

BIOLOGIA DA REPRODUÇÃO DE ESPÉCIES DE HELICTERES:

H. BREVISPIRA, H. OVATA E H. SACAROLHA.

Este exemplar corresponde à edição final da
tese defendida pelo candidato e aprovada pela
comissão julgadora Neusa Taroda Ranga
24/04/89

EDIVANI VILLARON FRANCESCHINELLI

ORIENTADORA: Profa. Dra. NEUSA TARODA RANGA

Dissertação apresentada ao Instituto
de Biologia da Universidade Estadual
de Campinas para obtenção do título de
mestre em Ciências Biológicas, área de
Biologia Vegetal.

1989

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

Aos meus pais, Maria e Gildo
e aos meus irmãos, Evandro e
Edmilson.

AGRADECIMENTOS

A Profa. Dra. Neusa Taroda, pela orientação, apoio e confiança.

Ao Prof. Luiz Carlos Costa Coelho, chefe da Fazenda Experimental do Instituto Florestal de Mogi-Guaçú, por todo apoio durante os trabalhos de campo.

Ao CNPq, Conselho de Desenvolvimento Científico e Tecnológico e a Fapesp, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo pelo apoio financeiro.

Ao Instituto Florestal de São Paulo, pela autorização para a realização do estudo na Estação Ecológica de Mogi-Guaçú e ao Instituto de Botânica de São Paulo, pela autorização para a realização do estudo na Reserva Biológica de Mogi-Guaçú.

Ao Prof. Wesley W. Silva pela ajuda nos trabalhos de campo e pelas preciosas fotos e sugestões.

Aos professores Dr. George John Sherpherd, Dra. Marlies Sazima e Dr. Ivan Sazima pelas discussões e sugestões, ao Dr. Paulo Kageyama e Dra. Marília de Moraes Castro pelas valiosas sugestões e paciência durante a pré-banca.

Aos pesquisadores Prof. José Luiz Timoni e Dr. Eduardo Amaral Batista e aos funcionários Sra. Wilma, Francisco, João Carlos, Marçílio, Maura, Eduardo, José, Brás, pelo apoio durante o trabalho de campo na Fazenda Campininha.

Aos técnicos Maria Odete F. Pedrossantti, Sebastião H. Militão Junior e Wilma C. Ferraz pelo auxílio nos trabalhos de laboratório.

A Paulo Eugênio pela sugestões e discussões valiosas, pela amizade e carinho.

A Roseli Torres pela ajuda no trabalho de campo e pela grande amiga que é.

A Patrícia Morellato pelas fotos, pelas discussões valiosas e pela amizade.

A Kikyo Yamamoto por ter me iniciado na pesquisa e por ter acompanhado com interesse e incentivo este trabalho.

Aos meus amigos, a quem este trabalho deve muito, entre eles Rosana, Fernando e Amanda, Luiza, Carmen, Edna, Dionote, Sílvia, Héliida, Ana Mijares, Carol, Dulce, Sandro, Celso e Alex.

A todos os professores e funcionários do departamento de Botânica pelo apoio e agradável convivência.

INDICE

| | |
|---|----|
| 1. INTRODUÇÃO..... | 1 |
| 1.1. Biologia da Polinização..... | 1 |
| 1.2. Sistema de Reprodução..... | 3 |
| 1.3. Objetivos..... | 6 |
| 2. MATERIAIS E MÉTODOS..... | 7 |
| 2.1. Caracterização da Área..... | 7 |
| 2.2. Fenologia..... | 8 |
| 2.3. Biologia da Polinização..... | 9 |
| 2.4. Sistema de Reprodução..... | 10 |
| 3. RESULTADOS E DISCUSSÕES..... | 12 |
| 3.1. Descrição do gênero <u>Helicteres</u> L..... | 12 |
| 3.2. <u>Helicteres brevispira</u> St.Hil..... | 12 |
| 3.2.1. Caracterização da planta..... | 12 |
| 3.2.2. Fenologia..... | 15 |
| 3.2.3. Biologia da Polinização..... | 20 |
| 3.2.3.1. Mudanças Florais e Senescência..... | 21 |
| 3.2.3.2. Síndrome, Visitantes e Polinizadores... | 29 |
| 3.2.4. Sistema de Reprodução..... | 41 |
| 3.3. <u>Helicteres ovata</u> Lam..... | 53 |
| 3.3.1. Caracterização da planta..... | 53 |
| 3.3.2. Fenologia..... | 55 |
| 3.3.3. Biologia da Polinização..... | 59 |
| 3.3.3.1. Síndrome, Visitantes e Polinizadores... | 61 |
| 3.3.4. Sistema de Reprodução..... | 69 |
| 3.4. <u>Helicteres sacaroíha</u> St. Hil..... | 74 |
| 3.4.1. Caracterização da planta..... | 74 |
| 3.4.2. Fenologia..... | 78 |

| | |
|--|-----|
| 3.4.3. Biologia da Polinização..... | 81 |
| 3.4.3.1. Visitantes e Polinizadores..... | 85 |
| 3.4.4. Sistema de Reprodução..... | 87 |
| 3.5. Discussões Gerais..... | 91 |
| 3.5.1. Fenologia..... | 91 |
| 3.5.2. Biologia da Polinização..... | 94 |
| 3.5.2.1. Quantidade e Concentração de Açúcares do Néctar..... | 97 |
| 3.5.3. Sistema de Reprodução..... | 99 |
| 3.5.3.1. Razão pólen/óvulo..... | 99 |
| 3.5.3.2. Razão pólen/óvulo e estágio sucessional.. | 102 |
| 3.5.4. Considerações Finais..... | 103 |
| 4. CONCLUSÕES..... | 109 |
| 5. RESUMO..... | 114 |
| 6. SUMMARY..... | 116 |
| 7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS..... | 118 |

1. INTRODUÇÃO

A família Sterculiaceae compreende cerca de 65 gêneros e 1000 espécies (CRONQUIST, 1981). Habita regiões tropicais de todo o mundo, principalmente África e América (ANGELY, 1970). No Brasil ocorrem oito gêneros nativos (Ayenia, Byttneria, Guazuma, Helicteres, Melochia, Sterculia, Theobroma e Waltheria); representantes dos outros gêneros Abroma, Cola, Dombeya, Eriolaena, Herrania, Pterospermum e Brachychiton, embora encontrados no país, são exóticos.

Segundo o Index Kewensis, o gênero Helicteres está constituído por cerca de 43 espécies distribuídas pelas regiões tropicais do mundo. Para o Brasil foram descritas 28 espécies, que ocorrem em quase todo seu território e em diversas formações vegetais.

A única revisão das espécies brasileiras foi feita por SCHUMANN (1886), para a Flora Brasiliensis de Martius, na qual o autor relaciona 21 espécies. COSTA (1981) fez uma revisão das espécies que ocorrem na região Sudeste do Brasil; esta autora considerou sete espécies válidas para esta região e sinonimizou H. macropetala St.Hil. a H. brevispira St. Hil., sem apresentar justificativas.

1.2. Biologia da Polinização

Para o transporte do grão de pólen até o estigma receptivo, existem vários mecanismos de polinização que são adaptações de cada espécie. Dentro de um grupo taxonômico, todas as espécies possuem a mesma estrutura floral básica, porém, existem variações

em características, tais como, tamanho e orientação das flores e dos elementos florais, número de flores por inflorescência, número de estames e horário da deiscência, que demonstram ter relevância direta na biologia da polinização de cada espécie (TOMLINSON et al., 1979).

Para a família Sterculiaceae já foi descrita a polinização de Sterculia chicha por mosca (TARODA & GIBBS, 1982) e de Helicteres ovata Lam. por morcego (SAZIMA & SAZIMA, 1988). Há indicações de polinização por morcego em espécies de Chiranthodendron e Dombeya (Pijl, 1936/37 e Vogel, 1969, apud SAZIMA & SAZIMA, 1988).

As pesquisas em biologia floral têm procedido, historicamente, isoladas daquelas de sistemas de reprodução de plantas. Recentemente, têm-se considerado os efeitos geneticamente importantes da polinização no estudo do fluxo gênico de populações (WYATT, 1983).

Dados do comportamento de forrageamento do polinizador podem auxiliar na obtenção das primeiras estimativas da estrutura reprodutiva nas populações (LEVIN & KERSTER, 1974). A distância do voo do polinizador é representativa da distância da dispersão do pólen. A eficiência do transporte de pólen e a direcionalidade dos movimentos sucessivos entre as flores também interferem na dispersão do pólen e, conseqüentemente, no fluxo gênico da população (LEVIN, 1981). O fluxo gênico depende ainda das características das plantas, tais como, sistema de cruzamento e arquitetura da inflorescência (WYATT, 1983).

Outra abordagem que se mostra de importância na interação planta-polinizador e fluxo gênico é a energética da polinização (HEINRICH & RAVEN, 1972; HEINRICH, 1981) que interfere na estra-

tégia de forrageamento dos polinizadores.

1.3 Sistema de Reprodução

O sistema reprodutivo de uma espécie é determinado pelos fatores que interferem na contribuição genética relativa à próxima geração (WYATT, 1983).

Para GRANT (1981), o sistema de reprodução de plantas representa um dos fatores que controla a quantidade de recombinação por geração e que afeta diretamente o componente de fecundidade numa população natural.

Segundo BAWA & BEACH (1981), os sistemas de reprodução envolvem as expressões sexuais (incluindo a distribuição das funções masculinas e femininas das flores no espaço e no tempo) e os sistemas de incompatibilidade.

A auto-incompatibilidade em plantas superiores é definida por NETTANCOURT (1977) como a incapacidade de uma planta hermafrodita produzir zigoto após a auto-polinização. Tradicionalmente são distinguidas duas grandes modalidades de mecanismos de auto-incompatibilidade: homomórfico (multialélico) e heteromórfico (dialélico a heterostílico).

Todas as espécies de Sterculiaceae, cujo sistema de reprodução foi estudado até então, apresentam mecanismos de auto-incompatibilidade. Em três espécies de diferentes gêneros, Theobroma cacao L. (KNIGHT & ROGERS, 1955 ;COPE, 1962), Cola nitida (Vent.) Schott. e Endl. (JACOB, 1973) e Sterculia chicha L. (TARODA & GIBBS, 1982), foi detectado que a reação de incompatibilidade ocorre a nível do ovário. No gênero Melochia, esta reação ocorre a nível de estigma ou estilete. BAWA (1974) constatou auto-incom-

patibilidade em Guazuma tomentosa H.B.K., porém não determinou a que nível ocorre a reação.

Vários trabalhos mostram que em certos taxons o sistema reprodutivo pode variar de forma a ocorrerem, dentro de um mesmo gênero, espécies autógamas e xenógamas. Estes estudos proporcionam exemplos de relação biossistemática e de variação no sistema de reprodução (JAIN, 1976).

A descoberta da grande variação nos limites dos mecanismos de xenogamia e autogamia em diversos taxons das angiospermas foi o que levou ao conceito de "sistema de reprodução balanceada" em plantas (STEBBINS, 1950 & GRANT, 1975). Segundo este conceito, o sistema de recombinação induz a diferentes pontos de balanço em diferentes populações e espécies. São conhecidos três modelos entre os limites da máxima e mínima recombinação: abertos, restritos e fechados. Estes modelos podem ser exemplificados por xenogamia, predominantemente autógama e agamospermia, respectivamente. De acordo com esses autores, a autogamia, em termos da adaptação ao ambiente imediato, proporcionada pelo aumento da homozigose, é vantajosa sobre a xenogamia, que retém a variabilidade genética e possui a flexibilidade para a adaptação em ambientes mutáveis em um longo período de tempo.

Estudos da evolução da autogamia presumem a possibilidade de mudanças no sistema de reprodução dos taxons e sugerem o papel dos polinizadores como força seletiva em tais mudanças. BAWA & BEACH (1981) consideram que o sistema de reprodução das espécies estão fundamentalmente ligados a biologia da polinização das plantas e em muitos casos só podem ser entendidos no contexto de sistema de polinização. Esses autores sugerem, ainda, que considerações teóricas sobre a natureza adaptativa do sistema de re-

produção de uma espécie devam relevar em mais detalhes a ecologia reprodutiva das plantas.

A mudança evolutiva de xenogamia para autogamia tem sido mediada através da diminuição do tamanho das flores e alterações na morfologia floral que reduzem o custo de energia por flor e facilitam a auto-polinização (Ordnuff, 1969 apud CRUDEN, 1977).

Segundo CRUDEN (1977) espécies autógamas possuem também um menor número de grãos de pólen em relação ao número de óvulos do que as xenógamas. Para este autor, a razão pólen/óvulo reflete a eficiência da transferência de grãos de pólen para o estigma, resultando numa máxima produção de sementes. Ou seja, quanto mais eficiente a transferência do pólen, menor deve ser a razão pólen/óvulo.

A expressão sexual em plantas, tradicionalmente, tem sido classificada de maneira qualitativa de acordo com a variação morfológica das flores entre os indivíduos. Desde que o aspecto da importância da expressão sexual para estudos evolutivos envolva contribuições genéticas reais feitas por diferentes indivíduos, as simples categorias morfológicas frequentemente não são suficientes para refletir a situação real. Plantas que aparentemente são hermafroditas podem estar funcionando como masculinas ou femininas (WYATT, 1983).

Muitas espécies comumente produzem um número muito maior de flores do que de frutos maduros. Estas espécies regularmente abortam flores e frutos imaturos (STEPHENSON, 1981). Algumas hipóteses foram feitas para explicar a produção deste grande número de flores. Muitas dessas flores podem ser consideradas apenas como doadoras de pólen e como atrativos para polinizadores.

1.4 Objetivos

Este trabalho tem como objetivo estudar diversos aspectos da biologia da reprodução em três espécies do gênero Helicteres. Para tanto, fizemos uma análise das características morfológicas florais relacionadas à síndrome da polinização de cada espécie ao seu polinizador, destacando a importância dessas características na eficiência do mecanismo de polinização. Verificamos a concentração de açúcar e o volume do néctar da flor de cada espécie. Identificamos algumas espécies de polinizador de H. brevispira e H. sacarolha e discutimos seus padrões de forrageamento e a importância destes no sistema reprodutivo da espécie. Apresentamos, ainda, a taxa de compatibilidade, taxa de aborto e razão pólen/óvulo, e observamos o crescimento do tubo polínico no interior do gineceu.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Caracterização da Área.

Os trabalhos de campo foram realizados durante o período de setembro de 1985 a março de 1988, para H. brevispira e H. ovata, e de janeiro de 1986 a março de 1988, para H. sacarolha. Estes trabalhos foram desenvolvidos nos seguintes locais:

H. ovata - Reserva Municipal de Santa Genebra, Município de Campinas, S.P.

H. brevispira - Estação Ecológica do Município de Mogi-Guaçu, S.P.

H. sacarolha - Reserva Biológica do Município de Mogi-Guaçu, S.P.

A Reserva Municipal Santa Genebra, é de um trecho de mata perenifolia latifoliolada bastante alterada, que ocorre dentro da Fazenda Santa Genebra no Município de Campinas (22°49' S, 47°06' O), e atualmente, é quase que totalmente cercada por cultura de cana de açúcar. A população estudada de H. ovata ocorre às margens de uma área que se encontra em estágio intermediário de sucessão secundária.

A Estação Ecológica do Município de Mogi-Guaçu é parte de um trecho de mata ciliar do rio Mogi-Guaçu e um trecho de cerrado bastante alterado que cresce sob uma plantação de eucalipto abandonada. Esta área pertence a uma Fazenda Experimental do Instituto Florestal de São Paulo (Fazenda Campininha) (22°18' S, 47°13' O). Alguns indivíduos da população estudada de H. brevispira ocorrem na beira da mata ciliar e outros sob o eucaliptal.

A Reserva Biológica do Município de Mogi-Guaçú é uma área de cerrado pertencente ao Instituto de Botânica de São Paulo. Localiza-se, também, dentro da Fazenda Campininha, e a população de H. sacarolha estudada ocorre numa área de cerrado aberto.

Estas três áreas estão sob o mesmo regime climático, ou seja, Cwa de KOEPPEN (1948), que significa clima tropical com inverno seco e verão quente e chuvoso.

Os dados meteorológicos das normais de chuvas e temperaturas, utilizados na elaboração do climatograma da área da Estação Ecológica e da Reserva Biológica de Mogi-Guaçú, foram obtidos na estação meteorológica da Fazenda Experimental do Instituto Florestal de São Paulo em Mogi-Guaçú. Para a Reserva municipal de Santa Genebra, os dados foram obtidos na Estação Meteorológica da Seção de Climatologia Agrícola do Instituto Agrônomo de Campinas.

2.2 Fenologia

Fizemos estudos fenológicos durante os meses de março de 1987 a fevereiro de 1988, através de observações quinzenais de 31, 22 e 26 indivíduos, respectivamente, das populações de H. brevispira, H. ovata e H. sacarolha. Utilizamos o método quantitativo de FOURNIER (1974), que estima a intensidade de cada fase durante o ano, e que consiste basicamente da seguinte escala:

- 0.....ausência da característica
- 1.....presença da característica com limites de 1 - 20%
- 2.....presença da característica com limites de 21 - 40%
- 3.....presença da característica com limites de 41 - 60%

- 4.....presença da característica com limites de 61 - 80%
- 5.....presença da característica com limites de 81 -100%

As porcentagens de ocorrência de todas as fenofases para cada indivíduo das três espécies foram obtidas através de estimativas visuais.

As fenofases acompanhadas foram as seguintes:

- brotamento: aparecimento dos primórdios foliares.
- folhas desenvolvidas: aquelas com tamanho e coloração características da espécie.
- floração dividida em duas sub-fases:
 - .botão: do início de seu desenvolvimento até a véspera de sua abertura.
 - .flor em antese: flores receptivas à polinização.

2.3. Biologia da Polinização.

Para as três espécies em estudo observamos os horários e seqüências da abertura floral e as características das flores durante a antese, tais como, disposição dos elementos florais, cor, odor e as variações dessas características durante a antese e a senescência da flor.

Medimos também o volume e concentração de açúcar do néctar de 20 flores de 10 indivíduos (duas flores por indivíduo) de cada espécie. A coleta do néctar procedeu em flores previamente ensacadas, que eram utilizadas nos testes de polinização controlada. Estas medidas foram tomadas durante a manhã (entre 0800 e 1100h) para H. brevispira e H. sacarolha e bem cedo da manhã (entre 0500

em 0700h) para H. ovata. O volume foi medido com uma microseringa (50 μ l) "Hamilton" e a concentração de açúcar foi medida com um refratômetro de bolso "Atago" tipo "N1" (0-32%).

Para H. brevispira e H. sacarolha, registramos os tipos de animais visitantes, seus comportamentos de visita e forrageamento, e na medida do possível, suas adaptabilidades para a polinização.

2.4. Sistema de Reprodução.

Teste de Polinização Controlada.

Realizamos os experimentos de polinização controlada diretamente no campo e utilizamos 31, 22 e 41 indivíduos, respectivamente, das populações de H. brevispira, H. ovata e H. sacarolha. Empregamos botões que se abririam no dia seguinte. Estes foram cobertos individualmente com saco de papel impermeável, ficando, desta forma, protegidos contra visitantes. No dia seguinte ao ensacamento dos botões, realizamos os seguintes tipos de polinização:

- a) Auto-polinização - grãos de pólen de uma mesma flor foram transferidos para o seu estigma;
- b) Polinização cruzada - grãos de pólen de uma flor foram transferidos para o estigma da flor de outro indivíduo;
- c) Controle - botões foram ensacados sem polinização manual.

Taxa de Aborto.

A taxa de aborto, para as três espécies, foi obtida através dos resultados dos testes de polinização controlada. Para as três espécies obtivemos as taxas do início da frutificação até a maturação dos frutos.

Razão Polen/óvulo.

Estimamos o número de grãos de pólen e contamos os óvulos de três flores de cinco indivíduos de cada espécie estudada, totalizando 15 flores por espécie.

A razão pólen/óvulo foi determinada dividindo o número de grãos de pólen estimado por flor pelo número de óvulos contados por flor. O número de grãos de pólen foi estimado utilizando a câmara de "Neubauer". Os grãos de pólen foram suspensos em 1 ml de uma solução de ácido láctico e glicerina (3:1), utilizada por LLOYD (1972), e que oferece uma suspensão bem homogênea. Duas amostras foram coletadas na lâmina para contagem. Contamos o número de grãos de pólen nos dez sub-campos existentes da lâmina e através dos cálculos apropriados (MAEDA, 1985) estimamos o número de grãos de pólen por flor.

Contamos o número de óvulos nos ovários das mesmas flores usadas para a contagem dos grãos de pólen.

3. RESULTADOS E DISCUSSÕES

3.1 Descrição do Gênero Helicteres L., Sp. Pl.: 963. 1753 (apud COSTA, 1981).

Hábito arbustivo a arbóreo. Folhas simples, pecioladas e pilosas. Inflorescência em dicásio terminal, axilar ou ambos. Flores hermafroditas, pediceladas, zigomorfas ou actinomorfas; cálice tubuloso, reto ou geniculado na base, 5-laciniado, raro 2-4, bilabiado ou não. Pétalas 5, unguiculadas, iguais ou desiguais, unha alada. Androginóforo longo, reto ou encurvado. Estames 6, 8, 10 ou mais; filetes conados aos pares na base; estaminódios 5, petalóides, alternos aos estames férteis. Ovário 5-locular, muitos óvulos por lóculo, 5 estiletos livres ou unidos, retos ou torcidos; estigmas agudos ou truncados. Frutos secos torcidos, raro retos.

3.2 Helicteres brevispira St. Hil.

A população em estudo, com cerca de 60 indivíduos adultos distribuídos de forma agrupada na comunidade, ocorre na Estação Ecológica de Mogi-Guaçu, na beira de uma mata ciliar perturbada, no sub-bosque de um eucaliptal abandonado. Em áreas não perturbadas, esta espécie ocorre em beira de mata ciliar transição para o cerrado.

3.2.1. Caracterização da planta

Arbustos ou arvoretas com 1 a 5 m, geralmente ca. 4 m de altura; com folhas simples, pecioladas, ovadas, elípticas ou circu-

lares, e com pelos estrelados densamente dispostos na face inferior e esparsamente dispostos na face superior. As inflorescências são compostas por 2-5 dicásios, modificados e abreviados com duas flores cada, formando sub-fascículos axilares, distribuídos ao longo de quase todo o ramo, que devido a caducifolia, simulam um cacho de fascículo terminal. As flores (Fig. 1a) variam em comprimento de 8,5 a 9,0cm, são zigomorfas, pediceladas e pândulas; com dois nectários extra-florais na base. O cálice é tubuloso campanulado e geniculado na base, esverdeado, com tricomas estrelados na face externa e, na base da face interna presença de tricomas capitados, densamente dispostos, formando o nectário floral. As pétalas são amarelas com mancha vermelha próxima a fauce da corola e reflexas na antese, tornando-se gradualmente totalmente vermelhas e voltadas para a frente a medida que progride a senescência (ver capítulo 3.2.3.2), são unguiculadas, com alas franjadas na extremidade distal das unhas (Fig. 1c). O androginóforo é longo, reto ou ligeiramente curvo, com cerca de 7,0 a 7,5 cm de comprimento; no seu ápice estão dez estames, com conectivos alargados e anteras transversas contendo pólen branco e pouco pegajoso (em relação aos das outras duas espécies em estudo), e um ovário de 5 carpelos ventralmente coerentes, com ca. de 16-23 óvulos por lóculo. Os cinco estiletes são unidos e geniculados. Os estigmas são 5-lobados quando receptivos, tornando-se posteriormente punctados. Os frutos são torcidos e pubérulos.

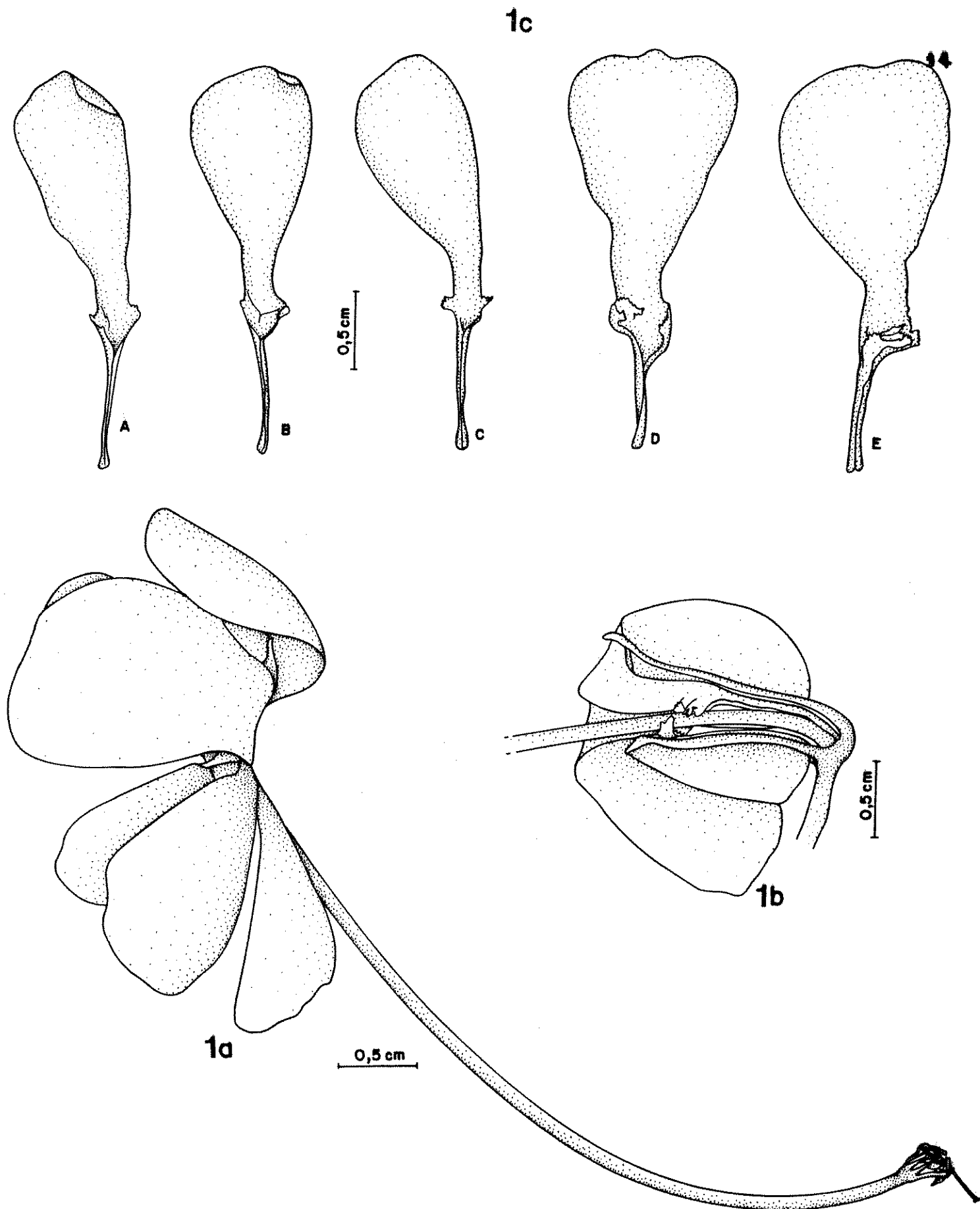


Fig. 1) Flor de *H. brevispira*; 1a) Aspecto da flor em antese; 1b) Corte longitudinal da região basal da flor; 1c) Pétalas unguiculadas com alas franjadas, sendo A, B e C as pétalas inferiores, e D e E as superiores.

Comentários:

A zigomorfia das flores se deve a certas características do androginóforo e das pétalas. O androginóforo é reto ou ligeiramente curvo na sua porção distal (Fig. 1a); na porção proximal, ainda no interior do tubo, ele está deslocado para o lado inferior do cálice, saindo mais próximo das três pétalas inferiores (Fig. 1b). As duas pétalas superiores são mais largas e possuem alas maiores que as pétalas inferiores (Fig. 1c).

3.2.2 Fenologia

H. brevispira apresentou uma alta produção de botões de março a setembro de 1987, diminuindo bruscamente em outubro e permanecendo baixa até fevereiro de 1988. (Fig. 2c).

Em 1987, a maioria dos botões desta espécie foi produzida entre os meses de março a maio e estes permaneceram em dormência durante o inverno até o mês de setembro quando ocorreu a antese (Fig. 2d). Desta forma, os meses de alta produção de botões coincidiram com os meses em que a população apresentou um alto número de folhas (Fig. 2b), e os meses de dormência e de antese coincidiram com a alta queda de folhas (Fig. 2c e 2b). É possível que esta grande produção de botões, meses antes do período de antese, seja devida ao aproveitamento da presença de uma grande quantidade de folhas nos indivíduos e das condições climáticas favoráveis que, presumivelmente, são fatores importantes para a produção de recursos para a reprodução das plantas.

O período de antese das flores ocorreu nos meses de setembro e outubro, com um pico alto em setembro (Fig. 2d), quando as plantas apresentaram flores em quase todos os seus ramos, poucas

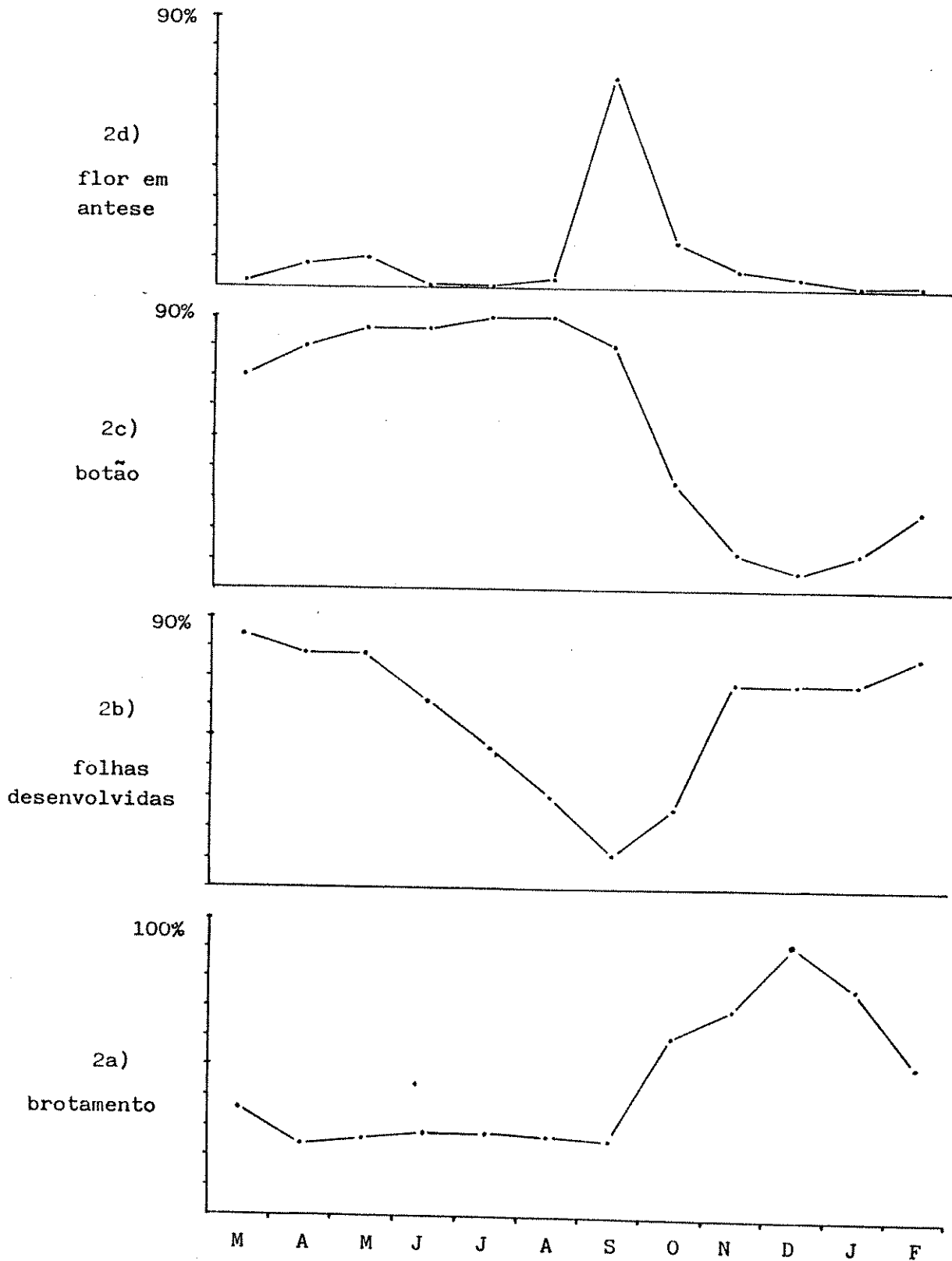


Fig. 2) Fenograma de *H. brevispira*, Estação Ecológica do Município de Mogi-Guaçu, SP, durante o período de março de 1987 a fevereiro de 1988.

folhas velhas e algumas ainda jovens na base das inflorescências. No início deste período, podemos encontrar em um ramo, inflorescência em diferentes fases de desenvolvimento e, em uma inflorescência, flores em vários estádios.

O início da floração em setembro coincidiu com a chegada das primeiras chuvas da primavera (Fig. 3), com o aumento de temperatura mínima e média (Fig. 4) e do fotoperíodo (Tabela 1), o que sugere que todos ou algum destes fatores podem ser considerados como indutores da antese.

ALVIM (1964) e LONGMANN & JENIK (1974) acreditam que a floração e o brotamento não acontecem juntos, para a maioria das espécies arbóreas das regiões tropicais. Isto porque, a formação de botões, a antese e a produção de folhas novas exigem um grande gasto de energia, nutrientes e hormônios. Comparando as figuras 2a, 2c e 2d, podemos observar que a produção de brotos é pequena de março a setembro, quando a produção ou a presença de botões nas plantas é grande, e no mês de outubro o número de brotos começa a aumentar, justamente quando a produção de botões e flores diminui.

Nos meses de abril a maio, ocorreu pequeno número de flores em antese, devido, provavelmente, às condições climáticas desses meses que são semelhantes às de setembro. É possível, que esta antese extemporânea não tenha sido tão intensa como a de setembro devido a presença de folhas nos ramos e/ou a falta de um período anterior de estresse hídrico. Segundo JANZEN (1967), um período de seca seguido das primeiras chuvas é um fator importante na indução da floração de muitas espécies.

GENTRY (1974), com base na fenologia de floração das Bignoniaceae do Panamá e Costa Rica, agrupou as espécies em cinco

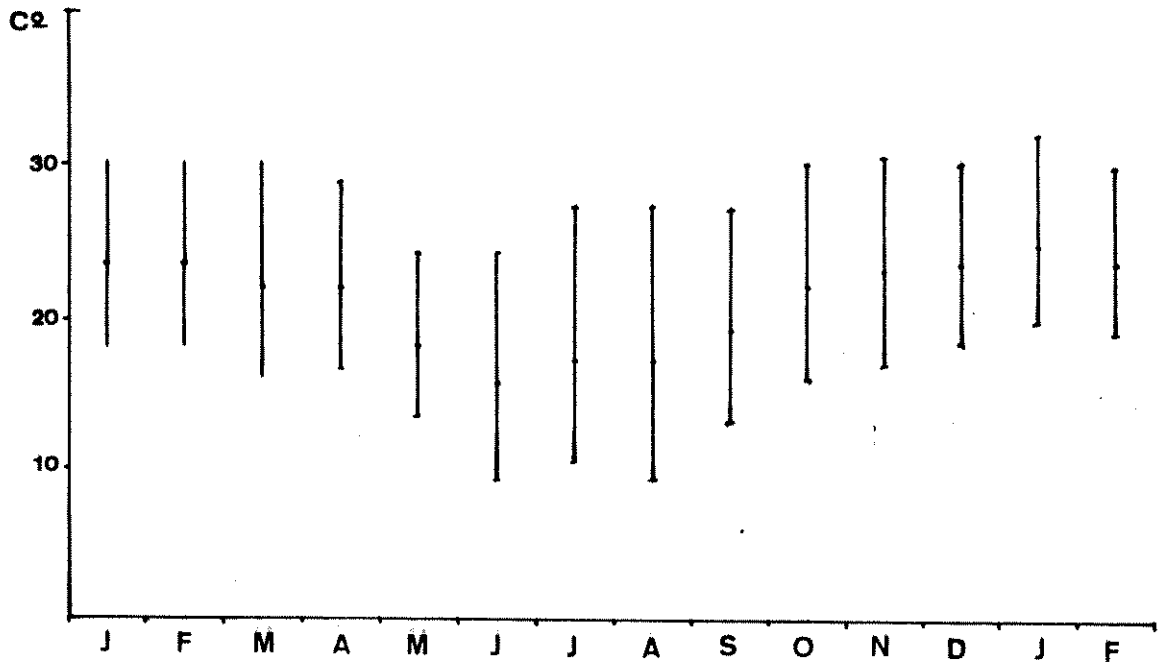


Fig. 4) Temperatura mensais médias, máximas e mínimas, durante o período de janeiro de 1987 a fevereiro de 1988. Fonte: Estação Meteorológica da Fazenda Campininha, Instituto Florestal, Mogi-Guaçú, SP.

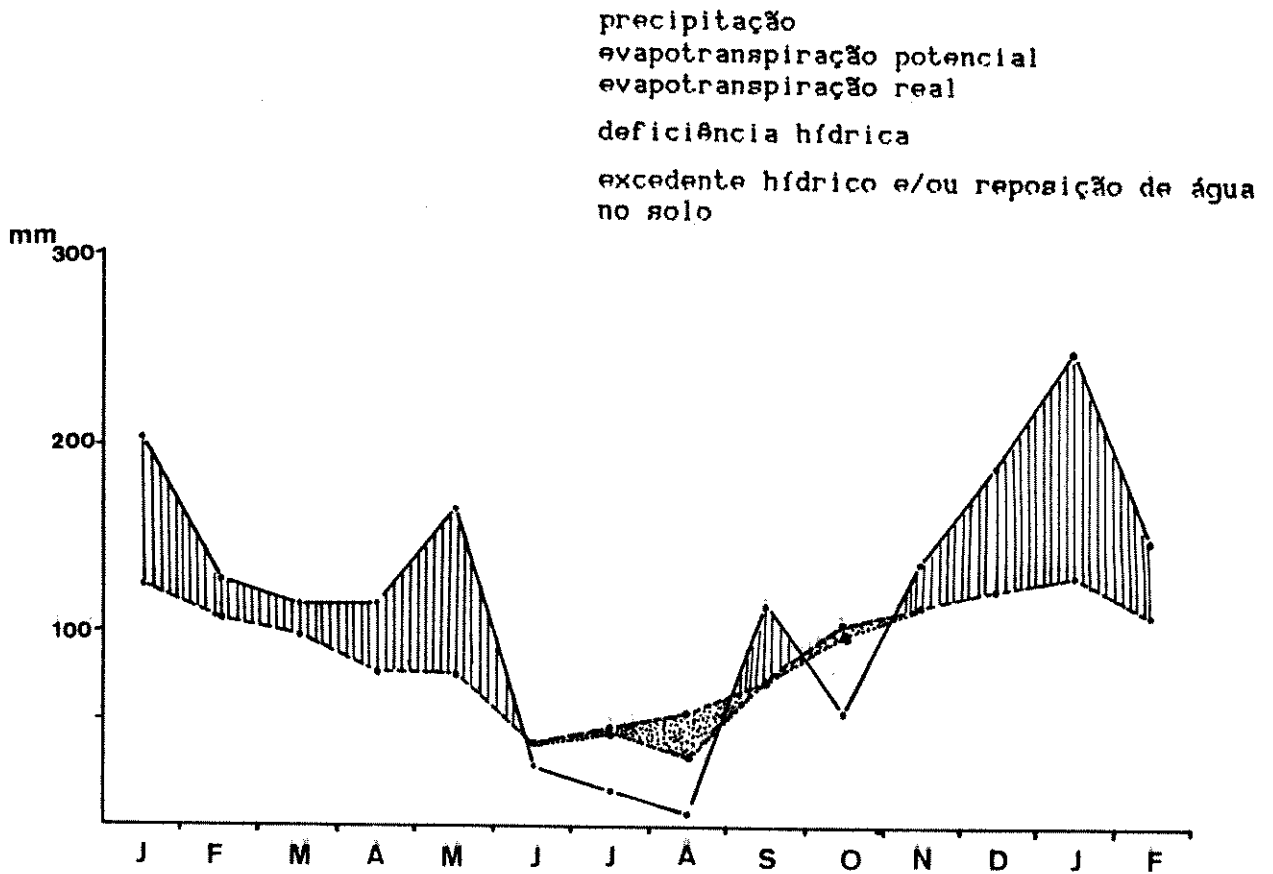


Fig. 3) Climatograma da Estação Meteorológica de Fazenda Experimental do Instituto Florestal de São Paulo, Município de Mogi-Guaçú, SP, no período de janeiro de 1987 a fevereiro de 1988.

Tabela I - Comprimento do dia para a região de Campinas e Mogi-Guaçu (OMETTO, 1981).

| meses | comprimento do dia (horas) |
|-----------|----------------------------|
| janeiro | 13,35 |
| fevereiro | 13,04 |
| março | 12,22 |
| abril | 10,38 |
| maio | 10,58 |
| junho | 10,36 |
| julho | 11,44 |
| agosto | 11,17 |
| setembro | 11,56 |
| outubro | 12,42 |
| novembro | 13,19 |
| dezembro | 13,40 |

padrões de floração. O padrão de floração de H. brevispira se assemelha ao tipo "cornúpia", pois produz um grande número de flores somente durante algumas semanas. Segundo GENTRY (op.cit), este tipo de floração pode atrair vários tipos de polinizadores entre abelhas, borboletas, mariposas e beija-flores.

3.2.3. Biologia da Polinização.

As flores de H. brevispira, como as de outras espécies de Helicteres estudadas neste trabalho, são efêmeras, durando apenas um ou raramente dois dias.

Os botões começam a abrir entre 1500 e 1600h e terminam o processo de abertura durante a noite, porém a abertura das anteras e a produção do néctar só ocorrem no início da manhã. A sequência da abertura da flor é a seguinte:

- 1) Um botão que vai iniciar seu processo de abertura entre 1500 ou 1600h já tem nas primeiras horas da manhã a extremidade distal do cálice rompido. Nesta fase o androginóforo apresenta-se muito curto (ca. de 2,0 cm) e as pétalas fortemente imbricadas e torcidas.

- 2) Durante toda a manhã e algumas horas da tarde (ca. de 0800 às 1500h), o androginóforo aumenta gradualmente em comprimento (até ca. de 2,5 cm) e as pétalas vão se desenrolando e se expandindo.

- 3) Entre 1500 e 1600h, a flor começa a abrir. Primeiramente, as pétalas inferiores se afastam umas das outras e vão se tornando patentes. No final de tarde, o comprimento do androginóforo já ultrapassa o comprimento das pétalas, expondo o estigma e as anteras ainda fechadas.

4) Durante a noite o androginóforo desenvolve-se completamente e as pétalas curvam-se para trás. Entre 0700 e 0800h da manhã seguinte, as anteras se abrem e expõem os grãos de pólen e inicia-se a produção de néctar.

As condições climáticas influem no horário de antese das flores. Em dias mais curtos, com temperaturas mais baixas, quando o microclima local apresenta-se mais úmido durante a manhã (devido ao orvalho), as anteras abrem-se somente após cerca de 0830h. Em dias mais longos, com temperaturas mais altas, diminuindo a umidade logo nas primeiras horas da manhã, as anteras se abrem por volta das 0630h. O horário da abertura das pétalas e o desenvolvimento do androginóforo também variam conforme a época do ano e as condições climáticas do dia.

Durante a fase atrativa da flor, nas primeiras horas do dia, as pétalas são de cor amarela, com uma mancha vermelha próxima às alas e fortemente reflexas (Fig. 5a). Aparentemente durante toda esta fase, há produção de néctar, ficando este acumulado na base do tubo do cálice. Os estigmas lobados estão túrgidos e receptivos, e pode ser observada uma grande quantidade de grãos de pólen nas anteras.

3.2.3.1. Mudanças Florais e Senescência.

Com o passar do dia, a cor e a posição das pétalas das flores de H. brevispira se alteram. A partir do meio dia, as pétalas vão se tornando alaranjadas e menos encurvadas. No final do dia, elas já apresentam um tom alaranjado mais escuro e começam a se voltar em direção a parte distal da flor. Na manhã do dia seguinte, elas se tornam totalmente avermelhadas e estão voltadas para

5a



JAN 89

5b



FEV 89

Fig. 5) Flores de *H. brevispira*; 5a) Flores em fase receptiva, com pétalas amarelas e reflexas; 5b) Flor após as mudanças florais, com as pétalas vermelhas e voltadas para a frente.

a parte distal da flor (Fig. 5b).

As flores na população de H. brevispira não mudam de cor sincronicamente, algumas começam a mudar por volta das 1200H, outras permanecem amarelas até o período da tarde. A maioria das flores permanece amarela por cerca de cinco a oito horas, e alaranjadas até a madrugada ou a manhã do dia seguinte. Observamos que as flores alaranjadas contêm pouco ou nenhum néctar, apresentam quantidade muito pequena de grãos de pólen e os estigmas começam a perder a turgescência. As vermelhas, não possuem néctar e pólen, e seus estigmas se encontram murchos e escuros, sugerindo o término da viabilidade da flor. As pétalas vermelhas permanecem na flor com uma certa turgescência durante 1 ou 2 dias, quando aos poucos, vão se tornando murchas, caindo posteriormente.

Mudanças florais desta natureza já foram registradas em outras espécies, tais como, Malvaviscus arboreus (GOTTSBERGER, 1971), Combretum farinosum (SCHEMSKE, 1980), Lantana camara (Barrows, 1976 apud GORI, 1983) e outras.

Segundo GORI (op.cit.), existem três padrões temporais de mudança floral (Fig. 6):

1) Senescência simples: mudanças em todas as características ocorrem sincronicamente no final do período da vida da flor;

2) Induzida por polinizador: mudanças em um número limitado de características florais ocorrem rapidamente, seguidas da polinização. O momento da ocorrência deste evento e, portanto, as mudanças subsequentes são variáveis. Após as mudanças, as flores são retidas na planta até ocorrer a senescência simples;

3) Não induzida pela polinização: mudanças em um número limitado de características ocorrem após um período fixo de tempo, podendo corresponder ao término da viabilidade floral (recepti-

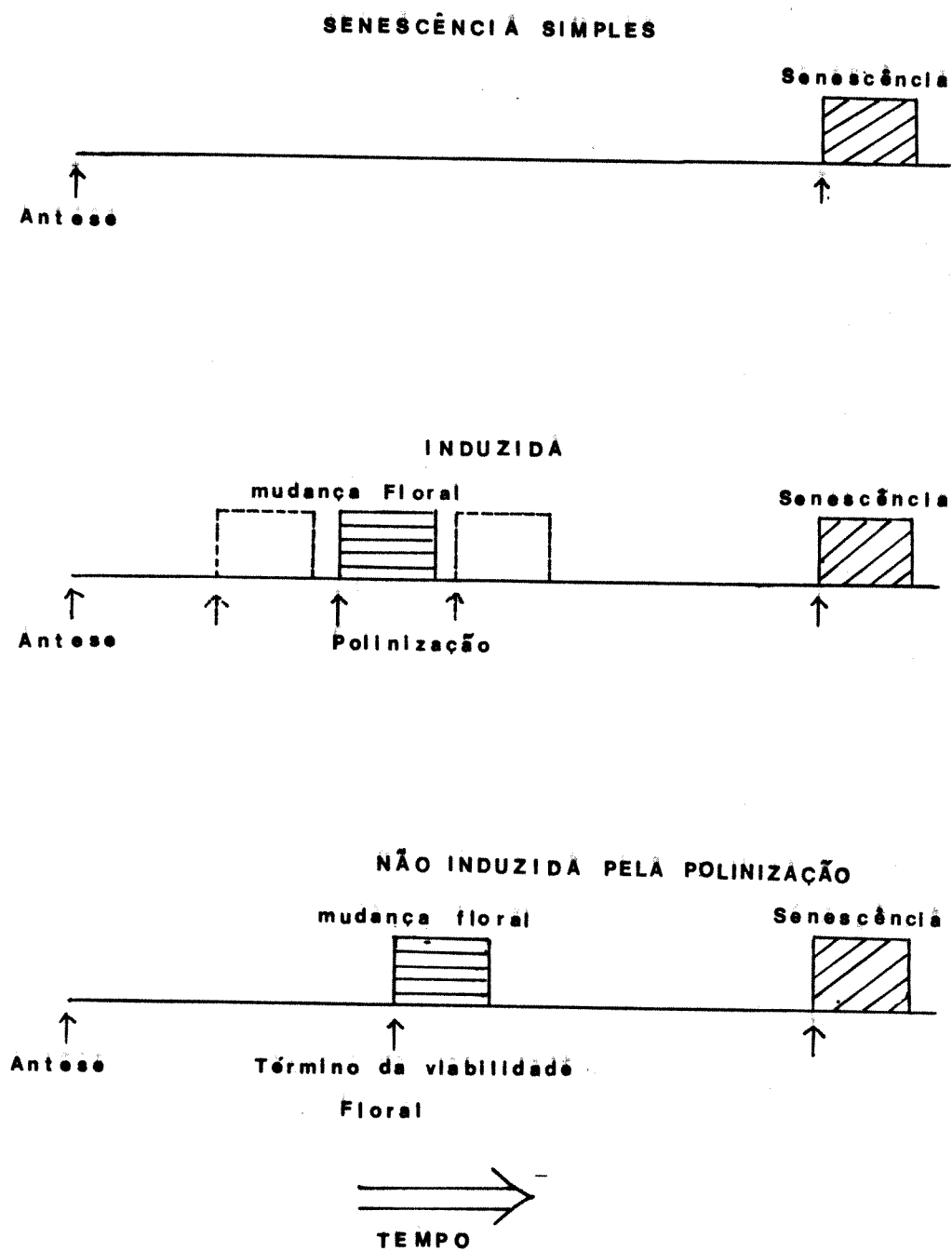


Fig. 6) Padrões temporais de mudança floral segundo GORI (1983).

vidade do estigma ou viabilidade do pólen). As flores modificadas são retidas na planta até sua senescência simples.

Em H. breviflora não ocorre senescência simples, pois suas flores murcham totalmente somente dois dias após as mudanças florais. Dessa forma, as mudanças podem ser induzidas ou pela polinização ou pelo término da viabilidade floral, ou por ambos.

Observamos que as flores que são visitadas várias vezes pelos polinizadores começam a alterar sua coloração antes das não visitadas ou daquelas pouco visitadas. Como já foi mencionado, nesta espécie não há uma sincronia na ocorrência de mudanças nas características florais, mas um período de cinco a oito horas é necessário para que todas as flores da população apresentem mudanças. Assim, este período pode significar o tempo que os polinizadores levam para visitar várias vezes as flores da população, polinizando e induzindo as mudanças florais. Porém, as flores que não são polinizadas efetivamente permanecem amarelas e viáveis (com pólen, néctar e estigmas túrgidos) até a manhã do dia seguinte (Fig. 7), quando iniciam suas mudanças, ou por terem sido polinizadas, neste segundo dia, ou pela perda de sua viabilidade.

Desta forma, em flores do primeiro dia, as mudanças são induzidas pela polinização e, em flores de segundo dia, as mudanças podem tanto ser induzidas pela polinização, como pela perda da viabilidade floral.

Embora seja possível considerar que essas mudanças florais representem, meramente, uma forma padrão no processo de senescência das flores, os estudos feitos com outras espécies que apresentam semelhantes padrões de mudanças florais sugerem que estas



Fig. 7) Flores de H. brevispira no segundo dia da abertura floral.

possam ter considerável significado adaptativo. O principal e mais perceptível fator que demonstra esta adaptação é a visita discriminada dos polinizadores somente às flores que não sofreram, ainda, tais mudanças. Este fato ocorre certamente em H. brevispira, pois os beija-flores visitam preferencialmente as flores com pétalas amarelas, produzem néctar, e que estão viáveis e, possivelmente, ainda não polinizadas; raramente visitam as alaranjadas, que ainda possuem um pouco de néctar, mas nunca chegam a visitar as vermelhas, que já não possuem néctar e inviáveis.

Com isto, deve haver um aumento na eficiência de forrageamento dos beija-flores, mantendo a constância do polinizador, um aumento na eficiência de polinização.

GORI (op.cit.) apresenta três hipóteses para explicar a evolução da mudança floral em certas espécies, através de pressão de seleção.

1) Interferência da polinização: aumento da produção de sementes devido à redução do superfluxo de visitas dos polinizadores. Em certas espécies, visitas adicionais podem deslocar mais grãos de pólen não germinados do estigma do que depositar, e mesmo, às vezes, substituir o pólen proveniente de outro indivíduo (polinização cruzada) por pólen daquela planta que está sendo visitada (auto-polinização), ou causar danos físicos às estruturas reprodutivas. Nestes casos, a seleção natural favoreceria plantas que tornam suas flores já polinizadas inconspícuas, inatrativas, ou inacessíveis aos visitantes. Muitas espécies de flores que exibem mudanças, possuem delicados mecanismos de polinização que podem ser facilmente danificados por visitantes extras, ou mecanismos que requerem a colocação precisa do pólen no estigma onde visitas adicionais podem deslocar o pólen não germinado.

2) Eficiência no forrageamento do polinizador: o aumento na aptidão da planta devido ao aumento do tempo de permanência (número de flores visitadas) na planta. Esta hipótese focaliza a mudança floral como um sinal que avisa a localização de flores com recompensa e, assim, maximiza o tempo que o polinizador permanece na planta. Plantas que possuem estes sinais permitem que os polinizadores visitem exclusivamente flores potencialmente com recompensas, resultando em uma alta taxa de recursos adquiridos. Em plantas sem este sinal, o polinizador perderá mais tempo para obter o mesmo recurso. Como consequência, o polinizador tenderá a visitar com maior frequência plantas com este sinal, aumentando a produção de semente das mesmas, e a doação de grãos de pólen viáveis;

3) Eficiência da polinização: aumento na aptidão da planta, devido a restrição do polinizador às flores viáveis e receptivas, evita o desperdício do pólen novo em flores já polinizadas ou não receptivas e a coleta de pólen inviável pelo polinizador.

Estas três hipóteses não são mutuamente exclusivas e GORI (op.cit.) propõe experimentos para testá-las.

Embora estas hipóteses não tenham sido testadas para H. brevispira, existem evidências de que as três possam ser aplicadas para explicar a ocorrência da mudança floral desta espécie. É provável que as mudanças florais em H. brevispira ocorram permitindo a fácil localização, pelo beija-flor, das flores viáveis e com recompensa, maximizando seu forrageamento, aumentando a eficiência da polinização e as chances das flores serem polinizadas. Além disso, diminui o desperdício de pólen em flores já polinizadas e a possibilidade de haver deslocamento de grãos de pólen não germinados de seus estigmas. E ainda, diminui as chances de auto-

polinização ou a substituição de pólen proveniente de outros indivíduos ("cross-pollen") por pólen daquela planta que está sendo visitada ("self-pollen"). É provável, também, que as flores de pétalas vermelhas em conjunto numa inflorescência ou num indivíduo sirvam como atrativo a longa distância aos beija-flores; o que explica a vantagem de se manter as flores com pétalas vermelhas durante mais um ou dois dias antes de sua senescência normal e abscisão.

A mudança floral pode estar relacionada também ao tipo de comportamento do polinizador, como será explicado mais adiante.

3.2.3.2 Síndrome, Visitantes e Polinizadores

As flores de H. brevispira são visitadas com frequência por beija-flores, borboletas, abelhas e vespas. Os polinizadores potencialmente efetivos são os beija-flores, pois somente estes tocam as anteras e os estigmas quando buscam néctar (Fig. 8a), já que nas flores os órgãos sexuais dessas estão afastados do néctario, devido a presença de um longo androginóforo, e desses visitantes somente os beija-flores são grandes o suficiente para tocar os órgãos sexuais enquanto libam o néctar.

Os beija-flores necessitam uma grande quantidade de energia para sobreviver e, então, forrageiam de maneira a otimizar seu consumo de energia, sendo bastante sensíveis às variações dos recursos florais (WEBB & BAWA, 1983). Como já apresentamos anteriormente, em H. brevispira as variações dos recursos florais acompanham modificações nas características da flor. Entre os visitantes desta espécie, foi constatado que somente os beija-flores conseguem distinguir estas mudanças, pois visitam apenas as

flores com pétalas amarelas e, com menor frequência, as laranjas que são as que contém néctar. Borboletas, abelhas e vespas visitam indiscriminadamente flores amarelas, alaranjadas e vermelhas.

As flores de H. brevispira possuem diversas características associadas à síndrome da ornitofilia, definido por FAEGRI & van der PIJL (1976), tais como, flores pendentes e de cores vivas, corola com margem curvada para trás, apresentando em sua base alas franjadas, néctar abundante, nectários distantes dos órgãos sexuais e ausência de odor. Diversos desses atributos também caracterizam a síndrome da psicofilia, com exceção dos seguintes: flores em posição pendente, ausência de odor e anteras fixas.

As flores pendentes com as pétalas voltadas para trás facilitam a visita do beija-flor, pois como este paira diante delas durante a visita. As flores ornitófilas não produzem odores, tal característica se associa ao fato dos beija-flores possuírem olfato pouco desenvolvidos (FAEGRI & van der PIJL, 1976).

As alas das pétalas das flores de H. brevispira se dispõem ao redor do androginóforo de tal maneira a formar uma barreira (Fig. 1b), que deve impedir que o néctar se escorra, já que estas são pendentes; e o protege também contra o dessecamento. Além disso, deve prevenir a entrada de pilhadores ou de água para o interior do tubo do cálice.

As anteras das flores de H. brevispira são transversas e ficam muito próximas umas das outras, o que pode favorecer a deposição do pólen em partes restritas do corpo do polinizador. Isto representa uma vantagem para as plantas que possuem polinizadores de grande superfície corporal, e que possuem região estigmática pequena. Evita-se, desta forma, o desperdício de pólen, caso a deposição se efetuasse em partes do corpo que não tocam os estig-

mas durante a visita [(Heithaus et al., 1974; Sazima & Sazima, 1978; Heithaus, 1982) apud GRIBEL, 1986].

O fato do estilete ser mais longo que os filetes e a sua posição ortogonal em relação ao ovário (Fig. 1a), provavelmente dificulta a auto-polinização nesta espécie; pois esta característica aumenta a distância entre os elementos masculinos e femininos da flor, posicionando-os de maneira a não atingir a mesma região do corpo do polinizador no momento em está em contato com esses órgãos.

Em cada flor desta espécie, encontramos um volume de néctar que variava de cerca de 11-23 μ l ($X=14,7\mu$ l), com concentração de açúcares entre 16,5-20% ($X=17,9\%$). Este volume de néctar está próximo ao de outras espécies ornitófilas (principalmente Helicteres quazumaefolia e Aphelandra deppeana) apresentados por OPLER (1983) (Tabela II), assim como a concentração de açúcares está dentro da variação (13 a 40%) apresentada por Percival (1965 apud VOGEL, 1983).

As espécies de beija-flores visitantes observadas em H. brevispira foram quatro: Clorostilbon aureoventris (Fig. 8a), Amazilia lactea (Fig. 9a e b), Lophornis chalybea (Fig. 8c) e Phaetornis petrei. As duas primeiras espécies foram as mais frequentemente vistas em visita à H. brevispira. Outras espécies de beija-flor observadas na área de estudo como Colibri serrirostris e Hylocharis chrysura, foram identificadas no local pelo Prof. W. R. Silva. Estas espécies podem ser as que havíamos observado em raras visitas às flores de H. brevispira.

TABELA II - Volume de néctar (μ l) de flores de espécies
ornitófilas (OPLER, 1983).

| ESPÉCIE | VOLUME MÁXIMO DE NÉCTAR (μ l) POR FLOR |
|---------------------------------|---|
| <u>Quassia amara</u> | 56,0 |
| <u>Malvaviscus arboreus</u> | 39,0 |
| <u>Combretum farinifolium</u> | 28,1 |
| <u>Caesalpinia conazatti</u> | 26,6 |
| <u>Helicteres quazumaefolia</u> | 16,6 |
| <u>Aphelandra deppeana</u> | 10,0 |
| <u>Strutanthus oerstedii</u> | 4,1 |
| <u>Ruellia inundata</u> | 1,8 |
| <u>Russelia sarmentosa</u> | 1,6 |
| <u>Quamoclit coccinia</u> | 0,5 |
| <u>Hamelia patens</u> | 0,5 |



8a)



8b)

Fig. 8) Beija-flores que visitam flores de H. brevispira. 8a) Chlorostilbon aureoventris, tocando anteras e estigmas com a cauda. 8b) Lophornis chalybea é menor que o androginóforo.



9a)



9b)

Fig. 9) Beija-flores que visitam H. brevvispira. 9a) Amazilia lactea, com uma das patas apoiada no andrógino. 9b) Amazilia lactea pairando de frente e um pouco abaixo da flor.

Comportamento dos visitantes e dispersão do pólen

O comportamento de visita à flor é semelhante nas quatro espécies de beija-flores. Durante a visita, o pássaro paira rapidamente defronte e um pouco abaixo da flor (Fig. 9b), introduzindo o bico entre as alas das pétalas até atingir o néctar na base do cálice (Fig. 9a). Nesta ocasião, observamos que das quatro espécies visitantes, C. aureoventris fêmea é a mais eficiente, pois contata o estigma e as anteras com sua cauda (Fig. 8a). Entretanto, verificamos que este contato é raro quando da visita de C. aureoventris macho, em virtude do androgínóforo se posicionar lateralmente ao corpo do pássaro na maioria das visitas.

As outras três espécies visitantes, provavelmente, também não são polinizadores eficientes. A. lactea, geralmente, apoia-se com uma das patas no androgínóforo (Fig. 9a) durante sua visita, afastando as anteras e o estigma de seu corpo, dificultando a polinização. Contudo, nas visitas em que A. lactea não se apoia no androgínóforo, os órgãos sexuais da flor atingem seu abdômen. P. pretrei toca com seu abdômen nas anteras e estigmas, contudo, raramente visita as flores de H. brevispira. Durante as raras visitas de L. chalybea às flores de H. brevispira, constatamos que devido ao seu pequeno tamanho, ele não chega a atingir os órgãos sexuais da flor (Fig. 8b), tratando-se, possivelmente, de um "ladrão" de néctar.

C. aureoventris e A. lactea ao forragear em H. brevispira, apresentam padrão de comportamento territorialista. Contudo, não sabemos se durante a floração há períodos distintos, nos quais uma ou outra espécie domina a maioria dos territórios, ou se a espécie dominante pode mudar de um dia para o outro.

Fluxo de Pólen

A restrição à troca de pólen de uma planta para outras numa população está diretamente correlacionada com a distância do voo do polinizador (LEVIN, 1979). Desta forma, os beija-flores podem ser considerados como bons dispersores de pólen, pois são capazes de voar a distâncias relativamente longas. No entanto, a distância do voo, além de estar relacionada à espécie do polinizador, depende também do padrão de forrageamento do mesmo (LEVIN, 1979).

Segundo FEINSINGER & COLWELL (1978), a distribuição dos recursos no espaço interfere no comportamento de forrageamento dos beija-flores. Desta forma, flores distribuídas de maneira suficientemente agrupada para manter um beija-flor por muitas horas, induz o forrageador a defendê-las contra intrusos, enquanto flores dispersas, geralmente dificultam o territorialismo e estimulam a visita de beija-flores que voam maiores distâncias durante o forrageamento.

Durante o pico de floração de H. brevispira, o número de flores na fase receptiva por dia é muito grande, cerca de 70 flores (média do número de flores contadas em quatro indivíduos). Esta característica, somada ao fato de que os indivíduos de H. brevispira se distribuem agrupadamente, reforçam a tese de que esta espécie pode ter como polinizador efetivo, beija-flores de estratégia territorialista.

LINHARD (1973) examinou várias espécies de Heliconia em mata da Costa Rica e mostrou que a dispersão do pólen é fortemente influenciada pelo comportamento de forrageamento dos beija-flores. Assim, a dispersão é mais intensiva em espécies polinizadas por beija-flores não territoriais, do que em espécies polinizadas pe-

los territoriais.

Desta forma, a dispersão de pólen em H. brevispira pode estar preferencialmente restrita aos territórios. Contudo, acreditamos que a intensidade deste fluxo na população dependa: 1) do número de plantas de cada território; 2) se os territórios mudam durante o dia, ou de um dia para outro; 3) da movimentação dos beija-flores dentro de seus territórios.

O número de plantas por território nesta população é de cerca de seis a oito e este número varia dependendo do tamanho das plantas, do número de flores abertas e da proximidade entre elas. Observamos que os territórios desta população mudam de um dia para outro e, principalmente, de uma dada época da floração para outra, diversificando, assim, as fontes de pólen. Além disso, os beija-flores dentro de seus territórios, estão sempre visitando todos os seus indivíduos; e quando o beija-flor sai de um ramo para um voo de forrageamento visita cerca de três a cinco plantas. Frequentemente, ramos de plantas vizinhas se interpõem, o que facilita a visita a mais de uma planta durante um voo de forrageamento. Observamos, também, que estes territórios são frequentemente invadidos por outros beija-flores polinizadores de territórios vizinhos ou sem território e, provavelmente, essas invasões podem permitir o fluxo de pólen entre os territórios.

Com isto, acreditamos que embora esses polinizadores sejam territorialista o fluxo de pólen na população desta espécie não é tão restrito, de forma a promover somente auto-polinização ou polinização entre indivíduos vizinhos.

Para obtermos informações sobre o fluxo de pólen entre as plantas de uma população, técnicas de marcação de pólen, de marcação genética, ou de polinização controlada podem ser utilizadas

(RICHARDS, 1986). Para este trabalho, seria difícil a utilização de técnicas de marcação de grãos de pólen; no entanto, existem características que, podem ser utilizadas como marcação genética, caso sejam mendelianas, que são o tamanho das pétalas e o tamanho do guia de nectário de uma flor. Estas características variam muito de um indivíduo para o outro (Fig. 10) e foram aqui consideradas como resultado de fatores genéticos (polimorfismo), pois verificamos que indivíduos bem próximos que, provavelmente, compartilham de iguais recursos ambientais, podem apresentar características diferentes um do outro e essas características se mantêm em um mesmo indivíduo de ano para ano.

Acreditamos que a presença deste polimorfismo mostre a existência de uma certa variabilidade genética na população.

Outros visitantes

As flores de H. brevispira são ainda visitadas por borboletas, abelhas (Apis mellifera e Trigona sp) e vespas; porém, esses visitantes não chegam a tocar nas anteras e estigmas. A. mellifera, que coleta principalmente pólen durante suas visitas, pode tocar no estigma e efetuar polinizações ocasionalmente.

Nos dois primeiros anos (1985 e 1986) de trabalho, observamos que A. mellifera coletava o pólen de flores em antese e pela manhã, período em que a quantidade de pólen nas flores é grande. Contudo, durante a floração do ano anterior, essas abelhas começaram a coletar pólen um dia antes da antese, durante a tarde, quando a porção distal do androginóforo começava a ser exposta (ver vídeo). As abelhas forçavam a abertura das anteras e recolhiam o pólen, causando a ausência total de pólen nessas flores

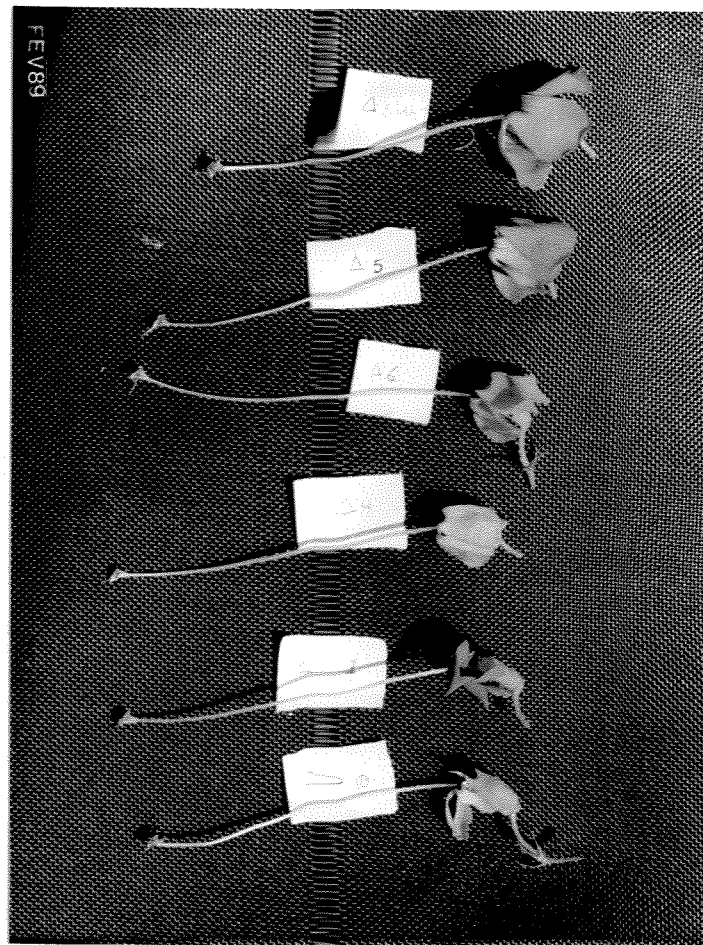


Fig. 10) Variação no tamanho das pétalas das flores de algumas plantas da população estudada de *H. brevis* Pira.

durante a antese. Observamos, também, que a visitação durante os três anos só ocorreu no pico da floração e que foi mais intensa em 1987.

É possível que as abelhas tenham conseguido otimizar seu forrageamento, obtendo o pólen antes da abertura das anteras, pois durante a antese, as flores perdem seu pólen logo nas primeiras horas da manhã, quando os beija-flores são mais ativos, e horas mais tarde, no final da manhã, quando as abelhas estão em sua maior atividade de forrageamento, a quantidade de pólen nas flores já é pequena.

Trigona sp. visita as flores desta espécie em busca de néctar, só que para isso essas abelhas geralmente perfuram o tubo do cálice com suas mandíbulas; estes furos permitem que o néctar escorra da flor, ou evapore. Este fato, provavelmente, prejudica a polinização dessas flores, pois as visitas dos beija-flores tornam-se muito rápidas, provavelmente por percebem a ausência do néctar.

Os nectários extra-florais são frequentemente visitados por formigas quando as flores estão na fase de botão.

3.2.4 Sistema de Reprodução.

Os resultados dos testes de polinização controlada realizados em H. brevispira estão relacionados na tabela III.

TABELA III. Resultado dos testes de polinização controlada realizados em H. brevispira.

| tratamento | número de flores | número de frutos | % |
|---------------------|------------------|------------------|------|
| auto-polinização | 95 | 25 | 26,1 |
| polinização cruzada | 65 | 29 | 44,0 |
| controle | 79 | 0 | 0 |

O resultado sugere que H. brevispira é uma espécie que apresenta auto-compatibilidade, embora exista uma certa vantagem das flores de polinização cruzada frutificarem.

O resultado dos testes de flores controle (flores enracadas e não polinizadas) indica que a hercogamia, nesta espécie, impede a auto-polinização sem o intermédio dos polinizadores. Este resultado também indica que não ocorre agamospermia em H. brevispira.

Através de observações do crescimento do tubo polínico no interior do estilete, constatamos que em 24 horas, os núcleos espermáticos atingem os óvulos tanto das flores de auto-polinização, como das de polinização cruzada. Observamos também que, neste mesmo período, o comprimento do tubo polínico varia de uma flor para outra, ou seja, em algumas flores os tubos polínicos já atingem a maioria dos óvulos, e em outras, eles ainda se encontram na base do estilete. Esta variação foi observada tanto em

flores auto-polinizadas como em flores de polinização cruzada. Contudo, não pudemos constatar se esta característica varia dependendo da planta doadora do pólen ou da planta receptora. Se ocorre competição entre os tubos polínicos em H. brevispira, como já foi constatado em várias outras espécies, os tubos de auto-polinização não seriam necessariamente os últimos a atingir os óvulos, o que contradiz a teoria (MULCAHY, 1983). Por outro lado, a velocidade de crescimento destes tubos pode depender do substrato, ou seja, o tecido do estilete de certas flores permitiria o crescimento mais rápido dos tubos polínicos do que de outras. É necessário, entretanto, dados mais completos sobre crescimento de tubos polínicos nesta espécie para a verificação dessas hipóteses.

Quanto a baixa taxa de produção de frutos jovens em todos os testes, tanto de polinização cruzada como de auto-polinização, pode ser devida a um mecanismo natural de aborto de frutos e/ou flores na reprodução desta espécie, como já foi descrito para várias outras (WILLSON & PRICE, 1980; WYATT, 1980; STEPHENSON, 1980; AKER, 1982; BAWA & WEBB, 1984 e outros).

TAXA DE ABORTO

Na natureza, é fácil observar que o número de flores produzidas em H. brevispira é muito superior ao de frutos e que a maioria delas aborta 5 a 6 dias após a antese. Caso a maior parte das flores que se abrem frutificasse não haveria espaço nos ramos para todos os frutos e as plantas seriam incapazes de sustentar o desenvolvimento de todos.

Apresentamos na tabela IV as taxas de aborto de frutos, obtidas através dos testes de polinização controlada em três fases do desenvolvimento dos mesmos e na maturação:

TABELA IV -a) Número de frutos não abortados dos testes de polinização controlada, obtidos em três fases do desenvolvimento dos mesmos e na maturação. b)taxas de aborto de frutos, em cada fase, em relação ao número total de flores polinizadas.

Número de flores por tratamento (auto-polinização e polinização cruzada) = 64.

| tratamento | a) Número de frutos não abortados | | b) Porcentagem de aborto de frutos | |
|------------|-----------------------------------|---------------------|------------------------------------|---------------------|
| | auto-polinização | polinização cruzada | auto-polinização | polinização cruzada |
| 3ª semana | 20 | 29 | 69% | 55% |
| 2ª mês | 17 | 26 | 73% | 59% |
| 4ª mês | 11 | 19 | 83% | 70% |
| 6ª mês | 11 | 19 | 83% | 70% |

Logo no primeiro mês, a taxa de aborto de frutos em ambos os tratamentos é bastante alta, 69% para auto-polinização e 55% para polinização cruzada. Até a maturação do fruto, esta taxa cresce um pouco mais e quase que em igual proporção para os frutos de auto-polinização (14%) e de polinização cruzada (15%); resultando em uma taxa de aborto um pouco mais elevada para os frutos de auto-polinização (83%) do que para os de polinização cruzada (70%).

É provável que em H. brevispira haja apenas aborto de frutos (quando os ovários são fertilizados), pois uma flor permanece na planta cerca de 5 dias após a antese e os tubos polínicos levam cerca de 24h, ou um pouco mais, para atingir todos os óvulos do

ovário, desta forma, presumivelmente, no momento em que ocorre a abscisão, os óvulos já foram fertilizados, embora não seja perceptível nenhum desenvolvimento do ovário neste período.

Segundo STEPHENSON (1981), o aborto ocorre no início do desenvolvimento dos frutos na maioria das espécies. Os frutos que serão abortados cessam seu desenvolvimento antes da abscisão, ganhando, portanto, poucos recursos da planta mãe. Além disso, os recursos ganhos pelos frutos jovens podem ser translocados para outra parte da planta antes da abscisão. Provavelmente estas são formas das plantas conservarem muito dos recursos para serem usados no desenvolvimento dos frutos remanescentes, reprodução futura e crescimento vegetativo.

HIPÓTESES

Três hipóteses tem sido sugeridas para explicar a limitada produção de frutos nas espécies vegetais:

1) Limitação da produção de frutos causada pelo polinizador. Esta hipótese em um senso geral agrupa duas hipóteses distintas, uma determina que a baixa produção de frutos e sementes é devido à escassez de polinizadores e, a outra, à transferência inadequada de pólen compatível (BAWA & WEEB, 1984).

2) Limitação de recursos disponíveis à frutificação - A limitação de recursos é considerada como o principal fator do aborto de frutos (LLOYD, 1980; STEPHENSON, 1981; LEE & BAZZAZ, 1982).

Segundo STEPHENSON (1981), muitos estudos sugerem que nem todas as polinizações resultam em produção de frutos e que muitos

trabalhos revelaram a presença de tubos polínicos na maioria dos estiletes de flores abortadas. Desta forma, a produção de frutos é limitada, principalmente, pela falta de recursos disponíveis para seu desenvolvimento. A deposição de pólen, que é uma fonte rica em hormônio, na superfície do estigma, promove o estímulo para o crescimento do ovário. Após a fertilização, são as sementes que ao se desenvolverem produzem pulsos de hormônios controladores do crescimento e da diferenciação dos frutos jovens. Esses hormônios produzidos pelas sementes promovem a mobilização de recursos de outras partes da planta para o desenvolvimento do fruto. Na falta desses recursos, a produção de hormônio de crescimento diminui nas sementes e os hormônios inibidores aumentam, provocando a abscisão do fruto.

Outras evidências são obtidas de estudos de efeitos da área foliar, fertilização e privação de recursos na taxa de aborto. A redução na área foliar total de uma planta diminui a disponibilidade de recursos para o desenvolvimento dos frutos. Consequentemente, herbivoria, desfoliação e sombreamento levam ao aumento da taxa de aborto. A aplicação de adubos com macronutrientes logo após a floração, aumenta a produção de frutos (WILLSON & PRICE, 1980).

Variações na produção de frutos entre plantas e de um ano para o outro podem ser resultado de uma heterogeneidade espacial e temporal dos recursos disponíveis (JANZEN, 1978), e a variação na produção de sementes e frutos entre flores, inflorescências e ramos florais pode resultar de competição dos recursos limitados em uma dada porção da planta (Wyatt, 1982 apud BAWA & WEBB, 1984);

3) Seleção sexual. Bateman (1948 apud STEPHENSON e BERTIN, 1983) foi o primeiro a sugerir, especificamente, a existência da seleção sexual em plantas e que a competição masculina deveria levar a um aumento da produção de pólen. Segundo JANZEN (1977), o sucesso reprodutivo masculino é limitado pela habilidade dos gametas masculinos ganharem acesso aos gametas femininos, enquanto o sucesso feminino é limitado por sua habilidade de prover recursos para os ovúlos e embriões. Muitos trabalhos tem mostrado que um número substancial de flores em espécies hermafroditas podem estar presentes essencialmente para aumentar o sucesso reprodutivo masculino e a competição entre pólen de diferentes fontes (WILLSON & RATHCKE, 1974; WILLSON & PRICE, 1977; JANZEN, 1977; LLOYD, 1980; STEPHENSON, 1981; UDOVIC, 1981).

O sistema de cruzamento de plantas é promíscuo e em muitas espécies permite a auto-polinização ou a troca de pólen entre indivíduos parentes. Por outro lado, a manutenção de sementes e frutos envolve gastos consideráveis de recursos por parte do parental materno (Darwin, 1879 apud BAWA & WEBB, 1984). A seleção natural deveria favorecer aqueles parentais maternos que fossem capazes de detectar diferenças genéticas entre seus frutos, amadurecendo aqueles de "maior qualidade" (JANZEN, 1977).

Flores extras permitiriam a seleção entre óvulos fertilizados em diferentes épocas, por grãos de pólen de diferentes flores, otimizando a competição dos gametas (MULCAHY, 1979)

Recentemente, WIENS et al (1987) questionaram a validade desta hipótese. Segundo esses autores, a hipótese da seleção sexual supõe que uma planta é capaz de avaliar os ambientes bióticos e abióticos, nos quais as sementes seriam dispersas, determinando aqueles genótipos que melhor se adaptarão aos requisitos e

abortando especificamente aqueles embriões que não se adaptarão. Para WIENS et al. (op.cit.), a planta não pode adquirir, transferir, avaliar e implementar tais informações. Além disso, se a seleção sexual produz sementes de qualidade, é pouco provável que apenas o vigor do embrião assegure que a planta seja melhor adaptada ao ambiente no qual ela entrará. Isto envolve que a plântula encontre fatores climáticos, edáficos e bióticos que não têm aparente relevância às condições no óvulo.

Para WIENS et al. (op.cit.), a alta taxa de aborto nas espécies pode ser causada conjuntamente pela carga genética e pela seleção do desenvolvimento. A primeira provocaria o aborto de embriões através da ação dos genes letais, enquanto a segunda através da interação competitiva, quando os embriões menos vigorosos abortam com a mudança de alocação de recursos entre os embriões geneticamente diferentes.

Segundo esses autores, a competição entre tubos polínicos e o sistema de incompatibilidade estariam relacionados a certas características determinadas pelo genoma materno. Além disso, a constância do número e posição dos óvulos que abortam no fruto, ou mesmo a posição e quantidade de flores que abortam na inflorescência ou na planta também seriam de controle genético materno. Eles lembram, ainda, que os gametófitos femininos não estão sujeitos às seleções pré-zigóticas e então podem ser mais aptos a contribuir com alelos deletérios no zigoto do que os masculinos. E que sem a competição de tubos polínicos, a produção de sementes seria, presumivelmente, ainda menor.

Análise dos dados de H. brevispira considerando as hipóteses acima mencionadas.

Acreditamos, que a maioria das flores que abrem em H. brevispira é polinizadas, pois estas sofrem as mudanças florais logo no primeiro dia da antese; e como já discutimos anteriormente, é provável que essas mudanças florais sejam induzidas pela polinização. Com isto, consideramos que o polinizador não limita a produção de frutos nesta espécie. Além disso, observamos que tanto os indivíduos que produzem número relativamente grande de frutos, como os que não produzem, são intensamente visitados pelos polinizadores durante toda sua floração, inclusive, podendo pertencer ao mesmo território.

A taxa de aborto de flores estimada, certamente, não pode ser atribuída ao comportamento do polinizador, pois obtivemos através de polinização controlada.

Contudo, verificamos que na natureza a taxa de aborto da população pode ser superior a 70% ou 83%; isto talvez seja devido ao fato de alguns testes só terem sido efetuados em indivíduos que tiveram as maiores produções de frutos dentro da população.

Segundo STEPHENSON (1981), muitos estudos mostram que indivíduos ou inflorescências que foram polinizadas manualmente, produzem mais frutos do que aquelas que não foram.

Limitação de recursos e controle materno

Durante os três anos de trabalho com esta população, observamos que alguns indivíduos não produzem frutos ou produzem poucos, apesar de todos apresentarem grande quantidade de flores em

antese, com número normal de óvulos (ca. 90 a 100 por flor) aparentemente férteis e com grãos de pólen viáveis (ca. 14,3x10 grãos de pólen). Considerando que vários desses indivíduos ocorrem muito próximos uns dos outros, é possível que existam diferenças genéticas que determinem as variações na produção de frutos, ou seja, alguns indivíduos podem ser mais aptos a produzirem maior quantidade de recursos para o desenvolvimento de seus frutos. Porém, nenhum deles obtém quantidade de recursos suficientes para a frutificação de todas as suas flores. É possível, também, que essas variações possam ser causadas por fatores ambientais, pois, segundo HUTCHINGS (1986), "habitats" favoráveis e desfavoráveis podem estar separados por alguns centímetros, o que torna possível que plantas de mesma população e geneticamente semelhantes difiram em muitos aspectos.

Sugerimos que em H. brevispira a produção de frutos seja controlada pela disponibilidade de nutrientes necessários ao desenvolvimento desses frutos, independente desta falta de nutrientes ser determinada por fatores exógenos ou endógenos.

Seleção sexual

Embora as flores de polinização cruzada tenham produzido 13% a mais de frutos do que as flores de auto-polinização, acreditamos que não há um aborto rigorosamente seletivo contra os frutos de auto-polinização, pois 17% destas flores produziram frutos maduros.

É possível, também, que não haja competição entre tubos polínicos, pois verificamos que os tubos "self-pollen" podem atingir os óvulos num período de tempo semelhante ao de "cross-pol-

len".

Concordando com a hipótese de WIENS et al. (1987), é possível que a desvantagem dos frutos de auto-polinização possa ser causada pela ação de genes deletérios, ou também pela presença de zigotos menos vigorosos que perdem na competição por nutrientes contra outros mais vigorosos (provavelmente, resultantes de polinização cruzada).

A intensidade da seleção contra zigotos menos vigorosos (seja ele de auto-polinização ou polinização cruzada) pode depender da quantidade de recursos disponíveis no ramo, no momento da fertilização e do desenvolvimento do embrião. É possível, também, que a manutenção de um fruto ocorra simplesmente porque ele foi o primeiro a ser formado num ramo ou num período, começando a requerer recursos antes que outros frutos.

Contudo, em H. brevispira, os frutos auto-polinizados possuem zigotos que são vigorosos o suficiente para adquirir nutrientes para seu desenvolvimento, talvez principalmente quando a polinização cruzada não é efetuada num mesmo ramo e/ou período. Possivelmente, isto seja importante para garantir a produção de sementes, quando a polinização cruzada não ocorre.

Seleção sexual (estratégia masculina)

Concordamos com o fato de que uma grande produção de flores aumente o sucesso reprodutivo masculino em H. brevispira, pois se um número maior de grãos de pólen se aderir ao polinizador, um número suficiente de grãos de pólen polinizará a flor e fertilizará todos, ou pelo menos a maioria de seus óvulos.

Tal fato pode ser importante, em especial para H. brevispira, porque a região do corpo do polinizador que toca nos órgãos sexuais da flor, a cauda ou ventre, não são locais de fácil deposição e transporte de grãos de pólen, pois vibra muito durante o contato com os órgãos reprodutivos da flor e durante o voo, e é uma superfície vertical do corpo deste animal.

Está bem estabelecida, para algumas espécies que produzem muitas flores, a ocorrência de um maior número de flores auto-polinizadas (STEPHENSON, 1981). Contudo, como discutido nas páginas 27 e 28, algumas características da ecologia da polinização de H. brevispira facilitam a polinização cruzada na população. É de importância o estudo do fluxo gênico desta população, para que possamos discutir melhor este assunto.

Função e importância do excesso de flores.

Um grande número de flores, além de ter a função de doar pólen, pode ser importante para a atração e manutenção de seus polinizadores, de forma a conservá-los mais fiéis a visita e mais eficientes, estimulando, inclusive, a defesa de territórios.

Sistema sexual

Segundo STEPHENSON (1981), é esperada forte seleção para o andromonoicismo em espécies que produzem excesso de flores, das quais a maioria tem função masculina.

BAWA & BEACH (1981) apresentaram três possibilidades para explicar o significado da manutenção do gineceu em flores funcionalmente masculinas nas várias espécies de angiospermas. A que

melhor explica o caso de H. brevispira é a sugerida por Lloyd (1980 apud BAWA & BEACH, 1981): esta supõe que os gineceus não podem ser abortados pelo fato de não haver precisão, antes da polinização, a respeito da função das flores como doadoras ou receptoras de pólen. Além disso, é imprevisível até o momento da antese o número de flores polinizadas, o recurso total disponível para a frutificação, a distribuição dos recursos entre os ramos férteis e a quantidade de predação de frutos e sementes; podendo haver variações conforme as condições ambientais (STEPHENSON, 1981).

3.3 *H. ovata* Lam.

A população em estudo ocorre à beira da mata da Reserva Municipal de Santa Genebra, numa área anteriormente queimada e que se encontra em fase de sucessão. Esta espécie é nativa de beira de mata virgem ou do interior e beira de matas secundárias em fase de sucessão. Há aproximadamente cerca de 35 indivíduos na população estudada, que ocorrem de forma agrupada na comunidade.

3.3.1 Caracterização da planta

São plantas de porte arbóreo ou arvoretas de 3 a 12 m, a maioria com 4 a 6m de altura. As folhas são simples, pecioladas, ovada a elíptica, cartáceas com tricomas estrelados, densamente dispostos na face inferior e bastante esparsos na face superior. A inflorescência é composta, formada por três a quatro dicásios de duas a quatro flores cada, modificados, abreviados, constituindo sub-fascículos axilares. As flores (Fig. 11a) têm cerca de 6,8 a 8,5 cm de comprimento, são zigomorfas, pediceladas, dois nectários extra-florais na base. O cálice é tubuloso-giboso, esverdeado, oblíquo ao pedicelo; com tricomas estrelados na faces externa e, internamente, com pelos capitados muito adensados, formando o nectário floral. Pétalas esverdeadas da base até a porção mediana e purpúrea da porção mediana até o ápice, são unguiculadas, com alas franjadas na extremidade distal das unhas; na antese, permanecem recurvadas sobre o cálice (Fig. 11c). O androginóforo é longo, com cerca de 5,5 a 7,0 cm de comprimento, reto, oblíquo em relação à flor; no ápice deste estão dez estames, com conectivos alargados e anteras transversas contendo

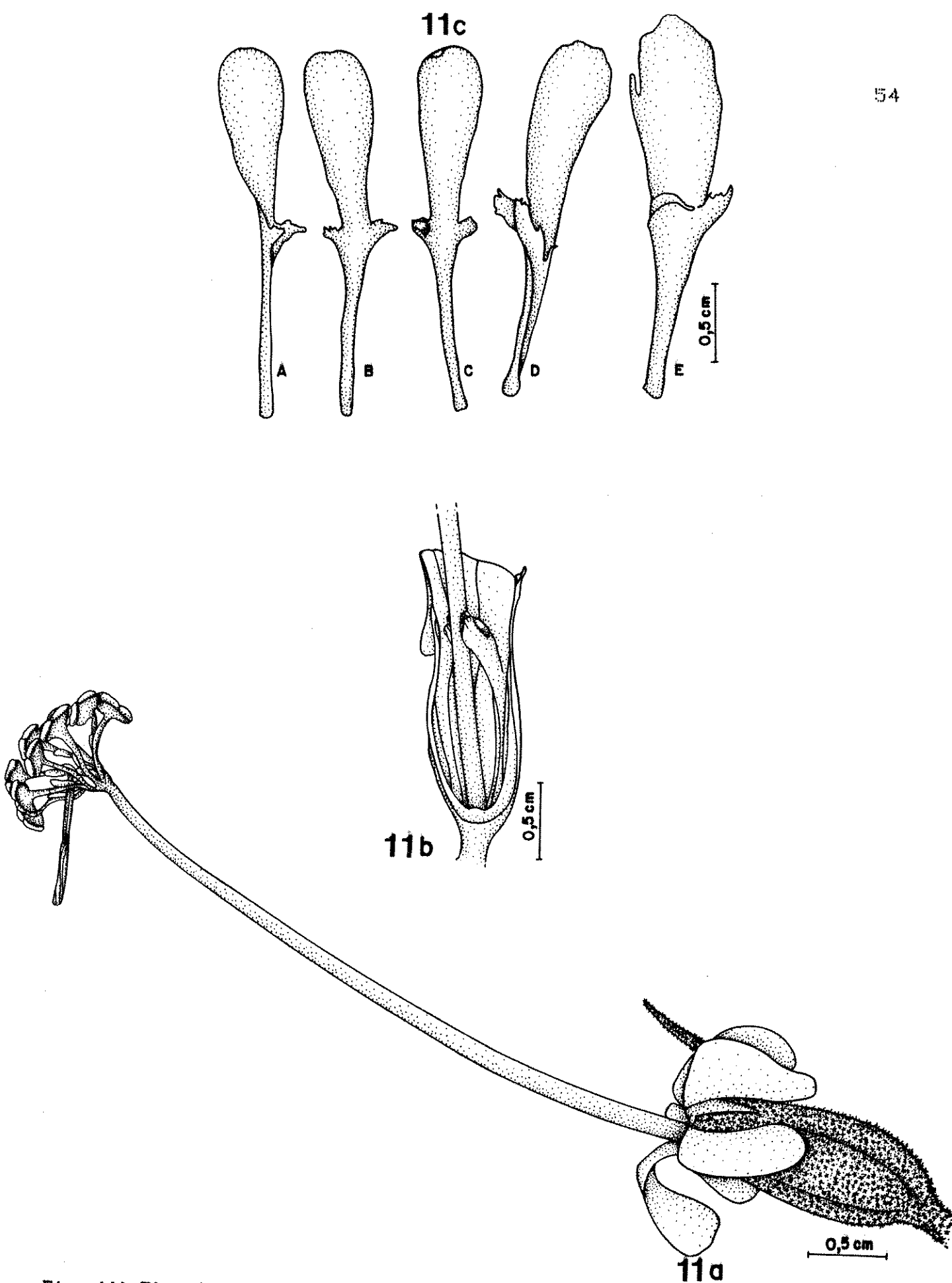


Fig. 11) Flor de *H. ovata*; 11a) Aspecto da flor em antese; 11b) Corte longitudinal da região basal da flor; 11c) Pétalas com alas franjadas, sendo A, B e C as pétalas inferiores e D e E as superiores.

polen branco, abundante e bastante pegajoso, e um ovário composto por cinco carpelos ventralmente coerente, com 17 a 26 óvulos por lóculo. Os cinco estiletes são unidos, retos e geniculados na base. Os estigmas são punctados. Os frutos são pilosos e fortemente torcidos.

Comentários:

A zigomorfia das flores desta espécie, como em H. brevispira, se deve a certas características do androginóforo e das pétalas. O androginóforo permanece mais próximo ao lado inferior do tubo do cálice, estando mais próximo das três pétalas inferiores (Fig. 11b). É reto ou, as vezes, inclinado em relação ao cálice (Fig. 11a). As duas pétalas superiores são levemente mais largas (ca. de 0,7cm) e possuem alas (ca. de 0,5cm de largura) maiores que as pétalas inferiores (Fig. 11c).

3.3.2 Fenologia

Os botões são produzidos de abril a janeiro e durante todos esses meses também há flores em antese (Fig. 12c e 12d), ao contrário do que ocorre em H. brevispira, que produz a maioria dos botões durante o outono, permanecendo em dormência durante o inverno.

É possível, que esse longo período de produção de botões seja devido ao caráter perenifólio desta espécie, pois provavelmente em H. ovata, assim como em H. brevispira, existe a necessidade da presença de um apreciável número de folhas nos indivíduos para que os botões sejam produzidos. Desta forma, a maior produção de botões ocorre nos meses de agosto a setembro, justamente quando

há um grande número de folhas na população (Fig. 12b).

Em 1987, observamos que alguns indivíduos começaram a produzir botões e apresentaram flores em antese precocemente (abril) e muitos deles continuaram a produzir botões e flores até o final da floração (janeiro/1988). Estes indivíduos tiveram quase que total participação na porcentagem do número de flores e botões precoces (abril a junho) e das tardias (dezembro e janeiro). No entanto, essas plantas de longo período de floração apresentaram maior produção de botões durante o mês de agosto e o de floração durante os meses de setembro e outubro, da mesma forma que as outras plantas da população que possuem um período mais curto de floração (de agosto a novembro).

Assim como em H. brevispira, podemos observar que a maior produção de botões na população, em geral, ocorre nos meses de agosto (Fig. 12c) e de floração nos meses de setembro e outubro (Fig. 12d), quando o brotamento é pequeno (Fig. 12a). As plantas de longo período de floração produzem baixo número de botões e flores durante abril a junho, e dezembro a janeiro, quando ocorre alta produção de brotos.

Quanto aos fatores ambientais, é possível que a baixa temperatura (Fig. 14), o curto fotoperíodo (tabela I) e a seca dos meses de inverno estejam interferindo na produção de estruturas reprodutivas, pois observamos que durante os dias mais frios e secos do inverno, o número de flores em antese era pequeno e havia queda de botões. No entanto, é improvável que estes fatores estejam interferindo negativamente na produção de botões, pois num período frio e seco e de curto fotoperíodo de julho a agosto, registramos um grande aumento na produção de botões.

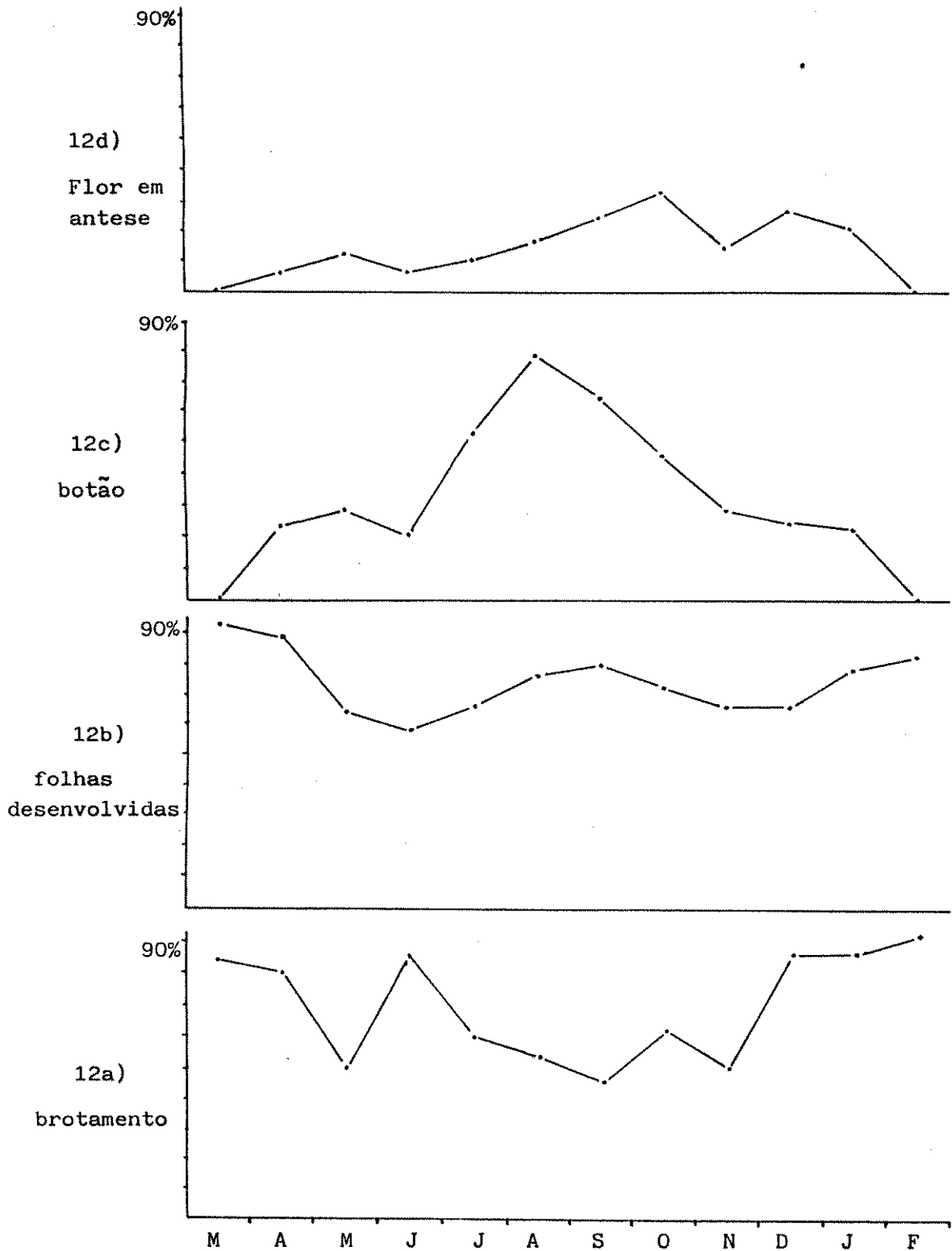


Fig. 12) Fenograma de *H. ovata*. Reserva Municipal Santa Genebra, Campinas, SP, durante o período de março de 1987 a fevereiro de 1988.

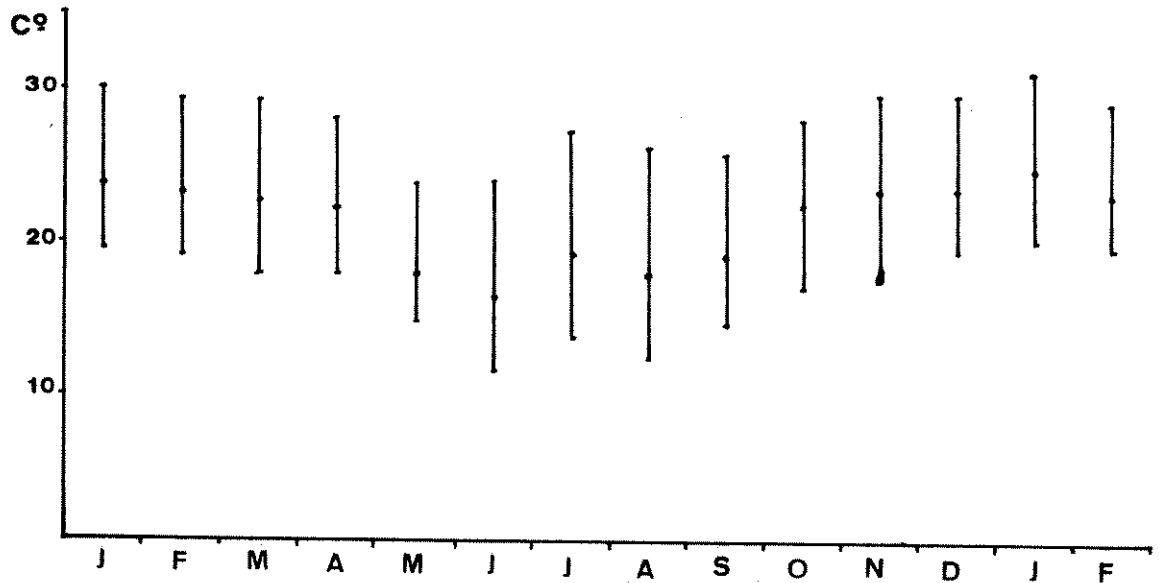


Fig. 14) Temperaturas mensais médias, máximas e mínimas, durante o período de janeiro de 1987 a fevereiro de 1988. Fonte: Seção de Climatologia Agrícola do IAC.

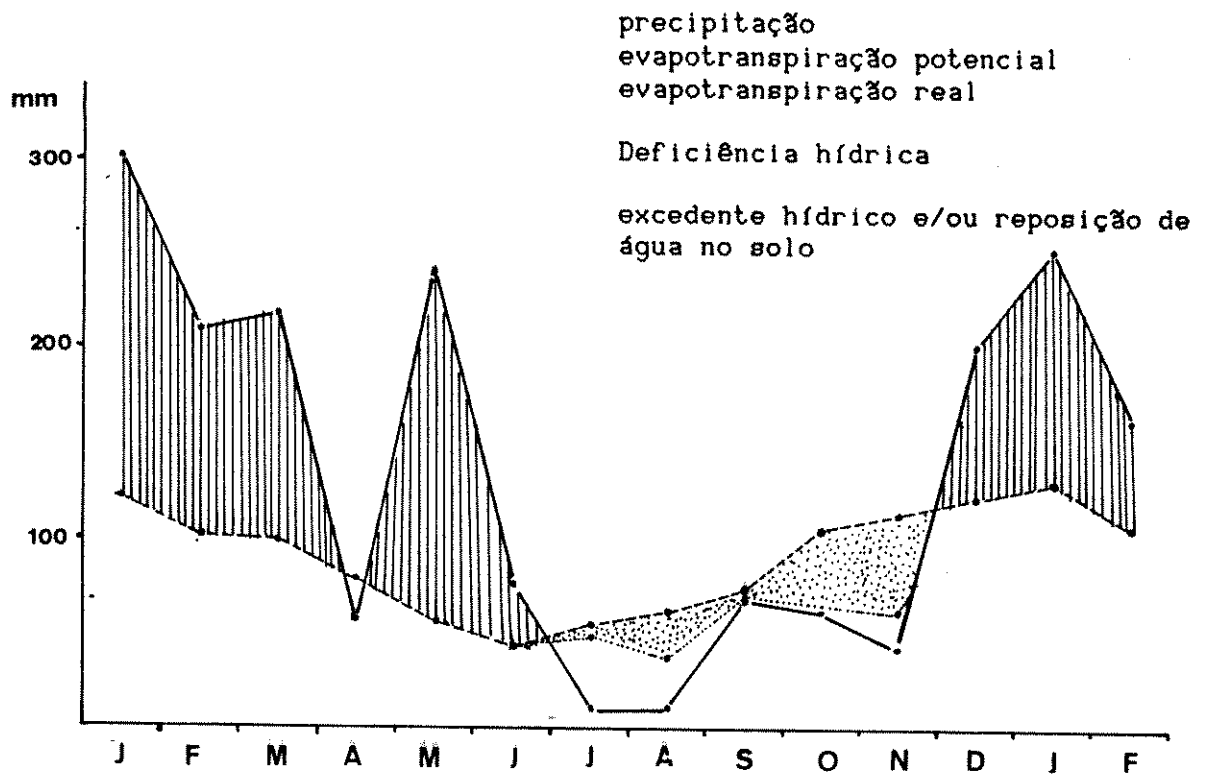


Fig. 13) Climatograma da Estação Meteorológica da Seção de Climatologia Agrícola do Instituto Agrônomo de Campinas (IAC) - Campinas, SP, no período de janeiro de 1987 a fevereiro de 1988.

A seca ocorrida em novembro, provavelmente, limitou a produção de flores neste mês, que só voltaram a abrir em maior número em dezembro e janeiro com o aumento da taxa pluviométrica (Fig. 12d, 13).

Segundo a classificação dos tipos fenológicos propostos por GENTRY (1974), o padrão de floração de H. ovata se assemelha mais ao de espécies polinizadas por morcegos. Neste tipo fenológico ocorre produção de flores durante quase o ano todo. Porém, assim como em H. ovata, a floração dessas espécies pode ser interrompida em alguns indivíduos.

3.3.3. Biologia da Polinização

H. ovata possui antese noturna, a abertura da flor inicia-se no final da tarde e termina durante a noite. Relacionamos abaixo a sequência da abertura floral até a exposição do polen:

- 1) Por volta das 1500h, um botão em processo de abertura apresenta a extremidade distal do tubo do cálice em fase de rompimento, com o androginóforo ainda muito curto no interior do cálice (Fig. 15a e 15b);

- 2) Durante todo o resto da tarde (ca. de 1500 às 1800h) a flor apresenta o cálice já rompido, parte do androginóforo e ápice das pétalas para fora do tubo do cálice. Neste período, o androginóforo cresce rapidamente em comprimento e tem aspecto de uma alça, permanecendo os estames e o ovário, inclusos na flor (Fig. 15c);

- 3) No final da tarde e o início da noite (ca. de 1700 às 1800-1830h), o androginóforo já se apresenta bastante longo e sua parte distal começa a se distender lentamente e sair do interior

15a)



15b)



15c)



15d)

Fig. 15) Sequência da abertura da flor de *H. ovata*; 15a) androgínóforo com aspecto de alça; 15b) parte distal do androgínóforo e os órgãos reprodutivos se soltando do interior do tubo floral; 15c) androgínóforo distendendo-se; 15d) flores abertas, com androgínóforo distendido, pólen exposto. (fotos de P. Morellato).

da flor. As pétalas estão mais expandidas, começando a se recurvar sobre o cálice (Fig. 15b e 15c);

4) Entre cerca de 1800 e 1900h, os androginóforos se encontram retos, as pétalas totalmente reflexas. Nesta fase ocorre o início da produção de néctar; porém, as anteras ainda se encontram fechadas. A partir das 1900h, mais ou menos, as anteras começam a se abrir lentamente, expondo os grãos de pólen (Fig. 15d).

As flores permanecem viáveis durante toda a noite e no início do dia seguinte, quando algumas delas ainda possuem néctar e pólen. Com o passar da manhã, os estigmas perdem a turgescência e provavelmente a receptividade, o néctar não está mais presente e as anteras encontram-se sem pólen.

Em H. ovata, ocorre senescência simples, pois não verificamos mudanças florais seguidas da polinização ou da perda da receptividade. O processo de senescência inicia-se após cerca de 12 a 14hs da abertura da flor, quando o estigma começa a perder sua viabilidade. As flores ainda permanecem murchas nos ramos por mais um ou dois dias antes de sua abscisão.

3.3.3.1. Síndrome, Visitantes e Polinizadores.

Essa espécie possui muitas características associadas à síndrome da quiropterofilia como definido por FAEGRI & van der PIJL (1976): porte arbóreo, inflorescência posicionada no ápice dos ramos, com suas flores em posição destacada em relação à folhagem (Fig. 16), o que facilita o acesso e a localização das flores pelos morcegos; flores com antese noturna com duração apenas de uma noite; flores grandes e fortes, que produzem uma quantidade



Fig. 16) Inflorescências de H. ovata posicionadas no ápice dos ramos, com suas flores em posição destacada em relação a folhagem.



Fig. 17) Visita de Glossophaga soricina a uma flor de H. ovata. Observar manchas de pólen na asa do morcego. (foto de I. Sazima).

razoavelmente grande de néctar, que satisfaz a demanda energética desses visitantes, pétalas de cor purpúrea com base esverdeada. A coloração pálida das flores quiropterófilas está relacionada com a provável visão acromática dos morcegos, o que ajuda na orientação a curta distância.

O cálice é tubuloso e giboso em sua base, onde o néctar é produzido e armazenado em sua maior parte. As alas das pétalas, na região da fauce da corola, se dispõem ao redor do androginóforo (fig. 11b) de maneira a formar uma barreira, razoavelmente fraca, deixando o néctar visivelmente exposto pela abertura entre as alas. Esta barreira dificulta o escoamento do néctar para fora da flor; mas não impede a dessecação do néctar, o acesso dos pilhadores e a entrada de água. A armazenagem do néctar em "recipientes" abertos é uma característica de plantas quiropterófilas (WYATT, 1983).

O volume de néctar encontrado por flor nesta espécie é de cerca de 60-210 μ l ($x=123,5\mu$ l), com concentração de açúcares entre 16-21% ($x=18,5\%$). Comparando o volume de néctar produzido por algumas espécies quiropterófilas (tabela V), observamos que H. ovata está entre as espécies que produzem um volume intermediário de néctar por flor. Sendo que a quantidade de flores produzidas por planta nesta espécie é bastante grande e que existem vários indivíduos numa população distribuídos agrupadamente na comunidade, pode-se considerar que uma população de H. ovata é fonte rica de néctar para seus polinizadores.

A concentração de açúcar do néctar de H. ovata é uma das maiores entre as espécies quiropterófilas, pois segundo Percival (1965 apud VOGEL, 1983), a concentração do néctar de flores

TABELA V - Volume de néctar (μ l) de flores de espécies
quiropterófilas (OPLER, 1983).

| ESPÉCIES | VOLUME MÁXIMO DE NÉCTAR (μ L) POR FLOR |
|------------------------------|---|
| <u>Ochroma lagopus</u> | 9400 |
| <u>Ceiba acuminata</u> | 2500 |
| <u>Hymenaea courbaril</u> | 362 |
| <u>Bauhinia unguolata</u> | 223 |
| <u>Ceiba pentandra</u> | 220 |
| <u>Bombacopsis quinata</u> | 125 |
| <u>Crescentia alata</u> | 110 |
| <u>Crataeva tapia</u> | 65 |
| <u>Inga vera var. spuria</u> | 65 |
| <u>Bauhinia peuletia</u> | 35 |

quiropterófilas varia entre 14-16%. Contudo, a concentração foi obtida durante a manhã, num horário próximo ao término da viabilidade da flor. Já SAZIMA & SAZIMA (1988) mediram a concentração de açúcar do néctar desta espécie (na mesma população) no início da noite (período de visita dos morcegos) e obtiveram valores inferiores (13,4 a 18,6%). É possível, que com o passar das horas haja evaporação e aumento na concentração do néctar.

SAZIMA & SAZIMA (1988) descreveram o comportamento de visita do morcego Glossophaga soricina às flores de H. ovata. Segundo esses autores, um morcego voa próximo à inflorescência antes de visitar as flores, provavelmente, para avaliar as condições das flores. Posteriormente, ele se aproxima e "paira" brevemente em frente à flor e, em seguida, quando o contato é efetuado, seu focinho toca a corola enquanto o néctar é libado. Este contato dura décimos de segundos e durante a visita o androginóforo balança, os órgãos reprodutivos podem tocar em partes do abdomen e nas asas do morcego, podendo ocorrer a deposição de pólen (Fig. 17).

Esses autores observaram, também, a visita de mariposas (Sphingidae) e beija-flores (Thalurania glaucopsis e Chorostilbon aureoventris) às flores de H. ovata, porém constataram que estes visitantes não tocam os órgãos sexuais da flor.

SAZIMA & SAZIMA (1988) consideram que as flores de H. ovata possuem algumas características peculiares, quando comparadas a outras espécies quiropterófilas conhecidas, tais como, a pequena superfície estigmática que aponta para diversas direções, a localização desta junto às anteras, que estão agrupadas na parte distal de um androginóforo longo e móvel. Tudo isto favorece a deposição seletiva de pólen em várias partes do corpo do polini-

zador. Para estes autores, o problema de transferência de pólen através de polinizadores grandes como o morcego, é parcialmente resolvido nas flores quiropterófilas através de organização florais, que permitem a deposição do pólen em partes restritas do corpo do polinizador. Por exemplo, flores como de Caryocar (Vogel, 1968 apud SAZIMA & SAZIMA, 1988) ou Lafoensia (SAZIMA & SAZIMA, 1974) possuem várias anteras que espalham uma grande quantidade de pólen sobre boa parte da superfície ventral do corpo do morcego, incluindo as asas; o que aumenta as chances do estigma ser polinizado. No caso de H. ovata, uma flor apenas é incapaz de realizar a deposição de uma carga grande e espalhada de pólen. Esses autores consideram que H. ovata seria um derivado recente de um estoque ornitófilo do gênero Helicteres por possuir poucas modificações morfológicas em relação a este estoque. Concordamos que H. ovata seja, de fato, um derivado recente de espécies ornitófilas do gênero. H. ovata possui muitas características florais semelhantes a de H. brevispira, e provavelmente dentro do gênero Helicteres, esta espécie ornitófila é a mais relacionada a H. ovata. Contudo, nossos estudos revelam várias características florais não consideradas por SAZIMA & SAZIMA (1988) e presentes em H. ovata que, presumivelmente, são de importância adaptativa ao seu sistema de polinização. Como por exemplo:

- 1) inflorescência no ápice dos ramos, o que facilita a localização das flores pelos morcegos;
- 2) a flor possui posição oblíqua (e não pêndula, como em H. brevispira), de forma a apresentar a abertura da flor e o androginóforo voltados para cima, facilitando a visita do morcego;
- 3) o tubo do cálice em H. ovata é maior em largura e comprimento do que o de H. brevispira e é giboso, de forma a comportar um

grande volume de néctar;

4) a média de produção de néctar por flor ($123,5\mu\text{l}$) é nove vezes a de H. brevispira ($14,7\mu\text{l}$);

5) a abertura da flor não é tão fechada pelas alas das pétalas como em H. brevispira, o que também facilita o acesso do morcego ao néctar;

6) os filetes são mais compridos em H. ovata (ca. de 0,5 cm) do que em H. brevispira (ca. de 0,15 cm), o que pode auxiliar num melhor espraiamento do pólen no corpo do morcego;

7) anteras de H. ovata são maiores (ca. de 0,3 cm) do que de H. brevispira (ca. de 0,2 cm) e produzem um maior número de grãos de pólen (58×10^4 para H. ovata e 32×10^4 para H. brevispira) o que aumenta as chances de polinização, pois a quantidade de pólen transferido para o corpo do morcego pode ser grande;

8) o pólen de H. ovata é mais aderente do que de H. brevispira, o que favorece a retirada em maiores quantidades.

Se H. ovata foi recentemente derivada de um estoque ornitófilo de Helicteres, devemos considerar que já houve a aquisição de várias características adaptadas ao seu novo sistema de polinização.

Acreditamos também que a grande quantidade de flores produzidas por indivíduo, principalmente durante o pico de floração, pode aumentar a quantidade de pólen disponível na população e as chances de transferência de pólen entre as flores; ou seja, pode-se suprir a falta de um grande número de estames espalhados por toda a flor, por um grande número de flores que espalham seus grãos de pólen em várias partes do corpo do morcego. Inclusive, durante a visita a uma flor de H. ovata, o morcego eventualmente toca com suas asas nos órgãos sexuais de mais de uma flor (SAZI-

MA com.pess.).

Devido a natureza oportunística dos morcegos, o comportamento de alimentação pode variar dependendo da quantidade de recurso fornecido pela planta visitada (SAZIMA & SAZIMA, 1974). Segundo Baker (1973 apud SAZIMA & SAZIMA, 1974), as características de uma planta que contribuem para polinização em linha-de-captura seriam principalmente: uma flor produzida em cada inflorescência por noite, poucas inflorescências por noite, poucas inflorescências por planta; produção grande de néctar e formato campanulado da flor. A maioria das características de H. ovata contribui para o comportamento de forrageamento em grupo pelos morcegos, pois durante a época de floração, as plantas possuem muitas inflorescências, com várias flores abertas por noite, produzindo uma quantidade razoável de néctar.

Segundo HEITHAUS et al. (1974), tanto visitas em grupos como as típicas visitas solitárias em linha de captura promovem a polinização cruzada das plantas visitadas pelos morcegos.

3.3.4. Sistema de Reprodução

Os resultados dos testes de polinização controlada realizados em H. ovata estão relacionados na tabela VI.

TABELA VI - Resultados dos testes de polinização controlada realizados em H. ovata.

| Tratamento | número de flores por teste | número de frutos após 1 mês | % |
|---------------------|----------------------------|-----------------------------|------|
| auto-polinização | 92 | 28 | 30,4 |
| polinização cruzada | 88 | 28 | 31,8 |
| controle | 50 | 0 | 0 |

Este resultado sugere que H. ovata é auto-compatível e, possivelmente, não há a predominância de um sistema de reprodução cruzada.

Assim como em H. brevispira, os resultados dos testes de flores controle indicam que não ocorre agamospermia em H. ovata e que a hercogamia pode impedir a auto-polinização.

Os resultados das observações do crescimento do tubo polínico foram semelhantes aos encontrados para H. brevispira, ou seja, em 24 h os núcleos espermáticos podem atingir os óvulos tanto das flores de polinização cruzada, como das de auto-polinização. Porém, também ocorrem variações no tamanho do tubo polínico de uma flor para outra, independente do tratamento.

Taxa de aborto.

Nesta população também pudemos observar que, durante o período de uma floração, o número de frutos produzidos em condições naturais é bastante inferior ao número de flores em antese.

Apresentamos na Tabela VII os números de frutos não abortados dos testes de polinização controlada, que pudemos acompanhar até o estágio da maturação e as taxas de aborto de frutos, em cada fase, em relação ao número total de flores polinizadas.

TABELA VII-a) Número de frutos não abortados dos testes de polinização controlada, obtidos em três fases do desenvolvimento dos mesmos e na maturação, b) Taxa de aborto de frutos, em cada fase, em relação ao número total de flores polinizadas.

Número de flores por tratamento (auto-polinização e polinização cruzada) = 37

| a) Número de frutos não abortado | | | b) porcentagem de aborto de frutos | |
|----------------------------------|------------------|---------------------|------------------------------------|---------------------|
| tratamento | auto-polinização | polinização cruzada | auto-polinização | polinização cruzada |
| 1º mês | 11 | 10 | 70,3% | 73,0% |
| 2º mês | 10 | 10 | 73,0% | 73,0% |
| 4º mês | 9 | 9 | 75,7% | 75,7% |
| 6º mês | 9 | 9 | 75,7% | 75,7% |

A taxa de aborto foi alta logo no primeiro mês em ambos os tratamentos, 70,3% para frutos auto-polinizados e 73% para os de polinização cruzada. Estas taxas crescem muito pouco até a maturação dos frutos, ou seja, 5,4% para os de auto-polinização e 2,7% para os de polinização cruzada.

Julgamos que também em H. ovata, após a flor ser devidamente polinizada, ocorra apenas aborto de frutos, pois as flores permanecem na planta cerca de três dias após a antese, tempo suficiente para que os óvulos sejam fertilizados.

A alta taxa de aborto de frutos pode ser considerada habitual em H. ovata, pois a produção de flores desta espécie também é muito grande.

Análise dos dados de H. ovata, considerando as hipóteses sobre as causas da limitação na produção de frutos:

Limitação do polinizador

Como já mencionamos, segundo SAZIMA & SAZIMA (1988), em muitas visitas dos morcegos às flores da H. ovata, estes não chegam a tocar nos órgãos sexuais das flores, ou seja, a limitação da produção de frutos nesta espécie pode também ter como causa o comportamento do polinizador. Contudo, consideramos que H. ovata possui várias características florais adaptadas à quiropterofilia e que a presença de um grande número de flores possa ter a função, justamente, de aumentar as chances do contato do polinizador com um número razoável de órgãos sexuais, o que provavelmente proporciona um sistema de polinização adequado para a produção necessária de frutos e sementes nesta população.

A taxa de aborto de flores e frutos nesta população de H. ovata parece superior a encontrada nos testes de polinização controlada e a quantidade de frutos produzidos varia de um indivíduo para o outro. Pelo fato de termos efetuado os testes em vários indivíduos da população, tanto naqueles que produziam muitos fru-

tos como nos que produziavam poucos, é improvável que a diferença entre a taxa obtida por nós e a que ocorre naturalmente na população seja devido a vício de amostragem, como ocorrido em H. brevispira. Supomos, então, que esta diferença possa também ser consequência de um sistema de polinização não tão eficiente.

Limitação de recursos e controle materno

Como discutido anteriormente, a produção de flores nos indivíduos desta espécie é muito grande e não haveria nutrientes disponíveis para o desenvolvimento de todas elas. Assim como em H. brevispira, a produção de frutos parece ser limitada pela disponibilidade dos nutrientes necessários para a produção dos mesmos.

A ação dos genes deletérios e a depressão genética são outros fatores importantes, que poderiam determinar o aborto de frutos nesta espécie.

Observamos que também nesta população existem certos indivíduos, que em três anos têm, seguidamente, produzido menores quantidades de frutos, embora produzam muitas flores, com um número normal de óvulos (cerca de 120 por flor), aparentemente férteis, e com pólen viável (cerca de 58×10^4 grãos de pólen). Acreditamos que estes indivíduos possam ser menos aptos para produzir recursos para o desenvolvimento de seus frutos.

Seleção sexual

Os dados mostram que não ocorre aborto seletivo em H. ovata, pois os frutos de auto-polinização e os de polinização cruzada apresentaram taxas similares de aborto.

Porém, ao contarmos o número de sementes presentes em alguns frutos, constatamos que a média do número de sementes produzidas pelos frutos de auto-polinização é menor (cerca de 26 sementes por fruto) do que a dos frutos de polinização cruzada (cerca de 51 sementes por fruto)*. Provavelmente, muitas dessas sementes podem ter sido abortadas pela ação de genes deletérios ou mesmo pela depressão genética causada pela auto-fecundação.

Segundo SAZIMA & SAZIMA (1988) a pouca correspondência entre a morfologia floral de H. ovata e o comportamento de visita do morcego como seu polinizador pode ser parcialmente compensada pela auto-compatibilidade. Se esta compensação existe, então, por que estaria ocorrendo um número tão elevado de frutos abortados em ambos os tratamentos? Por que dispensar frutos que já foram devidamente polinizados, inclusive por pólen proveniente de outros indivíduos?

É possível que as respostas a estas questões sigam o seguinte raciocínio: a produção de um grande número de flores nesta espécie é importante para atrair os polinizadores e para aumentar a quantidade de pólen disponível, o que torna mais eficiente o sistema de polinização. Muitas destas flores, portanto, serão abortadas, principalmente, por que não deve haver recursos para o desenvolvimento de todas. Considerando que até o momento da polinização a disponibilidade de recursos nos ramos é imprevisível e que não ocorre seleção de progênie nesta espécie, o fruto que irá se desenvolver será aquele que ocorrer nos ramos com recursos disponíveis, independente dele ser resultante de auto-polinização ou de polinização cruzada.

* O número de sementes produzidas por frutos auto-polinizados e de polinização cruzada não foi contado para H. brevispira e H. sacarolha.

3.4. Helicteres sacarolha St.Hil.

Esta espécie ocorre naturalmente em cerrado aberto ou campo-cerrado. Há aproximadamente 45 indivíduos na população estudada, distribuídos de forma agrupada na comunidade.

3.4.1. Caracterização da planta

Esta espécie tem porte subarbustivo de até 1,5m de altura e ramos densamente pilosos. As folhas são simples, curto-pecioladas ou subsésseis; lâminas circulares, ovadas ou elípticas, cartáceas, com ambas as faces intensamente pilosas, com tricomas longos estrelados. As inflorescências são axilares, compostas por quatro a sete dicásios de duas flores cada. As flores (Fig. 18a) possuem cerca de 4,5 cm de comprimento, são zigomorfas, possuem pedicelos curtos, sem glândulas de néctar na base. O cálice é de cor vermelha, tubuloso, denso-piloso externamente e internamente presença dos tricomas que formam o nectário. As pétalas são avermelhadas, unguiculadas, com unhas e alas menores que das outras duas espécies (Fig.18c). O androginóforo é relativamente, curto (ca. de 4,0 cm de comprimento), com seis a dez estames, de conectivos alargados e anteras transversas, contendo pólen amarelo e bastante pegajoso; e com um ovário de cinco carpelos com cerca de 10 a 15 óvulos por lóculo. Os estiletes são unidos e curvos; os estigmas são 5-punctados e unidos. Os frutos são torcidos e densamente pilosos.

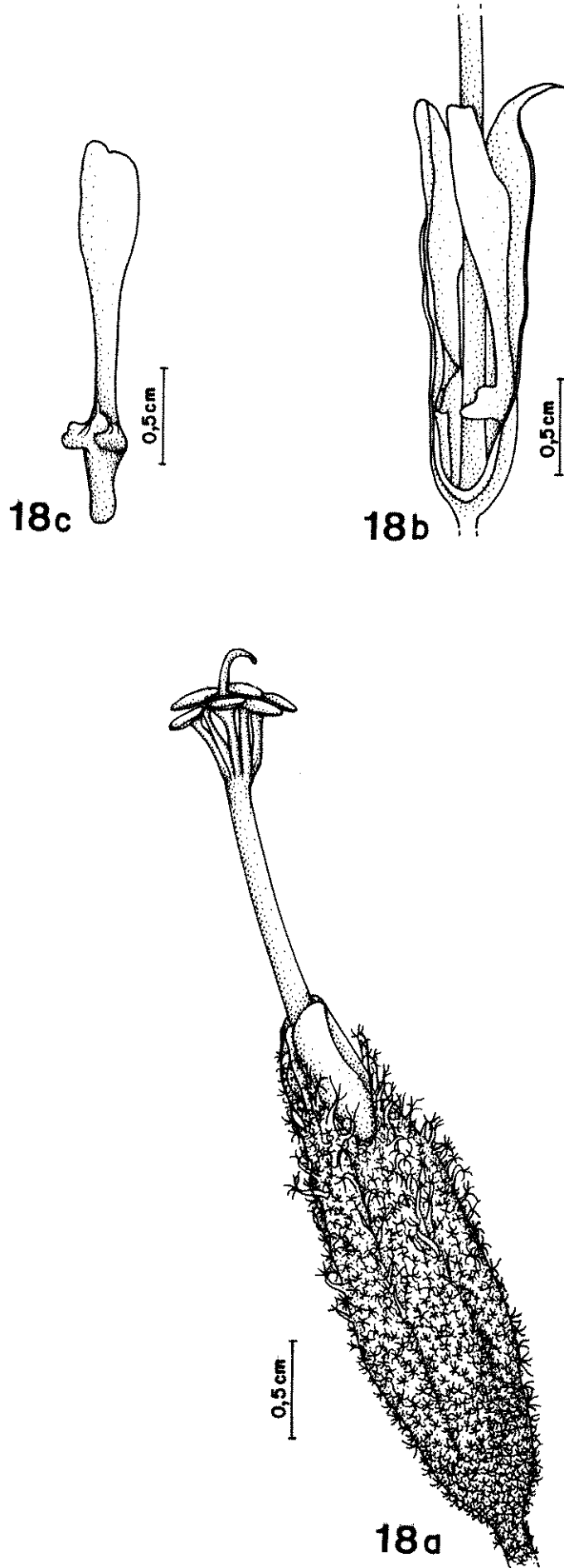


Fig. 18) Flor de *H. sacaroalha*; 18a) Aspecto da flor em antese; 18b) Corte longitudinal da região basal da flor; 18c) Pétalas com alas não franjadas.

Comentários:

Embora H. sacarolha tenha sido descrita com flores actinomorfas de oito estames (SCHUNANN, 1886 e COSTA, 1981), na população estudada observamos que o número de estames varia de seis a dez. Dos 13 indivíduos verificados, dez apresentam flores com oito, sete ou mais raramente seis estames e três deles apresentavam flores com nove a dez estames. Não pudemos obter a proporção entre o número de flores com diferentes números de estames em cada indivíduo. Entretanto, constatamos que em todas as flores (de seis a dez estames), seis de seus estames são mais desenvolvidos (Tabela VIII), ou seja, possuem anteras e filetes maiores e todos voltados para um lado da flor. Observamos que entre os seis estames mais desenvolvidos, existem três com filetes e anteras maiores, que estão sobrepostos a outros três menores (Fig. 18a e Tabela VIII). Os outros estames, que estão voltados para outro lado da flor, são pouco desenvolvidos, principalmente, quanto ao tamanho da antera mas, apesar disso, elas possuem pólen aparentemente fértil.

Estes dados sugerem que está havendo redução no número e tamanho de estames, com o estabelecimento da zigomorfia na região reprodutiva da flor. É possível que o ancestral desta espécie possuísse dez estames distribuídos de forma radial ao redor do ovário (como é o caso das outras duas espécies estudadas), mas a redução no número e tamanhos dos estames e a alteração da sua posição, possivelmente, favoreceram melhor adaptação ao agente polinizador. Muito provavelmente, apenas os 6 estames mais desenvolvidos tocam o corpo do polinizador ou, ao menos, contribuem de uma maneira mais eficiente na polinização desta espécie. A zigomor-

TABELA VIII - Comprimento de estames e anteras das flores de algumas plantas da população estudada de H. sacarolha.

| | | comprimento de estames e anteras (mm) | | |
|---------------------|-----------------------|---------------------------------------|-------------------|------------------------------------|
| numeração da planta | nº de estames na flor | 6 estames mais desenvolvidos | | outros estames menos desenvolvidos |
| | | 3 maiores/anteras | 3 menores/anteras | estames/anteras |
| 1 | 6 | 4,0 / 2,5 | 3,5 / 2,0 | - |
| | 6 | 3,5 / 1,5 | 3,0 / 1,2 | - |
| 2 | 8 | 4,5 / 2,0 | 3,0 / 1,7 | 3,0 / 1,0 |
| | 7 | 3,5 / 2,0 | 3,0 / 1,8 | 3,0 / 0,5 |
| 3 | 7 | 4,0 / 1,5 | 3,0 / 1,0 | 2,2 / 1,0 |
| | 8 | 3,0 / 2,0 | 3,0 / 1,0 | 2,2 / 1,0 |
| 4 | 8 | 3,0 / 1,5 | 2,5 / 1,3 | 2,5 / 1,0 |
| 5 | 8 | 4,0 / 2,0 | 3,5 / 1,5 | 2,5 / 1,0 |
| 6 | 9 | 4,0 / 2,0 | 3,0 / 1,5 | 2,0 / 1,0 |
| 7 | 10 | 3,5 / 1,5 | 3,0 / 1,2 | 3,0 / 1,0 |

fia da flor induz a deposição do pólen em uma região restrita do corpo do polinizador, no caso, no alto da cabeça. Como já foi mencionado, o uso de partes restritas do corpo dos polinizadores para a deposição de pólen representa uma vantagem para as plantas que utilizam visitantes de grande superfície corporal, e que possuem flores com região estigmática pequena, evitando-se, desta forma, o desperdício de pólen (SAZIMA e SAZIMA, 1988).

Outras características florais que variam na população são: tom da cor do cálice das flores (de vermelho intenso a rosa), comprimento (cerca de 2,0 a 2,7 cm) e largura (cerca de 0,5 a 0,8 cm) do cálice e comprimento do androginóforo (cerca de 3,5 a 4,0 cm). Aparentemente, essas características permanecem estáveis num mesmo indivíduo e suas variações não estão interligadas. Variações desta natureza demonstram que existe uma certa variabilidade genética na população, servindo como marcador genético e possibilitam individualizar uma planta de outra. A individualização entre plantas próximas, devemos ressaltar, é muito difícil durante a fase vegetativa, uma vez que esta espécie possui brotamento abaixo do solo (forma de vida geofítica) e muitos ramos de indivíduos vizinhos crescem próximos.

3.4.2. Fenologia

Das três espécies estudadas, a única que é totalmente caducifolia é H. sacarolha, que fica uma parte da estação seca (final de julho a início de setembro) sem biomassa verde (Fig. 19b). A produção de brotos e folhas dá-se no início da primavera, atinge o máximo da produção de folhas no verão, quando o excedente hídrico é alto (Fig 19 19b e 3). Durante o verão, também ocorre a

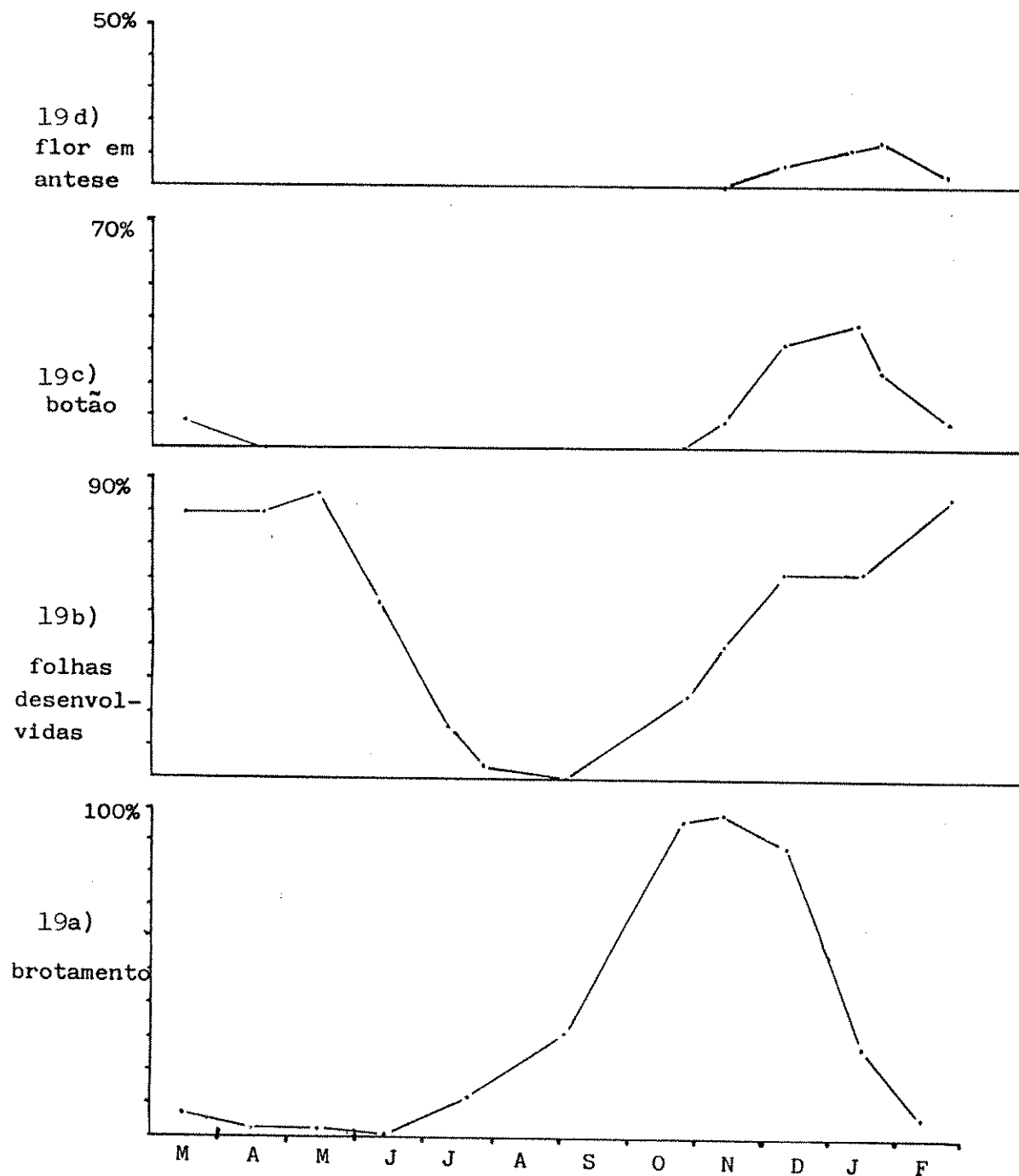


Fig. 19) Fenograma de *H. sacarolha*, Reserva Biológica do Município de Mogi-Guaçu, SP, durante o período de março de 1987 a fevereiro de 1988.

floração que tem seu pico em janeiro, quando a produção de brotos já é baixa (Fig. 19d).

SARMIENTO & MONASTERIO (1983) classificaram as espécies de savanas conforme seu comportamento fenológico. Segundo essa classificação, H. sacarolha que é uma espécie de cerrado pode ser incluída no grupo das espécies perenes, com crescimento sazonal e floração retardada, pois neste grupo estão incluídas todas as espécies que durante uma fase do ano permanecem sem a parte aérea e que florescem alguns meses após. Segundo esses autores, a fase ativa dessas espécies começa com as chuvas, quando inicia a produção de uma certa quantidade anual de folhas e por volta do meio da estação úmida começa sua fenofase reprodutiva. Quando a estação seca chega, as folhas começam a cair e enquanto toda a parte aérea morre, a parte subterrânea perene sobrevive. Esse período de descanso ("rest period") é favorável para as plantas que não suportam as épocas secas e que não conseguem a água disponível das camadas profundas do solo havendo, então, uma vantagem óbvia da perda de folhas durante o período seco, quando existe, inclusive, alto risco de fogo.

Em H. sacarolha, a parte aérea não morre totalmente, pois além dos xilopódios, as gemas dos ramos antigos também brotam.

Segundo a classificação de formas de vida de Raunkiaer (1934 apud RADFORD et al, 1974), H. sacarolha pode ser classificada como uma geófita (plantas que brotam abaixo do solo) e caméfita (plantas que brotam até 0,5 m acima do solo). César (1971 apud SARMIENTO & MONASTERIO, 1983) propôs o termo geocaméfita para esta forma de vida.

Em 1987, a produção de botões em H. sacarolha iniciou em novembro, durante o pico de produção de brotos, e foi elevada em

dezembro, quando a produção de brotos ainda era grande (Fig. 19a e 19c). Este fato não ocorreu em H. ovata e H. brevispira, pois nestas espécies, a produção de botões iniciou quando o brotamento começou a diminuir. Contudo, para H. sacarolha o pico de produção de botões e flores ocorreu em janeiro, quando o brotamento já era pequeno (Fig. 19c, 19d e 19a).

Observamos que alguns indivíduos que produziram muitas flores na florada de 1986, não floresceram ou produziram poucos botões e flores durante a floração de dezembro de 1987 a fevereiro de 1988. Além disso, mesmo os indivíduos que floresceram intensamente em alguns dias apresentavam poucas flores em antese (0 a 2 ou 3). Acreditamos que por estes motivos, a representação gráfica da produção de botões e flores de H. sacarolha seja tão baixa em relação à de H. brevispira e H. ovata.

Segundo a classificação dos tipos fenológicos proposta por GENTRY (1974), o padrão de floração de H. sacarolha se assemelha mais ao tipo "steady state" de floração. As espécies de Bignoniaceae deste tipo produzem poucas flores por dia durante um período de 3 a 8 semanas.

3.4.3. Biologia da Polinização.

Não foi possível presenciarmos a sequência da abertura floral em H. sacarolha, mas observamos que o início da abertura é no final da tarde e o término é na manhã do dia seguinte, com antese diurna. As primeiras flores que se abrem em um ramo são as basais das inflorescências da base do ramo, estando os botões mais jovens no ápice. Em cada inflorescência abrem de uma a três flores por dia, e em cada ramo há cerca de uma a seis flores abertas por

dia, pode não ocorrer abertura de flores nas inflorescências e nos ramos.

H. sacarolha apresenta muitas características da síndrome da ornitofilia, tais como: antese diurna, flores zigomorfas, tubulosas, com pétalas vermelhas, sem odores, produção razoavelmente grande de néctar, ausência de guia de nectário e grande distância entre o nectário e os órgãos sexuais.

Nesta espécie, as alas das pétalas são pouco desenvolvidas, e não chegam a formar uma barreira na região da fauce da flor, para evitar o escorrimento ou a dessecação do néctar. Esta função é exercida pela própria posição vertical da flor e pela proximidade dos ápices das pétalas e estreitamento do ápice do cálice (Fig. 18b).

Antese

Uma flor de H. sacarolha, durante a antese, possui pela manhã (a partir das 0700h) anteras cheias de pólen de cor amarelo (Fig. 20), bastante pegajoso e já exposto, e estigma, provavelmente, já receptivo. As pétalas estão eretas e imbricadas, de maneira a formar um tubo, que dá acesso ao interior da flor, onde está acumulado o néctar. No interior desta flor, nota-se uma claridade resultante pelo reflexo da luz do sol na parede do cálice (Fig. 21). Desta forma, numa vista frontal, a flor apresenta um círculo vermelho, formado pelos ápices das pétalas, que constitui a abertura tendo ao fundo a claridade refletida a partir da parede do cálice. Possivelmente, esses atributos indicam aos polinizadores que a flor possui néctar, pois os beija-flores as detectam facilmente.



Fig. 20) Flor de H. sacarolha em antese.



Fig. 21) Flor em antese de H. sacarolha, na qual observa-se a fauce, que é formada pelos ápices das pétalas e, ao fundo, a claridade refletida a partir da parede do cálice.



Fig. 22) Hylocharis crysura visitando uma flor de H. sacarolha e contactando com sua cabeça os órgãos sexuais desta flor.

A posição encurvada dos estames e a deiscência das anteras voltada para baixo favorece o contato dos grãos de pólen com a cabeça do beija-flor.

No dia seguinte à antese, as pétalas se encontram murchas, fechando a abertura da fauce da flor, impedindo o acesso ao interior da flor.

Não ocorrem outras mudanças florais após a polinização ou após a perda da receptividade da flor em H. sacarolha

3.4.3.1. Visitantes e Polinizadores.

Observamos três espécies de beija-flores visitando os indivíduos da população estudada: Chlorostilbon aureoventris, Hylacharis crysura e Colibri serrirostris.

O comportamento de visita é semelhante nas três espécies de beija-flor. Ao visitar uma planta, o beija-flor paira defronte e acima de um ramo florido, logo após, ele se dirige a uma flor em antese e introduz o bico por entre as pétalas até atingir o néctar na base do tubo do cálice. Nesta ocasião, o pássaro contacta o estigma e as anteras com a região superior da cabeça (Fig. 22). Em seguida, ele se afasta alguns centímetros do ramo, procurando por outra flor em antese. Após visitar todas ou quase todas as flores em antese de uma planta, ele parte para outras plantas com flores. Às vezes, eles pairam defronte de ramos floridos, mas sem flor receptiva e logo vão embora. Não sabemos, ainda, o quanto eficiente são essas espécies de polinizadores.

Provavelmente, a cor vermelha do cálice e do ápice da corola é o que atrai à longa distância os beija-flores. A curta distância, quando o beija-flor está pairando defronte e acima de um ra-

mo, possivelmente, ele identifica a flor com as pétalas eretas e com interior do tubo do cálice clareado como a que contém néctar.

Segundo GENTRY (1974), os polinizadores das espécies do tipo "steady state" de floração possuem um padrão de forrageamento "trapliner" (JANZEN, 1971), no qual o polinizador aprende a localização de uma particular planta florida e a visita todos os dias sequencialmente.

Aparentemente, a estratégia de forrageamento das três espécies de beija-flores observadas é do tipo "trapline", pois seguem uma linha de captura, que definem bem cedo de manhã quando as flores iniciam a produção de néctar. Não foi visto nenhum beija-flor defendendo território ou visitando um número restrito de indivíduos na população. Foi observado que esses beija-flores visitam nesta época, além de H. sacarolha, Bauhinia rufa e Vochysia tucanorum, que não são espécies ornitófilas. Muitas vezes, eles forrageiam ao mesmo tempo as três espécies. Talvez, este fato seja um indício de que a recompensa oferecida pela população estudada de H. sacarolha não seja suficiente para manter os beija-flores. Embora os indivíduos desta espécie se encontrem agrupados na comunidade, o número de flores com recursos por planta é muito pequeno e a distância média entre as unidades florais é muito grande. Contudo, observa-se que os beija-flores preferem as flores de H. sacarolha e isto pode ser explicado pela grande quantidade de néctar produzido em cada flor (30-90 μ l, X=47,5 μ l) e pela alta concentração de açúcares deste néctar (20 a 24%, X=22,3%).

As plantas das espécies com padrão "steady state" de floração gozam de uma alta frequência de visitas dos polinizadores e de uma maior probabilidade da ocorrência de polinização cruzada, já que o número de flores por dia por indivíduo é muito pequeno e

alto é o número de indivíduos visitados.

3.4.4. Sistema de Reprodução

Os resultados do teste de polinização controlada obtido para H. sacarolha em 1987 são mostrados na Tabela IX.

TABELA IX. Resultados do teste de polinização controlada obtidos para H. sacarolha em 1987.

| tratamento | nº de flores por teste | nº de frutos após 1 mês | nº de frutos após 3 meses (maduros) | % |
|------------------|------------------------|-------------------------|-------------------------------------|------|
| auto-polinização | 15 | 13 | 13 | 86,6 |

Este resultado indica que H. sacarolha é uma espécie auto-compatível e apresenta uma taxa de aborto muito baixa, cerca de 14% até a maturação dos frutos.

Os experimentos realizados em janeiro de 1988 mostram resultados diferentes do ano anterior (Tabela X).

TABELA X. Resultados do teste de polinização controlada obtidos para H. sacarolha em 1988.

| tratamento | nº de flores por teste | nº de frutos após 1 mês | nº de frutos após 3 meses (maduros) | % |
|---------------------|------------------------|-------------------------|-------------------------------------|----|
| polinização cruzada | 17 | 11 | 11 | 65 |
| auto-polinização | 23 | 8 | 8 | 35 |
| controle | 11 | 0 | 0 | 0 |

Estes dados confirmam a auto-compatibilidade, mas apresentam uma taxa alta de aborto, cerca de 65% para os frutos de auto-polinização e 35% para os de polinização cruzada. Ou seja, assim como em H. brevispira, pode estar ocorrendo certa vantagem das flores de polinização cruzada frutificarem, talvez, pelo fato destes frutos possuírem maior aptidão para a obtenção de recursos para se desenvolverem.

HIPÓTESES

Limitação de Recursos e Controle Materno

As diferenças entre esses resultados podem estar relacionadas com as épocas da floração em que foram realizados os testes. Estes foram efetuados no final da floração em 1987 e no início da floração em 1988. A floração em H. sacarolha progride da base para o ápice do ramo, concomitante com o crescimento do mesmo. Desta forma, as flores que se abrem no final do período de florescimento teriam maior probabilidade de produzir frutos, pois os ramos já estão desenvolvidos e não haveria mais gastos com a produção de órgãos vegetativos e com o desenvolvimento de botões, aumentando, assim, a disponibilidade de recursos para a frutificação.

Observamos que a produção natural de frutos também parece maior no final da floração, o que vem corroborar nossa hipótese.

Desta forma, podemos sugerir que a principal causa do aborto de frutos em H. sacarolha é a falta de nutrientes disponíveis para o desenvolvimento dos frutos e que a competição por nutrien-

tes, principalmente no início da floração, leva a um aborto seletivo o que, possivelmente, favorece os frutos de polinização cruzada.

Limitação do polinizador.

Acreditamos que a zigomorfia presente nos órgãos sexuais das flores desta espécie torna o sistema de transferência de pólen bastante eficiente, porque as anteras ficam arranjadas de forma a permitir, durante uma única visita do beija-flor, que a região superior de sua cabeça entre em contato com todas essas anteras. Supomos que tal região é uma área do corpo do beija-flor que possibilita boa aderência e transporte do pólen, pois é de difícil limpeza

Além disso, pelo fato da população produzir relativamente poucas flores por dia, mas com uma grande quantidade de néctar, possivelmente estimule a visita dos beija-flores a todas ou quase todas as flores da população.

Com isto, consideramos que o polinizador é eficiente e não limita a produção dos frutos em H. sacarolha.

Seleção Sexual

É possível que, devido a eficiência do sistema de transporte de pólen em H. sacarolha, não haja a necessidade de produção de um grande número de flores para aumentar o sucesso reprodutivo masculino.

Aparentemente, a intensidade da seleção contra zigotos que são produtos de auto-polinização depende da quantidade de recur-

ses disponíveis no ramo no momento da fertilização e do desenvolvimento do embrião. Essa intensidade diminuiria, então, do início para o final da floração pelos motivos já expostos.

3.5 Discussões Gerais

3.5.1. Fenologia

Para este ítem, apresentaremos uma comparação entre o comportamento fenológico das espécies estudadas.

H. sacarolha é uma espécie caducifolia, pois permanece durante toda a estação seca praticamente sem folhas. Durante a estação úmida, esta espécie cumpre todas as suas fenofases, iniciando pela formação de brotos e desenvolvimento de folhas no começo da primavera, quando estas fenofases se encontram em seu pico. Durante o verão, inicia a produção de botões e flores, que dura cerca de três meses com um pico em janeiro (Fig. 23a).

H. brevispira inicia um processo de perda de folhas durante o inverno, o qual termina no início da primavera com uma floração explosiva e com algumas folhas jovens. Diferente de H. sacarolha, produz seus botões antes do inverno, durante o outono, quando os indivíduos ainda estão cheios de folhas. Esses botões se mantêm em dormência durante todo o inverno, esperando o estímulo necessário para iniciar o período de antese (Fig. 23b).

Para H. ovata, o período de seca provoca uma certa queda das folhas. Contudo, esta espécie, ao contrário de H. sacarolha e H. brevispira, sempre mantém um número apreciável de folhas durante todo o ano. Diferente também das outras duas espécies, H. ovata mantém produção de botões e flores durante boa parte do ano. A produção de botões só se inicia quando há um número grande de folhas desenvolvidas no indivíduo e o brotamento é pequeno, assim como ocorre em H. brevispira. No entanto, diferente de H. brevispira, essa produção de botões é maior em H. ovata durante um pe-

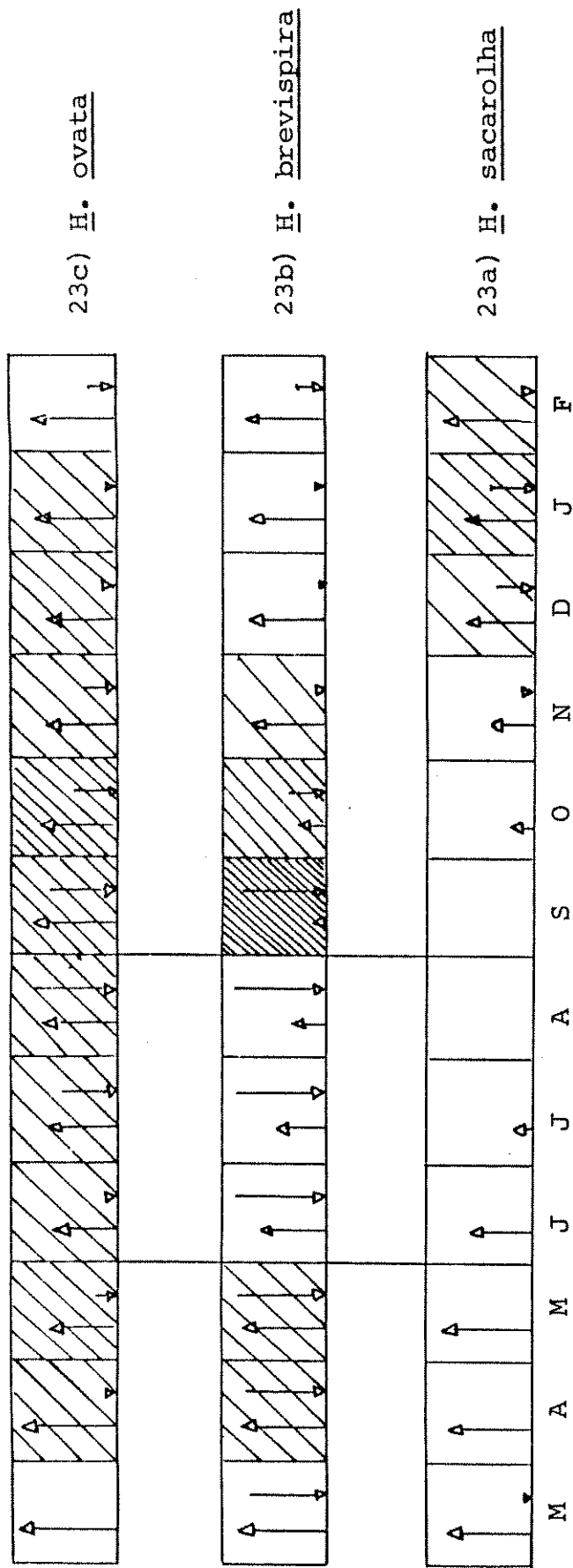


Fig. 23) - Representação diagramática das fenofases das três espécies estudadas:

- ↑ folhas desenvolvidas
 - ↓ botão
- } o tamanho da flecha indica a percentagem de ocorrência da fenofase naquele mês.
- floração - o número de linhas diagonais no quadrado indica a intensidade de floração naquele mês.

ríodo (agosto) seco e frio (Fig. 23c).

Através desses resultados, acreditamos que o efeito da sazonalidade é mais marcante em H. sacarolha e menos em H. ovata, estando H. brevispira numa posição intermediária mas, ainda, possuindo um comportamento fenológico marcadamente sazonal.

As respostas diferentes, considerando os comportamentos fenológicos entre as três espécies, estariam relacionadas certamente a estratégia adaptativa de cada uma ao tipo de ambiente em que ocorrem. Apesar das três espécies ocorrerem em localidades relativamente próximas (H. ovata em Campinas - 22 55'S, 47 03'O e H. sacarolha e H. brevispira em Mogi-Guaçu - 22 18'S, 47 13'O), que estão sob um mesmo regime climático, ou seja, Cwa de KOEPPEN (1948), cada espécie ocorre num tipo de vegetação diferente.

H. sacarolha, espécie nativa do cerrado brasileiro, obviamente possui um comportamento fenológico que a permite sobreviver em um tipo de ambiente supostamente bastante estacional, que possui um período de estresse hídrico intenso e que está sempre sujeito à ação do fogo. Apresenta, então, perda de suas folhas, presença de gemas subterrâneas, floração tardia e rápida, e cumpre todas as fenofases durante a época úmida.

Já H. ovata ocorre num tipo de vegetação (beira ou interior de mata) supostamente menos estacional, não perde todas suas folhas durante o inverno, produzindo, inclusive, elementos vegetativos e reprodutivos durante esta época.

Quanto a H. brevispira, esta ocorre em beira de mata ciliar transição para o cerrado e é possível que, em consequência disto, possua características intermediárias entre as outras duas espécies.

Conhecemos espécies de cerrado que, além de manterem suas folhas, produzem botões e florescem durante a estação seca e que existem também espécies de mata que são decíduas durante o inverno e só produzem botões e florescem na estação úmida. Porém, é certo que cada espécie se adapta a um determinado ambiente utilizando-se de um "pool" gênico que impõe certas restrições. E certamente, H. sacarolha, apesar de todas as suas características de espécie de cerrado, e H. ovata, apesar de ser uma espécie típica de mata, possuem comportamentos fenológicos semelhantes, tais como: produção de brotos em época de excedente hídrico, perda de folhas na época de deficit hídrico e produção de botões após a produção de um certo número de folhas.

Acreditamos que a época, a duração e a intensidade das fenofases estão em grande parte sob o efeito das variações das condições ambientais externas. A época, a duração e a intensidade das fenofases variam entre estas três espécies bastante relacionadas taxonomicamente, pelo fato de ocorrerem formações vegetais que respondem de maneiras diferentes às variações sazonais.

3.5.2. Biologia da polinização.

As características adaptativas ligadas à biologia floral de cada espécie estudada estão relacionadas ao porte, distribuição das inflorescências no ramo, posição da flor na inflorescência, período de antese da flor, cor das pétalas, tamanho das alas das pétalas, quantidade de néctar produzido, tamanho do "recipiente" formado pelo cálice, posição e comprimento do androginóforo.

A distribuição das flores ao longo de todo o ramo em H. brevispira facilita a localização dos ramos floridos e não impede a

visita dos beija-flores, já que estes podem voar por entre os ramos dos arbustos. Em H. sacarolha a distribuição das flores no ápice dos ramos é favorável, pois permite, auxiliada pela coloração mais atrativas de suas sépalas e pétalas, sua localização à longa distância pelo beija-flor. A atração à longa distância em H. brevispira, provavelmente, é auxiliada pelas flores vermelhas que permanecem por alguns dias nas plantas antes de sua senescência. Em H. ovata, a atração principal, provavelmente, é a coloração esbranquiçada dos androginóforos e base das pétalas das várias flores abertas por noite em uma planta.

A barreira formada pelas alas bem desenvolvidas das pétalas na fauce das flores de H. brevispira é importante, principalmente, pelo fato de serem pêndulas, evitando assim o escoamento do néctar, além de prevenir contra pilhadores. Em H. sacarolha, a barreira é formada pelo próprio cálice que é comprido e estreitado no ápice, pela proximidade do ápice das pétalas entre si e pela própria posição aproximadamente vertical da flor. Em H. ovata, as alas das pétalas pouco desenvolvidas, o estreitamento do ápice do cálice e a posição oblíqua da flor, dificulta o escoamento do néctar, entretanto, este conjunto de características permite que o néctar esteja facilmente disponível aos morcegos.

As maiores dimensões do cálice em H. sacarolha (cerca de 2,5 X 0,7 cm) do que nas outras duas espécies (cerca de 1,8 X 0,5 cm para H. brevispira, cerca de 2,3 X 0,6 cm para H. ovata), podem ser devidas à importância desta característica para a proteção do néctar e atração do polinizador. Enquanto as maiores dimensões do cálice em H. ovata em relação a H. brevispira podem ser devidas à maior quantidade de néctar que as flores daquela espécie arma-

zenam em relação às flores desta.

As características que promovem o contacto dos órgãos sexuais da flor em H. brevispira com a parte ventral do corpo dos beija-flores são as seguintes: posição pêndula, androginóforo longo (ca. de 7,0-7,5cm) e levemente encurvado, e mais próximo das três pétalas inferiores com acesso ao néctar localizando-se acima do androginóforo na fauce da flor. Já em H. sacarolha, a flor ereta, com androginóforo relativamente curto (ca. de 4,0 cm), filetes assimétricos, deiscência das anteras voltada para baixo e estiletes geniculados promovem o contacto dos órgãos sexuais com a parte superior da cabeça do beija-flor. Em H. ovata, assim como em H. brevispira, o comprimento longo do androginóforo (ca. 6,0-7,5 cm), sua proximidade com as pétalas inferiores e o acesso ao néctar localizado superiormente ao androginóforo, na fauce da flor, promovem o contacto dos órgãos sexuais com a região ventral do corpo do morcego, contudo os grãos de pólen são depositados em várias partes desta região, possivelmente devido às posições desajeitado dos morcegos ao "pairarem". O contacto dos órgãos sexuais das flores de H. ovata com os beija-flores pilhadores é dificultado, provavelmente, pelo fato da flor não ser pêndula e nem geniculada em sua base.

3.5.2.1. Quantidade e Concentração de Açúcares do Néctar.

Os limites da variação e a média da quantidade e concentração de açúcares do néctar para cada espécie estudada, estão apresentados na Tabela XI.

TABELA XI. Limites da variação e a média da quantidade e concentração de açúcares do néctar das três espécies de Helicteres estudadas.

| espécie | volume | concentração |
|----------------------|-----------------------------------|---------------------|
| <u>H. brevispira</u> | 11 - 23 μ l, X=14,7 μ l | 16,5 - 20%, X=17,9% |
| <u>H. sacarolha</u> | 30 - 90 μ l, X=47,5 μ l | 20 - 24%, X=22,3% |
| <u>H. ovata</u> | 60 - 210 μ l, X=123,5 μ l | 16 - 21%, X=18,5% |

H. ovata produz um volume muito maior de néctar do que as outras duas espécies. Sua média é quase três vezes a média de H. sacarolha e quase nove vezes a de H. brevispira. Este resultado é esperado, pois flores polinizadas por morcegos produzem sempre um grande volume de néctar.

H. sacarolha produz um volume médio de néctar (47,5 μ l) muito grande em relação ao de H. brevispira (14,7 μ l) e em relação aos de outras espécies ornitófilas apresentados por OPLER (1983) (Tab.II). O volume máximo observado em H. sacarolha (90 μ l) é bem maior que o volume máximo da espécie de maior volume na tabela de OPLER (op.cit.). Esta alta produção de néctar em H. sacarolha pode ser devida ao baixo número de flores produzidas por indivíduo por dia. Pois, segundo HEINRICH & RAVEN (1972), a distância entre as unidades florais deve estar refletida na produção de néctar por flor, ou seja, a recompensa energética deve ser proporcional ao gasto de energia que o polinizador terá em seu forra-

por indivíduo por dia é bastante grande, ou seja, a distância entre as unidades florais é bem menor, não necessitando de uma alta produção de néctar por flor. Contudo, acreditamos que a quantidade de recursos por área oferecidos por H. brevispira é muito maior que o de H. sacarolha e que este fato favorece o comportamento territorialista dos beija-flores visitantes. Um fato que reforça a hipótese acima é a diferença no tipo de forrageamento que C. aureoventris apresenta, dependendo se está forrageando numa população de H. brevispira (territorialista) ou numa população de H. sacarolha (trapliner).

A concentração de açúcar no néctar de H. sacarolha está bem dentro da variação apresentada por Baker (1975, apud VOGEL, 1983) (20-23%) para as flores ornitófilas. H. brevispira apresenta uma concentração um pouco menor. A maior concentração de açúcar, assim como o alto volume de néctar, em H. sacarolha pode estar compensando a baixa quantidade de flores abertas por dia na população, a fim de garantir a presença dos polinizadores.

3.5.3. Sistema de Reprodução

3.5.3.1. Razão pólen/óvulo

A razão pólen/óvulo obtida para cada espécie está apresentada na Tabela XII.

TABELA XII. Razão pólen/óvulo das três espécies de Helicteres estudadas.

| espécies | nº de grãos de pólen \bar{X} | nº de óvulos \bar{X} | P/O |
|----------------------|-----------------------------------|---------------------------|--------------------|
| <u>H. ovata</u> | 58×10^4 | 120 | $4,83 \times 10^3$ |
| <u>H. brevispira</u> | $32,6 \times 10^4$ | 95 | $3,43 \times 10^3$ |
| <u>H. sacarolha</u> | $15,4 \times 10^4$ | 60 | $2,56 \times 10^3$ |

Segundo a tabela apresentada por CRUDEN (1977), que relaciona o sistema de reprodução com a média da razão pólen/óvulo das espécies até então estudadas (Tabela XIII), as três espécies de Helicteres estão muito mais próximas de serem xenógamas do que autógamas ou xenógamas facultativas. Apenas H. sacarolha possui uma razão P/O intermediária entre a média das xenógamas e xenógamas facultativas.

Segundo CRUDEN (op.cit.), em taxons onde ocorrem espécies xenógamas e autógamas, as flores das espécies xenógamas e/ou auto-incompatíveis produzem mais grãos de pólen do que daquelas que são autógamas e/ou auto-compatíveis. Ao contrário, o número de óvulos destas espécies não diminui com a autogamia. Isto sugere que essa tendência evolutiva da xenogamia para a autogamia acompanha uma diminuição da taxa de grãos de pólen por óvulo.

TABELA XII - Sistema de reprodução e razão pólen/óvulo de algumas espécies de angiospermas (CRUDEN, 1977).

| Sist. de reprodução | nº de espécies | P/O | |
|-----------------------|----------------|--------|---------|
| | | (X | e D.P.) |
| Cleistogamia | 6 | 4,7 | ± 0,7 |
| Autogamia obrigatória | 7 | 27,7 | ± 3,1 |
| Autogamia facultativa | 20 | 168,5 | ± 22,1 |
| Xenogamia facultativa | 38 | 796,6 | ± 87,7 |
| Xenogamia | 25 | 5859,2 | ± 936,5 |

Em Helicteres, H. ovata possui taxa P/O maior e H. sacarolha menor, ficando H. brevispira com um valor intermediário. No entanto, pelos resultados dos experimentos de polinização controlada, verificamos que H. ovata é a espécie de maior taxa de auto-compatibilidade (cerca de 95%), seguida de H. sacarolha (cerca de 59%) e por H. brevispira (cerca de 54%). Não podemos, desta forma, considerar que entre estas três espécies a redução de taxa P/O esteja relacionada ao aumento da auto-compatibilidade, pois H. ovata, que possui a maior taxa P/O, possui também a maior taxa de auto-compatibilidade e H. sacarolha, que possui a menor taxa P/O, possui uma taxa de auto-compatibilidade menor que H. ovata.

A menor taxa P/O apresentada por H. sacarolha pode ser explicada pela redução do número e tamanho das anteras em uma região determinada do androceu de suas flores, atribuindo à flor certa zigomorfia. Conforme já mencionado, acreditamos que esta zigomorfia favoreça uma transferência de pólen relativamente eficiente.

Considerando o fato acima mencionado, é provável que no caso de H. brevispira seja necessária uma produção maior de grãos de pólen, já que seu mecanismo de transferência de pólen não é tão eficiente, uma vez que seus polinizadores recebem os grãos de pólen numa região do corpo de difícil aderência. Possivelmente, este também pode ser o motivo da grande produção de flores nesta espécie, cuja maioria é abortada e funciona como doadora de grãos de pólen.

H. ovata tem alta taxa P/O e produz um número muito grande de flores, cuja maioria é funcionalmente masculina, provavelmente, também para compensar um mecanismo pouco eficiente de transferência de pólen. Desta forma, acreditamos que a variação na ra-

zão P/O entre as três espécies de Helicteres estudadas pode estar relacionada com o grau de eficiência de seus mecanismos de transferência de grãos de pólen. Ou seja, H. ovata possuindo um mecanismo pouco eficiente, necessita produzir maior quantidade de grãos de pólen por óvulo, ao contrário de H. sacarolha, que apresenta um mecanismo bastante eficiente e que por isso não necessita produzir um número tão grande de grãos de pólen por óvulo. Reforçamos, desta forma, a suposição de CRUDEN (op.cit.) de que quanto mais eficiente é a transferência do pólen, menor deve ser a razão pólen /óvulo.

A taxa de auto-compatibilidade dessas três espécies, por sua vez, também está relacionada à eficiência do sistema de polinização; desta forma, H. ovata de menor eficiência possui a maior taxa e H. sacarolha de maior eficiência, a menor, e H. brevispira possui grau intermediário para ambos os parâmetros.

3.5.3.2. Razão pólen/óvulo e estágio sucessional

Segundo CRUDEN (1977), a razão pólen/óvulo aumenta significativamente do estágio sucessional inicial para o final; o que vem corroborar a idéia de que plantas autógamas estão adaptadas a "habitats" perturbados, plantas xenógamas a "habitats" em estágio sucessional final e as plantas pertencentes ao "espectrum" entre a autogamia obrigatória e a xenogamia obrigatória ocorrem em "habitats" em estágios sucessionais intermediários.

As três espécies de Helicteres ocorrem em "habitats" em estágios intermediários de sucessão; no entanto, possuem taxa P/O de espécies xenógamas que segundo CRUDEN (op. cit.), ocorrem em "habitats" de estágios finais de sucessão.

3.5.4. Considerações Finais.

Cada uma das espécies estudadas ocorre em um tipo de vegetação diferente; porém, todas ocorrem em fases intermediárias de sucessão destas vegetações. Os resultados dos testes de polinização controlada indicam que todas apresentam auto-compatibilidade.

Segundo OPLER et al. (1980) auto-compatibilidade é frequente em espécies nos estágios primários de sucessão secundária em mata tropical. BAWA (1974) observou que espécies auto-incompatíveis que ocupam "habitats" em estágios primários de sucessão podem possuir indivíduos auto-compatíveis e admite que variações nos sistemas de auto-compatibilidade nas espécies possuem significados adaptativos. Para esses autores, a importância de se ter auto-compatibilidade nesses "habitats" é de aumentar a probabilidade da produção de frutos e sementes, para a rápida ocupação da área em sucessão. Muitas outras sugestões sobre condições circunstanciais que favorecem autogamia para a reprodução foram propostas, tal como a falta do polinizador [(Grant, 1958; Levin, 1972; Grant & Flake, 1974 (apud WYATT, 1983))].

É lógico pensar que para as espécies de Helicteres estudadas, o estabelecimento da auto-compatibilidade possa ser devido às condições ambientais (áreas em sucessão) e à estratégia de vida que elas possuem (plantas colonizadoras). No entanto, analisando a lista das características apresentadas por Ordnuff (1969 apud WYATT, 1983), que diferem as espécies alógamas das autógamias (Tabela XIV), constatamos que as espécies de Helicteres se enquadram muito mais como espécies alógamas do que autógamias. Além

disso, acreditamos que a polinização efetuada por polinizadores que sejam bons dispersores de pólen e a ligeira hercogamia presente nas flores das três espécies promovem a reprodução cruzada em suas populações. Em H. brevispira existe, ainda, um mecanismo complexo de adaptação entre planta-polinizador que é a mudança floral, este mecanismo auxilia a dispersão dos grãos de pólen ao mesmo tempo que maximiza o forrageamento do beija-flor, entre outras vantagens já mencionadas. H. ovata possui um excelente dispersor de grãos de pólen, que pode, inclusive, permitir a polinização entre populações. Em H. sacarolha, a polinização efetuada por beija-flores "trapliners" às poucas flores abertas por indivíduo, provavelmente, induz a dispersão dos grãos de pólen e a polinização cruzada. Segundo Kress (com. pess., BAWA & BEACH, 1981), o comportamento trapliner de forrageamento dos polinizadores exclui a necessidade da auto-incompatibilidade fisiológica.

Alguns autores têm mostrado que variáveis genéticas, tais como heterozigosidade por "locus", número de alelos por "locus" polimórficos e porcentagem de "locus" polimórficos na população são maiores nas espécies alógamas do que nas autógamas (JAIN, 1976).

HAMRICK et al. (1979) analisaram a relação de três variáveis genéticas (número de alelos por "locus", porcentagem de "locus" polimórficos e índice de polimorfismo) com doze variáveis ecológicas e de história de vida (1. "status" taxonômico; 2. comprimento de geração; 3. modelo de reprodução; 4. sistema de cruzamento; 5. mecanismo de polinização; 6. fecundidade; 7. mecanismo de dispersão de sementes; 8. distribuição geográfica; 9. número de cromossomos; 10. estágio sucessional; 11. tipo de "habitat" e 12. "status" de cultivo) de 113 espécies. Através de técnicas mul-

TABELA VI. Características que frequentemente diferem espécies das autógamias (ORDNUFF, 1969 apud WYATT, 1983).

Obs: A presença dessas características nas três espécies está indicada pelos seguintes sinais.

- + - presentes nas três espécies
- @ - presentes somente em H. brevispira
- * - presentes somente em H. ovata
- # - presentes somente em H. sacarolha

| alógamas | autógamas |
|--|--|
| auto-incompatível | + auto-compatível |
| + muitas flores | # poucas flores |
| pedicelo longo | + pedicelo curto |
| + sépalas grandes | sépalas pequenas |
| + corola aberta | corola infundibuliforme, cilíndrica ou fechada |
| + pétalas grandes | pétalas pequenas |
| + pétalas emarginadas | pétalas inteiras |
| + nectários presentes | nectários reduzidos ou ausentes |
| flores perfumadas | + flores sem odor |
| @ guia de nectário conspícuo | * # guia de nectário |
| anteras longas | anteras curtas |
| + anteras de deiscência extrosa | anteras de deiscência introrsa |
| + anteras distantes do estigma | anteras adjacentes ao estigma |
| + muitos grãos de pólen | poucos grãos de pólen |
| + pólen bastantes exposto | pólen pouco exposto |
| gineceu longo | + gineceu curto |
| + estames maiores ou me- nores que do gineceu | estames e gineceu de comprimento igual |
| + estilete projetado | estiletos inclusos |

(continua na folha seguinte)

(continuação da tabela V)

| alógamas | autógamas |
|--|---|
| + área estigmática bem definida | área estigmática pouco definida |
| receptividade do estigma e deiscência da anteras assincrônicas | + receptividade do estigma e deiscência da antera sincrônicas |
| + flores com muitos óvulos | flores com poucos óvulos |
| + muitos óvulos que não formam sementes | todos os óvulos formam sementes |
| + muitos frutos abortados | não há aborto de frutos |
| + distribuição agrupada | distribuição ao acaso |
| <u>18</u> | <u>07</u> |

tivaridas, estes autores obtiveram que mecanismos de polinização e sistema de cruzamento eram as variáveis ecológicas mais correlacionadas às variáveis genéticas, seguidas de outras, tais como: comprimento de geração, dispersão de sementes e estágio sucessional. Ou seja, as espécies que possuíam maior nível de variação genética também possuíam gerações mais longas, eram alógamas, polinizadas pelo vento, frutos dispersos pelo vento e ocorriam em estágios sucessionais adiantados.

Segundo esses autores, a reprodução cruzada e a polinização pelo vento asseguram um tamanho de vizinhança grande e a produção de uma variedade de genótipos. Populações de espécies com comprimento de geração longo, geralmente consistem de representantes de muitas gerações. Se diferentes alelos ou genótipos forem favorecidos durante as fases do estabelecimento das várias gerações, plantas que sobrevivessem até a maturidade manteriam seu registro genético dos eventos evolutivos passados, o que determinaria uma variabilidade genética na população (HAMRICK et al., 1979).

Populações de plantas em estágios finais de sucessão geralmente possuem um grande número de indivíduos relativamente estáveis e, conseqüentemente, são menos afetados por deriva genética, o que pode manter alto o nível da variação genética, mais do que em populações que comumente sofrem variações em seu tamanho.

As espécies de Helicteres estudadas são perenes, mas presumivelmente não possuem comprimento de geração longo, são auto-compatíveis, a dispersão das sementes é por barocoria, ou seja, a curta distância, ocorrem em estágio sucessional intermediário e embora possuam polinizadores teoricamente bons dispersores de pólen, a auto-fecundação é inevitável e, possivelmente, importante para garantir a progênie. Desta forma, considerando os dados de

biologia reprodutiva obtidos, podemos sugerir que estas espécies são alógamas e suportam auto-fecundação.

4. CONCLUSÕES

H. brevispira

Biologia da Polinização

H. brevispira floresce por volta dos meses de setembro e outubro quando, devido a caducifolia nos meses do inverno, há poucas folhas velhas nos ramos e algumas outras ainda jovens na base das inflorescências. O padrão de floração se assemelha ao tipo "cornupia" das Bignoniaceae.

As flores são efêmeras e de antese diurna. Durante a antese, essas flores apresentam mudanças florais de importância adaptativa. É possível que essas mudanças sejam induzidas pela polinização e pelo término da receptividade da flor. As flores possuem diversas características associadas à síndrome da ornitofilia.

As espécies de beija-flores visitantes observadas foram : Chlorostilbon aureoventris, Amazilia lactea, Lophornis chalybea e Phaetornis pretrei, sendo que o mais eficiente é C. aureoventris fêmea, pois regularmente contacta o estigma e as anteras com sua cauda. C. aureoventris, macho apesar de visitar regularmente as flores de seus territórios, raramente toca nos órgãos sexuais das flores. A. lactea pode, eventualmente, polinizar as flores nas visitas em que não se apoia no androginóforo com uma das patas. P. pretrei e L. chalybea são visitantes raros e oportunistas, e provavelmente não são polinizadores.

O comportamento de forrageamento dos polinizadores de H. brevispira é territorial. Desta forma, a dispersão do pólen é mais intensa dentro dos territórios de cada beija-flor. Embora acreditemos que essa dispersão não seja tão restrita, pois o nú-

mero de plantas de cada território é grande, os indivíduos de um território mudam de um dia para outro, os beija-flores dentro de seu território estão sempre visitando todas as plantas e há invasão de um território por outros beija-flores polinizadores vizinhos, ou sem território.

Sistema de Reprodução

H. brevispira é uma espécie auto-compatível, porém existe uma certa vantagem das flores provenientes de polinização cruzada frutificarem.

Esta espécie possui uma alta taxa de aborto desde o início da frutificação, que pode ser provocada pela falta de recursos para o desenvolvimento dos frutos, ou pela ação de genes deletérios, ou também pela presença de zigotos pouco vigorosos que perdem em competição por nutrientes contra outros mais vigorosos. Estes dois últimos fatores podem representar as causas da menor taxa de produção de frutos auto-polinizados em relação aos de polinização cruzada.

A grande produção de flores nesta espécie pode ter a função de atrair e manter os polinizadores, assim como de doar grãos de pólen. Esta grande produção de flores e a alta taxa P/O possivelmente compensem a deficiência do mecanismo de transferência de pólen, colocando no sistema uma quantidade maior de grãos de pólen, para garantir a polinização.

H. ovata

Biologia da Polinização

H. ovata floresce de abril a Janeiro, porém a floração mais intensa é na primavera. Seus indivíduos não chegam a perder muitas folhas durante a época seca. O padrão de floração desta espécie se assemelha ao das espécies de Bignoniaceae polinizadas por morcegos. Das três espécies, é a que possui um comportamento fenológico menos sazonal, supostamente, devido ao ambiente pouco sazonal em que ocorre (mata).

As flores desta espécie são efêmeras e de antese noturna. Possuem diversas características associadas à síndrome da quiropterofilia. Concordamos com SAZIMA & SAZIMA (1988) de que H. ovata pode ter se derivado do estoque ornitófilo do gênero, porém, destacamos uma série de características presentes nesta espécie, que são de importância adaptativa ao sistema de polinização por morcego.

Sistema de Reprodução

Os resultados dos testes de polinização controlada indica quase que 100% de auto-compatibilidade nesta espécie, sem nenhuma vantagem para as flores de polinização cruzada frutificarem.

Esta espécie também possui uma alta taxa de aborto que, possivelmente, pode ser devido a falta de nutrientes para o desenvolvimento desses frutos e à ação de genes deletérios ou à depressão genética. Estes dois últimos fatores podem ter sido as principais causas da produção de um número menor de sementes nos frutos auto-polinizados do que nos frutos de polinização cruzada.

Consideramos que a limitação na produção de frutos possa também ser devido a uma certa ineficiência do polinizador.

Contudo, supomos que a ineficiência do polinizador em H. ovata está sendo compensada pela alta produção de flores, alta taxa P/O e alta taxa de compatibilidade. Tudo isto, provavelmente, determina a polinização de uma quantidade de flores suficiente para a produção de um número de frutos e sementes adequados à reprodução da espécie.

H. sacarolha

Biologia da Polinização

H. sacarolha é uma espécie caducifolia, pois perde todas as suas folhas na estação seca. Na estação úmida, ocorrem todas as suas fenofases, sendo o período de floração durante o verão, janeiro e fevereiro. Das três espécies estudadas, é a que possui um comportamento fenológico mais sazonal, possivelmente por ocorrer em um tipo de vegetação que, supostamente, responde de forma mais evidente às mudanças de estações. Seu padrão de floração se assemelha ao tipo "steady state" das Bignoniaceae.

A antese das flores é diurna e dura apenas um dia. Essas flores possuem diversas características associadas a síndrome da ornitofilia.

As espécies de beija-flores visitantes observadas foram: Chlorostilbon aureoventris, Hylocharis cysura e Colibri serrirostris. Aparentemente, todas essas espécies de beija-flores são eficientes como polinizadores, ou seja, tocam os órgãos sexuais da flor com a parte superior da cabeça durante a visita.

H. sacarolha produz poucas flores por indivíduo por dia e, possivelmente para compensar isto, essas flores produzem uma grande quantidade de néctar, o suficiente para atrair e manter o polinizador que, por sua vez, possui um comportamento "trapliner" de forrageamento.

Embora os indivíduos desta espécie produzam poucas flores por dia, supomos que a presença da zigomorfia torne eficiente o sistema de polinização.

Sistema de Reprodução

H. sâcarolha é uma espécie auto-compatível, mas existe uma certa vantagem das flores de polinização cruzada frutificarem, principalmente no início da floração, pois neste período ainda os ramos estão se desenvolvendo e há grandes gastos de nutrientes com a produção de órgãos vegetativos sendo, portanto, pequena a disponibilidade de recursos para a frutificação. Desta forma, aparentemente, a intensidade da seleção contra zigotos que são produtos de auto-polinização depende da quantidade de recursos disponíveis no ramo, no momento da fertilização e do desenvolvimento do embrião.

5. RESUMO.

O presente trabalho analisa diversos aspectos da biologia reprodutiva de três espécies do gênero Helicteres, H. brevispira, H. ovata e H. sacarolha. Para tanto, incluímos neste estudo testes de polinização controlada, observação do crescimento do tubo polínico, estimativa da taxa de aborto e da razão pólen\óvulo. Fizemos, também, estudos da biologia da polinização, nos quais observamos as características florais relacionadas à síndrome da polinização de cada espécie ao seu polinizador, e destacamos a importância dessas características na eficiência do mecanismo de polinização. Identificamos algumas espécies de polinizadores de H. brevispira e H. sacarolha e discutimos seu padrões de forrageamento e a importância destes no sistema reprodutivo da espécie. Obtivemos a quantidade e a concentração de açúcares do néctar de cada espécie. Acompanhamos, também, o comportamento fenológico destas três espécies.

Cada espécie ocorre em um tipo diferente de vegetação, ou seja, H. ovata é encontrada em beira de mata ou no interior de mata em estágio intermediário de sucessão, H. sacarolha ocorre em cerrado aberto e H. brevispira na beira de mata ciliar transição para cerrado. O comportamento fenológico destas espécies, aparentemente, está ligado à sazonalidade de cada vegetação.

H. brevispira e H. sacarolha são polinizadas por beija-flores, porém, o comportamento de forrageamento dos polinizadores de H. brevispira é territorial e o dos de H. sacarolha é "trapline". Isto, provavelmente, está relacionado ao número de flores abertas por dia e por indivíduo de cada espécie e a qualidade e quantidade do néctar disponível por flor aos polinizadores. O padrão de forrageamento desses polinizadores interfere no fluxo de pólen de

população, porém, não nos foi possível estimá-lo.

É conhecido, na literatura, que H. ovata é polinizada por morcego (Glossophaga soricina) e que suas flores tem muitas características semelhantes às das espécies ornitófilas de Helicteres; contudo, sugerimos que existam algumas outras características associadas ao seu sistema de polinização, que são de importância adaptativa e, possivelmente, permitem a polinização de um número adequado de flores para a reprodução desta espécie.

As três espécies possuem auto-compatibilidade, sendo que H. ovata apresenta a maior taxa e H. sacarolha a menor. Isto pode estar relacionado à eficiência do sistema de polinização dessas espécies, pois consideramos que H. sacarolha possui o sistema de transferência de pólen mais eficiente das três espécies estudadas, que permite inclusive a troca de pólen entre vários indivíduos na população. Já H. ovata apresenta o sistema de polinização menos eficiente, e uma taxa alta de auto-compatibilidade auxiliaria na produção de sementes. H. brevispira possui características intermediárias entre estas.

Provavelmente, a alta taxa de aborto nas três espécies é causada, principalmente, pela falta de nutrientes disponíveis para o desenvolvimento de muitos frutos. As maiores taxas em H. brevispira e H. ovata estão, presumivelmente, relacionadas à grande produção de flores que estas duas espécies apresentam. A maior parte dessas flores pode possuir a função de doar pólen e atrair os polinizadores. Destacamos esta função como particularmente importante para a eficiência do sistema de polinização de H. ovata.

As três espécies apresentam razão pólen/óvulo de espécies alógamas. Nossos dados sugerem que as espécies estudadas possuem um sistema de reprodução alógamo, embora, permitam auto-fecundação.

6. SUMMARY.

The reproductive biology of three species of the Helicteres (H. brevispira, H. ovata e H. sacarolha) was studied in its various aspects. Thus, experiment of controlled pollination was carried out, observation of pollen-tube development in the style and the abortion rate and the pollen/ovule ratios evaluated. The floral biology of these species was also studied with emphasis on the adaptative floral characteristics and its relevance to the efficiency of the pollination mechanism of each species. Nectar production was estimated for each taxon. The fenology of these three Helicteres species was observed for, at least, one year.

The fenological pattern of these species is probably related to the sazonalidade of the type of vegetation where they occur. H. ovata grows at the edge of forest or in forest at an intermediate stage of succession, H. sacarolha is found in open "cerrado" while H. brevispira at the edge of gallery forest transition to "cerrado".

H. brevispira is pollinated by territorialist foraging behavior hummingbirds, like Chlorostilbon aureoventris and eventually by Amazilia lactea, whilst H. sacarolha is pollinated by Hylocharis chrysura, Colibri serrirostris and Chlorostilbon aureoventris, wich have trapline foraging behavior when visiting population of this species. This different behavior presented by these pollinators is, probably, associated with the number of opened flowers per day, per individual and with the amount of nectar of each flower is available to the hummingbird.

H. ovata was reported to be pollinated by bats (Glossophaga soricina) and that its floral atributs did not fit entirely the

quiropterophyly syndrome. However, it was suggested here that some characteristics revealed to be adaptative of this syndrome since it allow flower pollination in a sufficient number for the regular reproduction of the plant species.

The three species of Helicteres studied showed to be self-compatible, through at different rate H. ovata presenting the highest rate whilst H. sacarolha the lowest. This situation can be related to the efficiency of the pollination mechanism of these species. H. sacarolha has the most efficient system of pollination allowing pollen transference between various individuals of a population, in contrast with the situation showed by H. ovata. The highest self-compatible rate of the latter species would then, contribute to increase the fruit production. H. brevispira has intermediate characteristics.

The high abortion rate showed by these Helicteres species is related to the nutrient available for the natural development of fruits. H. brevispira and H. ovata with the higher rate of abortion produce a large amount of flower but, a great number of them functioning as pollen donors or as attractants. This situation is particularly relevant to the efficiency of pollination mechanism of H. ovata.

The three species studied have the pollen/ovule ratio characteristic of alogamic taxa. The data obtained that they are alogamic species with certain degree of selfing.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.

- AKER, C.L., 1982. Regulation of flower, fruit and seed production by a monocarpic perennial, *Yucca whipplei*. J. Ecol., 70: 357-372.
- ALVIM, P.T., 1964. Perioicidade do crescimento das árvores em climas tropicais. In: Congresso da Sociedade Botânica do Brasil, 15. Porto Alegre. Anais, pag:405-422.
- ANGELY, I., 1970. Flora Analítica e Fitogeográfica do Estado de São Paulo, 3:489-496. Ed. Phytom.
- BAWA, K.S., 1974. Breeding Systems of Tree Species of a Lowland Tropical Community. Evolution, 28:85-92.
- & BEACH, J.H., 1981. Evolution of sexual systems in flowering plants. Ann. Mo. Bot. Gard., 68: 254-274.
- & WEBB, C.J., 1984. Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns, Amer. J. Bot., 71(5):736-751.
- COPE, F.W., 1962. The mechanism of pollen incompatibility in *Theobroma cacao* L., Heredity, 19:157-182.
- COSTA, N.L.M., 1981. Revisão das espécies do gênero *Helicteres* L. (Sterculiaceae) que ocorrem na região Sudeste do Brasil. Tese de Mestrado, Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- CRONQUIST, A., 1981. An integrated systems of classification of flowering plants, pag. 352-356. Columbia Univ. Press., New York.
- CRUDEN, R.W., 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. Evolution, 31(1):32-46.
- FAEGRI, K. & PIJL, L. van der, 1976. The principles of pollination ecology. Second revised edition. Pergamon Press. Oxford.
- FEINSINGER, P. & COLWELL, R.K., 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. Amer. Zool., 18: 779-795.
- FOURNIER, L.A., 1974. Un método cuantitativo para la medicion de características fenológicas en arboles. Turrialba, 24:422-423.
- GENTRY, A.H., 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. Biotropica, 6:64-68.
- GORI, D.F., 1983. Post-pollination phenomena an adaptative floral. In C.E. Jones & R.J. Little [ed.], Handbook of Experimental Pollination Biology, pag. 31-49. Nostrand

- Reinhold Company, New York.
- GOTTSBERGER, G., 1971. Colour change of petals in Malvaviscus arboreus flowers. Acta Bot. Neerl., 20:381-388.
 - GRANT, V., 1975. Genetics of flowering plants. Columbia Univ. Press, New York.
 - , 1981. Plant Speciation. Columbia Univ. Press, New York.
 - GRIBEL, R., 1986. Ecologia da polinização e da dispersão de Caryocar brasiliense Camb. (Caryocaraceae) na região do Distrito Federal. Tese de mestrado, Universidade de Brasília, Brasília - D.F..
 - HAMRICK, J.L., LINHART, Y.B. & MITTON, J.B., 1979. Relationships between life history characteristics and electrophoretically detectable genetic in plants. Ann. Rev. Ecol. Syst., 10: 173-200.
 - HEINRICH, B., 1981. The energetics of pollination. Ann. Mo. Bot. Gard., 68: 370-378.
 - & RAVEN, P.H., 1972. Energetics and pollination ecology. Science, 176:597-602.
 - HEITHAUS, E.R., OPLER, P.A. & BAKER, H.G., 1974. Bat activity and pollination of Bauhinia pauletia: plant-pollinator coevolution. Ecology, 55:412-419.
 - HUTCHINGS, M.J., 1986. The Structure of plant populations. In: M.J. Crawley [ed.], Plant Ecology, cap.4, pag.97-136. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
 - JACOB, V.J., 1973. Self-incompatibility mechanisms in Cola nitida. Incomp. Newsl., 3: 60-61.
 - JAIN, S.K., 1976. Evolution of inbreeding in plants. Ann. Rev. Ecol. Syst., 7:468-495.
 - JANZEN, D.H., 1967. Synchronization of sexual reproduction of tree within the dry season in Central America. Evolution, 21:620-637.
 - 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. Science, 171:203-205.
 - 1977. A note on optimal mate selection by plants. Amer. Nat., 11: 365-371.
 - 1978. Seeding patterns of tropical trees. In P.B. Tomlinson and M.H. Zimmerman [ed.], Tropical trees as living systems, pag.:83-128. Cambridge University Press, Cambridge.
 - KNIGHT, R. & ROGERS, H.H., 1955. Incompatibility in Theobroma cacao L., Evolution, 21:493-499.

- KOEPPEN, W., 1948. Climatologia. Ed. Fundo de Cultura Economica, México.
- LEE, T.D. & BAZZAZ, F.A., 1982. Regulation of fruit and seed production in an annual legume, Cassia fasciculata. Ecology, 63:1364-1373.
- LEVIN, D.A., 1979. Pollinator foraging behavior: genetics implications plants. In: O.T. Solbrig et al. [ed.], Topics in Plant Population biology, pag. 131-156. Columbia University Press, New York.
- 1981. Dispersal versus gene flow in plants. Ann. Mo. Bot. Gard., 68:233-253.
- & KERSTER, H.W., 1974. Gene flow in seed plants. Evol. Biol., 7:139-220.
- LINHARD, Y.B., 1973. Ecological and behavioral determinants of pollen dispersal in hummingbird-pollination Heliconia. Amer. Nat., 107:511-523.
- LLOYD, D.G., 1972. Breeding systems in Cotula L. (Compositae, Anthemideae) I. The array of monoclinal and diclinal systems. New Phytol, 71:1181-1194.
- 1980. Sexual strategies in plants I. An hypothesis of serial adjustment of maternal investment during one reproductive session. New Phytol., 86:69-79.
- LONGMANN, K.A. & JENIK, K., 1974. Tropical forest and its environment. Longman, 196p.
- MAEDA, J.M., 1985. Manual para uso da câmara de Neubauer para contagem de pólen em espécies florestais. Depto de Silvicultura, Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- MULCAHY, D.L., 1979. The rise of the angiosperms: a genealogical factor. Science, 206:20-23.
- 1983. Models of pollen tube competition in Geranium maculatum. In L. Real [ed.], Pollination Biology, pag. 152-162. Academic Press. Orlando, Florida.
- NETTANCOURT, D., 1977. Incompatibility in angiosperms. Springer-Verlag, Berlin.
- OMETTO, J.C., 1981. Bioclimatologia vegetal. Piracicaba, Agronômico Cêres.
- OPLER, P.A., 1983. Nectar production in a tropical ecosystem. In: B. Bentley & T. Elias [ed.], The Biology of Nectaries, pag. 30-79. Columbia University Press, New York.
- BAKER, H.G. & FRANKIE, G.W., 1980. Plant reproductive characteristics during secondary succession in neotropical lowland forest ecosystems, Biotropica, Tropical Sucession, 40-46.

- RADFORD, A.E. et al, 1974. Vascular Plant Systematics. Harper & Row Publishers, New York.
- RICHARDS, A.J., 1986. Pollination biology and gene flow. In Plant Breeding Systems, pag. 135-188. George Allen & Unwin Publishers Ltd., Londres.
- SARMIENTO, G. & MONASTERIO, M., 1983. Life forms and phenology. In F. Bourlière [ed.], Tropical Savannas, pag. 79-108. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.
- SAZIMA, M. & SAZIMA, I., 1974. Quiropterofilia em Lafœnsia pacari St.Hil. (Lythraceae), na serra do Cipó, Minas Gerais. Ci. Cult., 27(4):405-416.
- _____ 1988. Helicteres ovata (Sterculiaceae). Pollinated by bats in southeastern Brazil, Acta Bot., 43, 269-271.
- SCHEMKE, D.W., 1980. Floral ecology and hummingbird pollination of Combretum farinosum in Costa Rica. Biotropica, 12(3):169-181.
- SCHUMANN, K., 1886. Helicteres in Mart. Fl. Bras., 12(3):11-18. tab. 1-6.
- STEPHENSON, A.G., 1980. Fruit set, herbivory, fruit reduction, and the fruiting strategy of Catalpa speciosa (Bignoniaceae). Ecology, 61:57-64.
- _____ 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. Ann. Rev. Ecol. Syst., 12: 253-279.
- _____ & BERTIN, R.I., 1983. Male competition, female choice and sexual selection in plants. In L. Real, Pollination Biology, pag. 110-140, Academic Press., Orlando, Florida.
- STEBBINS, G.L., 1950. Variation and Evolution in plants. Columbia Univ. Press, New York.
- TARODA, N. & GIBBS, P.E., 1982. Floral biology and breeding system of Sterculia chicha St.Hil. (Sterculiaceae). New Phytol., 90:735-743.
- TOMLINSON, P.B., PRIMACK, R.B. & BUNT, J.S., 1979. Preliminary observations on floral biology in mangrove Rizophoraceae, Biotropica, 11 (4):256-277.
- UDOVIC, D., 1981. Determinants of fruit set in Yucca whipplei: reproductive expenditure vs. pollinator availability. Oecologia, 48:389-399.
- VOGEL, S., 1983. Ecophysiology of zoophic pollination. In: O.L. Lange et al. [ed.], Physiological plant ecology III, pag. 560-611, Springer-Verlag Berlin, Heidelberg Alemanha.

