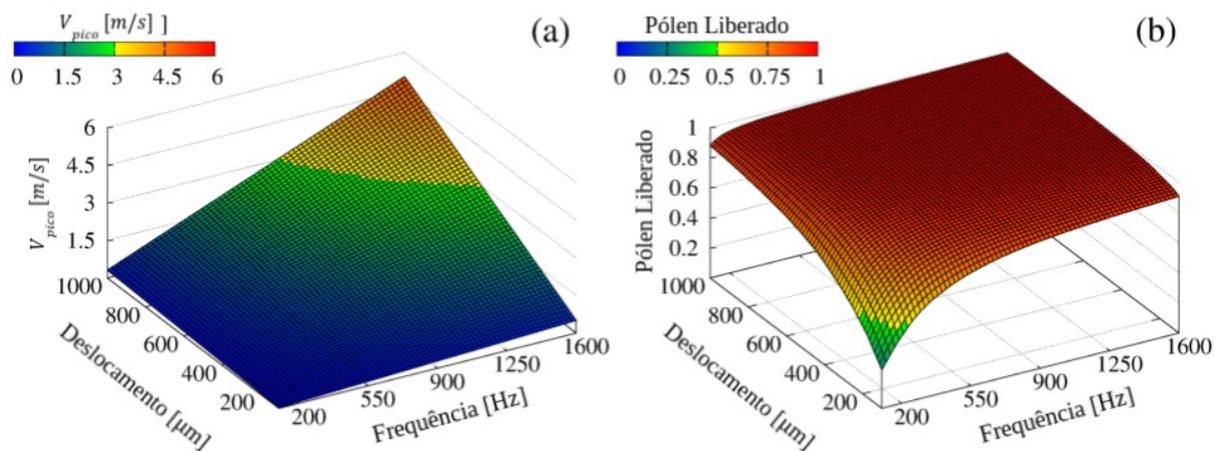
Tal plotagem resultou na similar reprodução visual do comportamento de vibração observado na natureza (VALLEJO-MARÍN, 2019). Assim, conseguimos representar de forma crucial o comportamento de polinização por vibração a partir da teoria dos batimentos.

3.2 VALIDAÇÃO DO MODELO

Em relação ao estudo da velocidade da antera e liberação de pólen, as Figuras 4(a) e 4(b) mostram o valor da velocidade máxima da parede em magnitude (velocidade de pico V_{pico}) experimentada pela antera, e a proporção de grãos de pólen liberada considerando diferentes combinações de pares de frequência e deslocamento. Uma proporção de liberação de pólen igual a 1 indica que todo o conjunto de partículas escaparam pelo poro. Diante de tais gráficos, pode-se observar que o comportamento das partículas que escapam a partir deste modelo fornece uma boa aproximação para a topologia das curvas experimentais já observadas em

outro estudo (ROSI-DENADAI et al., 2020). Além disso, como se pode ver, regiões de altos valores de V_{pico} estão relacionadas a regiões de altas proporções de liberação de pólen.

Figura 4 – Relação entre o deslocamento e a frequência em relação à velocidade da antera (a) e em relação à liberação dos grãos de pólen, mensurados em proporção (b).



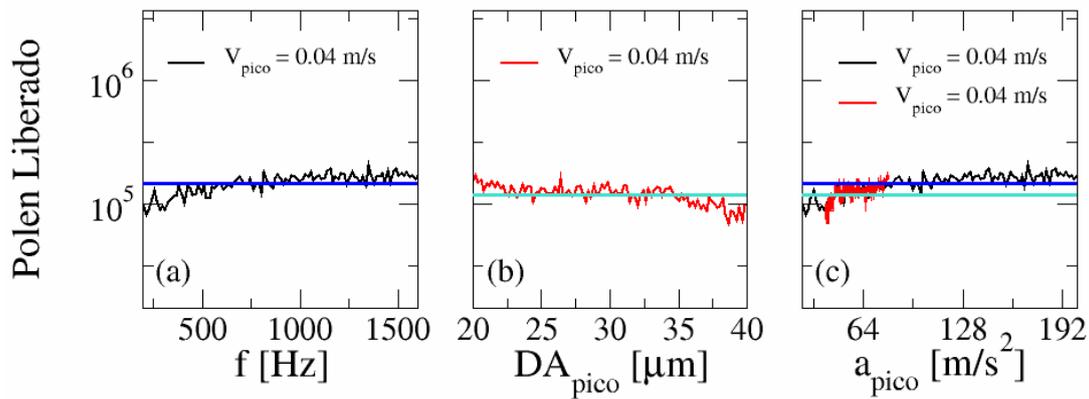
Fonte: Autor (2022).

Notou-se também que a liberação de pólen aumenta rapidamente com o aumento da velocidade de pico quando os valores de frequência estão aproximadamente abaixo de 400 Hz, e valores de deslocamento então em torno de 100 μm. Tais valores correspondem tipicamente aos intervalos de vibração produzidos por abelhas observados experimentalmente em outros estudos (PRITCHARD & VALLEJO-MARÍN, 2020; KING & BUCHMANN, 2003). Além disso, tal resultado está de acordo com os achados empíricos que mostraram que quanto maior a abelha e sua capacidade de produzir grandes vibrações (medidas em deslocamento), maior é a liberação de pólen (DE LUCA et al., 2013). Outro resultado de validação importante é o fato de que nosso modelo prevê que a quantidade total de grãos de pólen disponível em uma única visita não é a quantidade total de grãos do sistema. Na literatura tem-se que abelhas *Bombus impatiens* removem em média 57,8% do total de grãos de pólen na primeira visita em flor de tomate e 68,3% nas primeiras quatro visitas (NUNES-SILVA ET AL., 2013).

3.3 ESTUDO DOS COMPONENTES VIBRACIONAIS

Ao analisar o primeiro momento de fixação e oscilação dos parâmetros explicados anteriormente, pode ser visto um interessante comportamento da liberação de pólen. A variação dos valores de frequência, deslocamento ou aceleração não influenciou significativamente na liberação de pólen quando a velocidade aplicada à antera foi tida como fixa (0,04 m/s). Tal comportamento pode ser visto na Figura 5.

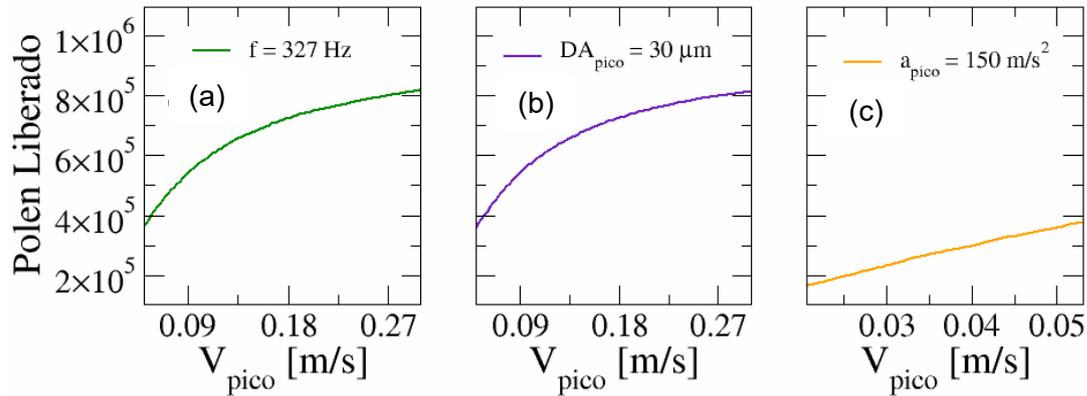
Figura 5 - Comportamento de liberação de pólen em situações de velocidade constante (0,04 m/s) e frequência (f [Hz]), deslocamento (DA_{pico}) e aceleração (a_{pico}) variáveis.



Fonte: Autor (2022).

Já na Figura 6 é possível perceber um comportamento diferente em relação à liberação de pólen quando a velocidade de vibração se torna variável e os componentes de frequência, deslocamento e aceleração são tidos como fixos. Neste caso, observa-se relações quadráticas entre a velocidade de vibração e a liberação de pólen quando a frequência e o deslocamento são parâmetros fixos, bem como uma relação linear entre a liberação de pólen e velocidade quando a aceleração é um parâmetro fixo. Assim, observa-se que com o aumento da velocidade, a liberação de pólen também aumenta, demonstrando que o componente vibracional de maior influência na liberação de grãos de pólen é a velocidade.

Figura 6 - Comportamento de liberação de pólen em situações de velocidade variável (V_{pico}), frequência fixa ($f = 325$ Hz), deslocamento fixo $DA_{pico} = 30 \mu m$ e aceleração fixa ($a_{pico} = 150 m/s^2$).



Fonte: Autor (2022).

4 DISCUSSÃO

Com tal resultado apresentado, foi possível reproduzir o comportamento de polinização por vibração a partir do uso dos modelos matemáticos de bilhar. Complementar a tal fato, foi possível também validar de forma proveitosa o modelo a partir do uso de dados já existentes na literatura sobre a liberação de pólen em anteras poricidas. É importante ressaltar também que tais resultados foram obtidos a partir de um modelo de bilhar bidimensional, que é uma projeção da antera poricida tridimensional, a qual leva em consideração toda a dinâmica relevante do sistema real. Considerando a boa concordância entre os resultados do modelo de bilhar com os dados experimentais, podemos confirmar que a dimensão negligenciada ao produzir o modelo bidimensional da antera não afeta a dinâmica do sistema, resultando que a polinização por vibração pode ser suficientemente caracterizada a partir de tal modelo. Isso destaca também a simplicidade do modelo que ao prever os padrões de polinização encontrados na natureza de forma fideigna e com uma demanda computacional relativamente baixa, se mostra uma abordagem elegante para estudar tal comportamento.

Outro ponto a se destacar é relacionado à quantidade de pólen disponível em cada visita, já que nosso modelo mostrou resultados similares aos encontrados na natureza. A indisponibilidade da carga total de pólen na primeira visita, e a alta variação de liberação de pólen de acordo com o valor das propriedades vibracionais naturais produzidas pelas abelhas podem ter importantes consequências tanto ecológicas quanto evolutivas para flores com anteras poricidas. Primeiro, ao dividir a carga total de pólen para diferentes abelhas, tais flores

otimizam a dispersão de pólen ao evitar o desperdício e promover uma maior diversificação de visitantes (HARDER & BARCLAY, 1994). Em segundo lugar, a variabilidade na liberação de pólen sugere que a maior oportunidade de liberação e conseqüentemente seleção de polinizadores ocorre exatamente dentro da faixa das propriedades vibracionais produzidas pelas abelhas. Portanto, qualquer característica da antera poricida que interfira diretamente na liberação de pólen dentro de tal faixa pode evoluir por seleção natural.

Por fim, a informação de que a velocidade é o componente vibracional que influencia a liberação dos grãos de pólen, quando comparado aos outros componentes, possibilitou o entendimento de tal mecanismo de liberação de pólen a partir de outro ângulo. O gargalo experimental em captar e analisar os componentes vibracionais produzidos pelas abelhas e seu movimento dentro das anteras é um grande dificultador do entendimento do processo de polinização por vibração. Além disso, a captação empírica da velocidade de vibração demanda o uso de equipamentos caros em um processo, muitas vezes custoso e complexo. Finalmente, a simplificação que nosso modelo oferece em operar e modular tais componentes vibracionais é de suma importância no entendimento dos mesmos e em suas respectivas importâncias na liberação dos grãos de pólen.

5 CONCLUSÃO

Neste trabalho, mostramos que o modelo de bilhar pode ser utilizado para estudar a polinização por vibração. Futuramente, o desenvolvimento de modelos mais complexos partindo deste modelo retangular, como modelos de anteras cônicas e falciformes, poderão melhorar ainda mais o entendimento da liberação de pólen em anteras poricidas que são polinizadas por vibração e entender como as diversas morfologias de antera encontradas na natureza afetam o processo de liberação de pólen por vibração.

6 REFERÊNCIAS

BERNIER, Réjane. Correspondance entre Charles Darwin et Gaston de Saporta. Par Yvette Conry. Coll.«Galien». Presses universitaires de France, Paris, 1972. 36 F. Dialogue: Canadian Philosophical Review/Revue canadienne de philosophie, v. 13, n. 1, p. 175-175, 1974.

BUCHMANN, Stephen L. et al. Buzz pollination in angiosperms. Buzz pollination in angiosperms., p. 73-113, 1983.

BUCHMANN, Stephen L. Bees use vibration to aid pollen collection from non-poricidal flowers. Journal of the Kansas Entomological Society, p. 517-525, 1985.

BUCHMANN, Stephen L.; HURLEY, James P. A biophysical model for buzz pollination in angiosperms. *Journal of Theoretical Biology*, v. 72, n. 4, p. 639-657, 1978.

CANE, James H.; EICKWORT, George C.; WESLEY, Robert F. and SPIELHOLZ, Joan. Foraging, grooming and mate-seeking behaviors of *Macropis nuda* (Hymenoptera, Melittidae) and use of *Lysimachia ciliata* (Primulaceae) oils in larval provisions and cell linings. *American Midland Naturalist*, p. 257-264, 1983.

CARDINAL, Sophie; BUCHMANN, Stephen L.; RUSSELL, Avery L. The evolution of floral sonication, a pollen foraging behavior used by bees (Anthophila). *Evolution*, v. 72, n. 3, p. 590-600, 2018.

CHERNOV, Nikolai; MARKARIAN, Roberto. Chaotic billiards. *American Mathematical Soc.*, 2006.

CREPET, William L. Advanced (constant) insect pollination mechanisms: pattern of evolution and implications vis-a-vis angiosperm diversity. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, p. 607-630, 1984.

CREPET, William L. Progress in understanding angiosperm history, success, and relationships: Darwin's abominably "perplexing phenomenon". *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 97, n. 24, p. 12939-12941, 2000.

CORBET, Sarah A.; HUANG, Shuang-Quan. Buzz pollination in eight bumblebee-pollinated *Pedicularis* species: does it involve vibration-induced triboelectric charging of pollen grains?. *Annals of botany*, v. 114, n. 8, p. 1665-1674, 2014.

DANFORTH, Bryan N. et al. The impact of molecular data on our understanding of bee phylogeny and evolution. *Annual review of Entomology*, v. 58, p. 57-78, 2013.

DANFORTH, Bryan. Bees. *Current biology*, v. 17, n. 5, p. R156-R161, 2007.

D'ARCY, William G.; D'ARCY, William Gerald; KEATING, Richard C. (Ed.). *The anther: form, function and phylogeny*. Cambridge University Press, 1996.

DE LUCA, Paul A., BUSSIÈRE, Luc F.; SOUTO-VILAROS, Daniel; GOULSON, Dave; MASON, Andrew C.; VALLEJO-MARÍN, Mario. "Variability in bumblebee pollination buzzes affects the quantity of pollen released from flowers." *Oecologia* 172, no. 3, p. 805-816, 2013.

DE LUCA, Paul A.; VALLEJO-MARÍN, Mario. What's the 'buzz' about? The ecology and evolutionary significance of buzz-pollination. *Current opinion in plant biology*, v. 16, n. 4, p. 429-435, 2013.

DILCHER, David L. Early angiosperm reproduction: an introductory report. *Review of Palaeobotany and Palynology*, v. 27, n. 3-4, p. 291-328, 1979.

DODSON, Calaway H.; DRESSLER, Robert L.; HILLS, Harold G.; ADAMS, Ralph M. and WILLIAMS, Norris H. Biologically active compounds in orchid fragrances. *Science*, v. 164, n. 3885, p. 1243-1249, 1969.

ENDRESS, Peter K. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge University Press, 1996.

FAEGRI, Knut. The solanoid flower. In: Transactions of the Botanical Society of Edinburgh. Taylor & Francis Group, 1986. p. 51-59.

FRIEDMAN, William E. The meaning of Darwin's "abominable mystery". American Journal of Botany, v. 96, n. 1, p. 5-21, 2009.

HARDER, L. D.; BARCLAY, R. M. R. The functional significance of poricidal anthers and buzz pollination: controlled pollen removal from Dodecatheon. Functional Ecology, p. 509-517, 1994.

HEINRICH, Bernd. Thermoregulation in endothermic insects. Science, v. 185, n. 4153, p. 747-756, 1974.

HRNCIR, Michael; GRAVEL, Anne-Isabelle; SCHORKOPF, Dirk Louis P.; SCHMIDT, Veronika M.; ZUCCHI, Ronaldo and BARTH, Friedrich G.. Thoracic vibrations in stingless bees (*Melipona seminigra*): resonances of the thorax influence vibrations associated with flight but not those associated with sound production. Journal of Experimental Biology, v. 211, n. 5, p. 678-685, 2008.

JOHNSON, S. D.; LINDER, H. P.; STEINER, K. E. Phylogeny and radiation of pollination systems in *Disa* (Orchidaceae). American Journal of Botany, v. 85, n. 3, p. 402-411, 1998.

KARSBURG, Isane Vera; CARVALHO, Carlos Roberto; CLARINDO, Wellington Ronildo. "Identification of chromosomal deficiency by flow cytometry and cytogenetics in mutant tomato (*Solanum lycopersicum*, Solanaceae) plants." *Australian Journal of Botany* 57, no. 5, p. 444-449, 2009.

KING, Marcus J. Buzz foraging mechanism of bumble bees. Journal of Apicultural Research, v. 32, n. 1, p. 41-49, 1993.

KING, Marcus J.; BUCHMANN Stephen L. "Floral sonication by bees: mesosomal vibration by *Bombus* and *Xylocopa*, but not *Apis* (Hymenoptera: Apidae), ejects pollen from poricidal anthers." *Journal of the Kansas Entomological Society*, p. 295-305, 2003.

KING, M. J.; BUCHMANN, S. L. Sonication dispensing of pollen from *Solanum laciniatum* flowers. Functional Ecology, p. 449-456, 1996.

KING, Marcus J., Stephen L. BUCHMANN, and Hayward SPANGLER. "Activity of asynchronous flight muscle from two bee families during sonication (buzzing)." *The Journal of experimental biology* 199, no. 10, p. 2317-2321, 1996.

LAVERTY, T. M. The flower-visiting behavior of bumble bees: floral complexity and learning. Canadian Journal of Zoology, v. 58, n. 7, p. 1324-1335, 1980.

LEONEL, Edson D.; DETTMANN, Carl P. Recurrence of particles in static and time varying oval billiards. Physics Letters A, v. 376, n. 20, p. 1669-1674, 2012.

LOSKUTOV, Alexander; RYABOV, Alexei; LEONEL, Edson D. Separation of particles in time-dependent focusing billiards. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, v. 389, n. 23, p. 5408-5415, 2010.

LLOYD, David G.; WELLS, Mark S. Reproductive biology of a primitive angiosperm, *Pseudowintera colorata* (Winteraceae), and the evolution of pollination systems in the Anthophyta. *Plant Systematics and Evolution*, v. 181, n. 1-2, p. 77-95, 1992.

MATTHEWS, J. R.; MACLACHLAN, C. M. The structure of certain poricidal anthers. In: *Transactions of the Botanical Society of Edinburgh*. Taylor & Francis Group, 1929. p. 104-122.

MICHENER, Charles D. An interesting method of pollen collecting by bees from flowers with tubular anthers. *Revista de Biología Tropical*, v. 10, n. 2, p. 167-175, 1962.

MICHENER, Charles Duncan. *The bees of the world*. JHU press, 2000.

MULCAHY, David L. The rise of the angiosperms: a geneecological factor. *Science*, v. 206, n. 4414, p. 20-23, 1979.

NUNES-SILVA, Patrícia; HRNCIR, Michael; SHIPP, Les; KEVAN, Peter; IMPERATRIZ-FONSECA, Vera Lucia. "The behavior of *Bombus impatiens* (Apidae, Bombini) on tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill., Solanaceae) flowers: pollination and reward perception." *Journal of Pollination Ecology*, n 11, p. 33-40, 2013.

OLLERTON, Jeff; WINFREE, Rachael; TARRANT, Sam. How many flowering plants are pollinated by animals?. *Oikos*, v. 120, n. 3, p. 321-326, 2011.

OLLERTON, Jeff. Pollinator diversity: distribution, ecological function, and conservation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v. 48, p. 353-376, 2017.

PELLMYR, Olle. Evolution of insect pollination and angiosperm diversification. *Trends in Ecology & Evolution*, v. 7, n. 2, p. 46-49, 1992.

PELLMYR, Olle; KRENN, Harald W. Origin of a complex key innovation in an obligate insect-plant mutualism. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 99, n. 8, p. 5498-5502, 2002.

PRITCHARD, David J.; VALLEJO-MARÍN Mario. "Floral vibrations by buzz-pollinating bees achieve higher frequency, velocity and acceleration than flight and defense vibrations." *Journal of Experimental Biology* 223, no. 11, 2020.

REGAL, Philip J. Ecology and evolution of flowering plant dominance. *Science*, v. 196, n. 4290, p. 622-629, 1977.

RENNER, S. S. 13. EFFECTS OF HABITAT FRAGMENTATION ON PLANT POLLINATOR INTERACTIONS IN THE TROPICS. In: *Dynamics of Tropical Communities: 37th Symposium of the British Ecological Society*. Cambridge University Press, 1998. p. 339.

ROSIDENADAI, Conrado Augusto; ARAÚJO, Priscila Cássia Souza; CAMPOS, Lucio Antônio de Oliveira; COSME, Lirio Jr; GUEDES, Raul Narciso Carvalho. "Buzz- pollination in Neotropical bees: genus- dependent frequencies and lack of optimal frequency for pollen release." *Insect science* 27, no. 1, p. 133-142, 2020.

SANDERSON, Michael J.; DONOGHUE, Michael J. Shifts in diversification rate with the origin of angiosperms. *Science*, v. 264, n. 5165, p. 1590-1593, 1994.

SAPORTA, G. de. 1873. Paléontologie française ou description des fossiles de la France. 2 série Végétaux. Plantes Jurassiques, 1872.

SCHLUTER, Dolph. The ecology of adaptive radiation. OUP Oxford, 2000.

SWITZER, Callin M., Avery L. RUSSELL, Daniel R. PAPA, Stacey A. COMBES, and Robin HOPKINS. "Sonicating bees demonstrate flexible pollen extraction without instrumental learning." *Current zoology* 65, no. 4, p. 425-436, 2019.

TABACHNIKOV, Serge. Geometry and billiards. American Mathematical Soc., 2005.

THORP, Robin W. The collection of pollen by bees. In: Pollen and pollination. Springer, Vienna, 2000. p. 211-223.

VALLEJO- MARÍN, Mario. "Buzz pollination: studying bee vibrations on flowers." *New Phytologist* 224, no. 3, p. 1068-1074, 2019.

VALLEJO-MARÍN, Mario. "How and why do bees buzz? Implications for buzz pollination." *Journal of Experimental Botany* 73, no. 4, p. 1080-1092, 2022.

VAUDO, Anthony D.; TOOKER, John F.; GROZINGER, Christina M. and PATCH, Harland M.. "Bee nutrition and floral resource restoration." *Current Opinion in Insect Science* 10 (2015): 133-141. Bee nutrition and floral resource restoration. *Current Opinion in Insect Science*, v. 10, p. 133-141, 2015.

VOGEL, St. Flowers offering fatty oil instead of nectar. In: Abstracts XIth International Botany Congress. 1969.

VOGEL, Stefan. Evolutionary shifts from reward to deception in pollen flowers. *The pollination of flowers by insects*, 1978.

WASER, Nickolas M.; OLLERTON, J. Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization. University of Chicago Press, 2006.

WILLMER, Pat. Pollination and floral ecology. Princeton University Press, 2011.