

**UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS**  
**INSTITUTO DE BIOLOGIA**



**CARLA MAGIONI FRACASSO**

**BIOLOGIA DA POLINIZAÇÃO E REPRODUÇÃO DE ESPÉCIES DE MELASTOMATACEAE DO PARQUE NACIONAL DA SERRA DA CANASTRA (MG)**

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo(a) candidato (a) Carla Magioni Fracasso. e aprovada pela Comissão Julgadora.

**TESE APRESENTADA AO INSTITUTO DE BIOLOGIA DA UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS PARA OBTENÇÃO DO TÍTULO DE DOUTOR EM BIOLOGIA VEGETAL**

**ORIENTAÇÃO: PROF<sup>A</sup>. DR<sup>A</sup>. MARLIES SAZIMA**

**CAMPINAS, 2008**

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA  
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP

**F841b**

Fracasso, Carla Magioni

Biologia da polinização e reprodução de espécies de Melastomataceae do Parque Nacional da Serra da Canastra (MG) / Carla Magioni Fracasso. – Campinas, SP: [s.n.], 2008.

Orientador: Marlies Sazima.  
Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. Polinização. 2. Reprodução. 3. Heteromorfismo. 4. Melastomataceae. 5. Polinização vibrátil. I. Sazima, Marlies. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

(scs/lb)

**Título em inglês:** Pollination and reproductive biology of Melastomataceae from Serra da Canastra National Park (MG).

**Palavras-chave em inglês:** Pollination; Reproduction; Heteromorfism; Melastomataceae; Buzz pollination.

**Área de concentração:** Biologia Vegetal.

**Titulação:** Doutor em Biologia Vegetal.

**Banca examinadora:** Marlies Sazima, Ângela Borges Martins, Renato Goldenberg; Leandro Freitas; Mardliore Tanara Pinheiro dos Santos.

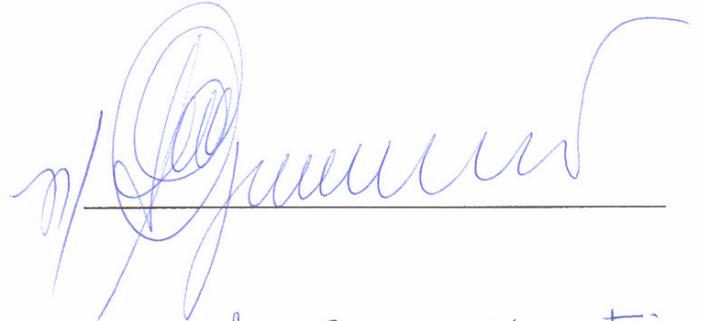
**Data da defesa:** 27/02/2008.

**Programa de Pós-Graduação:** Biologia Vegetal.

Campinas, 27 de fevereiro de 2008.

**BANCA EXAMINADORA**

Profa. Dra. Marlies Sazima



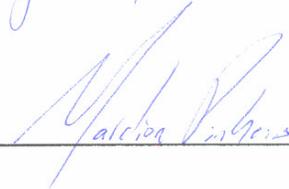
Profa. Dra. Ângela Borges Martins

Ângela Borges Martins

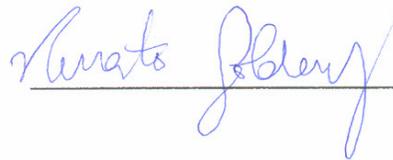
Prof. Dr. Leandro Freitas



Dra. Mardiore Tanara Pinheiro dos Santos



Prof. Dr. Renato Goldenberg



Prof. Dra. Eliana Regina Forni Martins

---

Prof. Dr. Emerson Ricardo Pansarim

---

Dra. Julie Henriette Antoinette Dutilh

---

## AGRADECIMENTOS

Agradeço à Marlies Sazima pela orientação, apoio, carinho, confiança e, sobretudo pelo exemplo diário de gentileza, respeito e profissionalismo,

Ao curso de Pós-graduação em Biologia Vegetal do Instituto de Biologia da Unicamp pela oportunidade concedida,

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo pela Bolsa e Auxílio à Pesquisa concedidos e imprescindíveis na elaboração deste trabalho,

À FAEPEX-Unicamp pelo auxílio concedido no início do trabalho,

Aos professores que participaram da pré-banca e banca examinadora, Ângela Borges Martins, Leandro Freitas, Mardiore Tanara Pinheiro dos Santos e Renato Goldenberg e Sandra Maria Carmello Guerreiro,

Aos docentes do Departamento de Botânica do Instituto de Biologia da Unicamp pela contribuição para a minha formação,

Ao IBAMA e ao Chefe do Parna-Canastra Joaquim Maia Neto pelas licenças de pesquisa e coleta concedidas para o trabalho de campo no Parque Nacional da Serra da Canastra,

A todos os funcionários do IBAMA de São Roque de Minas que facilitaram os estudos e muitas vezes protegeram os experimentos desenvolvidos no campo,

Ao Elossandro Coelho, assistente de campo, amigo querido, por cuidar dos experimentos de campo na minha ausência e me manter informada sobre as florações, incêndios e acontecimentos no Parque,

A todos os que me receberam como uma velha amiga, em especial à Doraci, Seu Antônio, Luis Felipe, Alisson, Solang, Renilda e Toninho,

À Iara Bressan pelo suporte técnico,

Aos colegas do departamento,

Ao Rogério Lupo pelas belíssimas ilustrações,

Aos meus pais que fizeram muito mais do que podiam para que eu tivesse a tranquilidade de viajar com a certeza de que minhas filhas estariam bem. Ao meu pai que diversas vezes me acompanhou e ajudou no trabalho de campo, idealizou e construiu alguns aparatos que facilitaram muito o trabalho,

Às minhas filhas, Indra e Aila que suportaram minha ausência durante as viagens ao campo e durante os meses finais de redação e impressão da tese, mas sempre estiveram prontas pra me dar carinho,

Ao meu querido amigo companheiro Rogério pelas lições compartilhadas e caminhos que percorremos juntos. Com a sua compreensão, apoio e carinho tudo ficou mais fácil,

A todos aqueles que direta ou indiretamente contribuíram com o trabalho,

*Muito obrigada!*

## ÍNDICE

|   |     |
|---|-----|
| RESUMO .....  | VI  |
| ABSTRACT .....  | VII |
| INTRODUÇÃO .....  | 1   |
| REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....  | 3   |
| CAPÍTULO I - Fenologia reprodutiva de espécies simpátricas de Melastomataceae no Parque Nacional da Serra da Canastra, MG ..... | 6   |
| RESUMO .....  | 7   |
| INTRODUÇÃO .....  | 8   |
| METODOLOGIA .....   | 9   |
| RESULTADOS E DISCUSSÃO .....  | 11  |
| REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....  | 13  |
| FIGURAS E TABELAS .....   | 17  |
| CAPÍTULO II - Biologia reprodutiva de espécies simpátricas de Melastomataceae .....   | 22  |
| RESUMO .....  | 23  |
| INTRODUÇÃO .....  | 24  |
| METODOLOGIA .....   | 24  |
| RESULTADOS E DISCUSSÃO .....  | 27  |
| REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....  | 45  |
| FIGURAS E TABELAS .....   | 49  |
| CAPÍTULO III - Heteromorfismo floral e polinização de <i>Macairea radula</i> (Melastomataceae) .....                            | 63  |
| RESUMO .....  | 64  |
| INTRODUÇÃO .....  | 65  |
| METODOLOGIA .....   | 66  |
| RESULTADOS E DISCUSSÃO .....  | 68  |
| REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....  | 72  |
| FIGURAS E TABELAS .....   | 77  |

**Resumo** - Esse trabalho traz informações sobre a fenodinâmica reprodutiva, as relações entre polinizadores e flores e o sistema reprodutivo em espécies de Melastomataceae ocorrentes no Parque Nacional da Serra da Canastra, em Minas Gerais. A sazonalidade expõe as plantas a mudanças periódicas na qualidade e abundância de recursos. Havia espécies em flor ao longo do ano com extensa sobreposição de floradas, porém o pico de intensidade dessa fenofase concentrou-se em curtos períodos. Não houve correlações significativas entre os fatores climáticos e essa fenofase, indicando que a floração dessas espécies provavelmente seja restringida por características filogenéticas do grupo. estames dos dois verticilos não têm distinção funcional e a disposição do androceu confere à flor simetria radial ou zigomorfa. De maneira geral, os polinizadores possuem tamanho corporal suficiente para agarrar o conjunto de elementos reprodutivos e, ao mesmo tempo, contatar o estigma antes da coleta de pólen. Todas as espécies são homogâmicas, contudo o pólen é liberado gradualmente durante a antese e o estigma, receptivo por longo período, pode receber pólen exógeno em mais de uma visita, aumentando potencialmente a quantidade de grãos aderidos às papilas estigmáticas, e conseqüentemente de óvulos fertilizados. Mudanças de cor foram resultantes da senescência floral e não induzidas pela polinização. Não houve frutificação por autopolinização espontânea, nem por agamosperma. As espécies são auto-compatíveis em variados graus, exceto *Microlicia viminalis*, cujos dados são insuficientes para determinar seu sistema reprodutivo. Tanto em flores manipuladas quanto sob condições naturais ocorreu alta taxa de sementes viáveis. As abelhas visitantes apresentaram comportamento de forrageio e adequação morfológica às flores de Melastomataceae, com exceção de *Trigona* sp. que não vibra e corta as anteras pilhando o pólen. As abelhas maiores são polinizadoras de flores de todos os tamanhos, ao contrário das abelhas menores que atuam polinizando flores pequenas, mas pilham flores maiores. Em uma segunda visita à mesma flor, todas as abelhas foram responsáveis pelo aumento na formação de frutos e principalmente, no número de sementes. A eficiência específica como polinizador de cada abelha, bem como sua frequência são fatores indispensáveis para que seja possível determinar a contribuição real de cada visitante, bem como para caracterizar sua atuação como polinizador ou pilhador. Em *Macairea radula* ocorrem três formas florais, duas delas com reciprocidade nas alturas de um dos verticilos de estames e estilete. A terceira forma floral apresenta características intermediárias aos outros dois morfos. A hercogamia é considerada o principal modo de promover a polinização cruzada e, até o presente estudo, não havia relatos de heteromorfismo floral em Melastomataceae. Os morfos ocorrem em proporções semelhantes e a frequência de visitas das abelhas entre eles é similar. A deposição diferenciada de pólen no corpo dos polinizadores aumentaria a chance de transferência eficiente inter-morfos, resultando em polinização cruzada.

Palavras-chave – Polinização, reprodução, heteromorfismo, Melastomataceae, polinização por vibração

**Abstract** – This study examines the reproductive phenology, pollination ecology, and mating systems of 10 species of Melastomataceae that occur in the Serra da Canastra National Park, Minas Gerais. Seasonality exposes plants to periodic changes in quality and abundance of resources. Flowers of many species can be found throughout the year, but there are well-defined peaks of abundance. There are species with extensive flowering periods throughout the year, but the peaks are short. There are no significant correlations between climatic factors and phenology, which suggests that flowering, may be constrained by phylogeny. Stamens in the two whorls lack a functional distinction, and their arrangement confers radial or zygomorphic symmetry to the flowers. Generally, pollinators are large enough to grasp the stamens and stigma simultaneously before vibrating to collect pollen. Anther dehiscence and stigma receptivity are synchronous, but pollen is released gradually and stigmas remain receptive for an extended period, thereby increasing pollination and fruit-set. Flower color changes with age (senescence) and is not hastened by pollination. There was no production of fruit either by self-pollination or agamospermy. Except for *Microlicia viminalis* (for which data are insufficient to determine its mating system), all species are self-compatible. High values of viable seeds were obtained from both hand-pollinated flowers and those pollinated under natural conditions. The visiting bees showed morphological and behavioral adaptations to pollinate the flowers of Melastomataceae, except *Trigona* sp., which did not vibrate, but rather pierced anthers to steal pollen. In general, larger bees are pollinators of large and small flowers, whereas smaller bees pollinate small flowers but rob large flowers of pollen. For all bee species, second visits to the same flower increased fruit-set and seed number. To determine the actual effectiveness of each visitor, it is necessary to measure its efficiency and frequency, as well as its behavior as a pollinator or pollen robber. Three flower morphs occur in *Macairea radula*, two of which show reciprocal heights of one of the stamen whorls and style. The third morph displays intermediate characteristics. This is the first report of floral heteromorphism in Melastomataceae. The morphs occur in similar frequencies and bees visit them at similar rates. Differential pollen deposition on the bodies of pollinators promotes pollen transfer between morphs, resulting in cross-pollination.

Key-words – Pollination, reproduction, heteromorphism, Melastomataceae, buzz pollination

## Introdução

A biologia da polinização abrange o estudo dos fatores envolvidos na reprodução das plantas, desde a abertura das flores até a formação de frutos e sementes. Para tanto, é necessária a compreensão das características morfológicas florais, os eventos que ocorrem durante a antese, tais como a liberação de pólen, sua viabilidade e a receptividade estigmática, o sistema reprodutivo intrínseco da espécie, além de características comportamentais dos seus visitantes e como a frequência e a eficiência dos polinizadores interferem no processo de formação de frutos e sementes (Faegri & van der Pijl 1979).

Os visitantes florais são atraídos às plantas por diversos fatores, tais como período de floração sincrônico aos períodos de eclosão e atividade das abelhas (Faegri & van der Pijl 1979), bem como coloração e forma das flores que podem contribuir como sinais para os visitantes sobre o tipo de recurso disponível (Waser & Price 1983). A polinização depende da morfologia do visitante adequada à morfologia floral, bem como do seu comportamento de visita (Proctor & Yeo 1972).

Algumas características florais, como dicogamia e hercogamia, são interpretadas, em parte, como adaptações para reduzir autopolinizações em flores hermafroditas. Além disso, sistemas genéticos também atuam no esforço para diminuir o nível de endogamia (Richards 1997).

A família Melastomataceae tem cerca de 166 gêneros e 4 500 espécies (Renner 1993). Muitos gêneros apresentam todas as suas espécies reunidas em regiões restritas, manifestando a família uma tendência em apresentar espécies e/ou gêneros endêmicos. Esta família apresenta representantes de variadas formas de vida: árvores, ervas, lianas e epífitas (Renner 1989). A maioria das melastomatáceas apresenta flores com anteras cuja deiscência é poricida, embora algumas espécies apresentem anteras que abrem em fendas longitudinais (Renner 1989). Cerca de 70-80 espécies dessa família produzem néctar, sendo um recurso presente e disponível para os polinizadores (Renner 1993). Nestas espécies com flores geralmente pendentes, as anteras apresentam poros grandes e são rígidas, especialmente na base. A pressão exercida pela cabeça da abelha, bico de um pássaro ou patas de roedores ao tomarem o néctar sobre as anteras, resulta na expulsão do pólen que adere ao visitante (Lumer 1980, Renner 1989). A maioria das espécies nectaríferas parece ser ornitófila, entretanto, existem casos relatados de espécies polinizadas por morcegos e ratos (Renner 1989).

A biologia da polinização de Melastomataceae tem sido estudada em poucas espécies, como: *Tibouchina* spp. (Laroca 1970), *Blakea penduliflora* (Lumer 1980), *Blakea austin*, *B. penduliflora* (Lumer & Schoer 1986), *Bellucia* (Renner 1986), *Miconia stenostachya* (Baumgratz & Silva 1988), *Brachyotum* (Stiles *et. al* 1992), *Melastoma affine* (Gross 1993), *Clidemia hirta* (Ferreira *et. al* 1994), *Henriettea succosa* (Melo & Machado 1996), *Miconia calvescens* (Meyer 1998), *Miconia ciliata*

(Melo & Machado 1998), *Clidemia* spp. (Melo *et al.* 1999), *Rhexia virginica* (Larson-Brendon & Barrett 1999), *Cambessedesia hilariana* (Fracasso & Sazima 2004), *Leandra* spp., *Microlicia isophylla*, e *Tibouchina* spp. (Freitas & Sazima 2006). A maioria dos registros são apenas observações sobre os polinizadores. O registro de polinizadores de aproximadamente 52% das espécies faz parte da tese de doutorado de Renner (1989). Outros registros de polinizadores de espécies do gênero *Monochaetum* estão relacionados em um estudo sistemático do gênero (Almeda 1978). Aproximadamente 78% das espécies de Melastomataceae estudadas ou que possuem registros de polinizadores pertencem às tribos Miconieae e Melastomeae.

O sistema reprodutivo tem sido estudado em cerca de 130 espécies da família (Baumgratz & Silva 1988, Renner 1989, Gross 1993, Melo & Machado 1996, Guimarães & Ranga 1997, Melo & Machado 1998, Goldenberg & Shepherd 1998, Goldenberg & Varassin 2001, Fracasso & Sazima 2004), sendo encontradas espécies auto-compatíveis, auto-incompatíveis em variados graus e apomíticas, que são bastante evidentes neste grupo, especialmente na tribo *Miconieae* (Goldenberg & Shepherd 1998, Goldenberg & Varassin 2001). Muito pouco é conhecido do vasto número de espécies que ocorrem em habitats abertos como as formações de campos rupestres que ocorrem no Brasil, onde esta família é particularmente bem representada e onde a maioria das espécies é composta por arbustos pequenos a médios (Goldenberg & Shepherd 1998). Estudos que envolvam a análise da interação entre a biologia da polinização e o sistema reprodutivo das plantas raramente tem sido o foco de estudos ecológicos ou evolucionários (Holsinger 1996). O estudo da biologia da polinização integrado ao estudo do sistema reprodutivo pode esclarecer aspectos da dinâmica evolutiva dos sistemas reprodutivos das plantas, como demonstrado por Lloyd (1965) numa espécie em que diferenças na eficiência da transferência de pólen eram responsáveis pelas diferenças nos sistemas reprodutivos.

O estado de Minas Gerais, com área correspondente a cerca de 7% do território brasileiro, é o estado com um dos maiores potenciais hídricos do país, com 90% de sua área drenada por cinco grandes bacias (Costa *et al.* 1998). A vasta superfície, o clima, o relevo e os recursos hídricos propiciam o aparecimento de uma cobertura vegetal extremamente rica e diversa no Estado, agrupada em três grandes biomas: a Mata Atlântica, o Cerrado e a Caatinga (Costa *et al.* 1998).

O Parque Nacional da Serra da Canastra, localizado a sudoeste de Minas Gerais, é a segunda maior Unidade de Conservação do estado. Nos últimos anos, a flora desta região vem sendo investigada detalhadamente com base no levantamento das espécies (Nakajima & Romero 1998, Nakajima & Semir 2001, Romero & Martins 2002, Farinaccio & Mello-Silva 2004, Scudeller 2004, Pontes & Mello-Silva 2005), uma vez que o conhecimento se restringia apenas a algumas coleções

feitas no século passado durante a expedição de Saint-Hilaire às nascentes do Rio São Francisco (Junqueira 1975) e de outros botânicos na década de 70.

Os objetivos deste trabalho são os estudos da fenologia reprodutiva, da relação existente entre as Melastomataceae e seus visitantes florais e a determinação do sistema reprodutivo de espécies ocorrentes no Parque Nacional da Serra da Canastra.

Este tipo de estudo fornece informações sobre as relações entre polinizadores e flores de Melastomataceae que possuem arquitetura relativamente constante (Renner 1989), cujo mecanismo de polinização é, na maioria das espécies, bem conhecido (*buzz-pollination*). Contudo, o comportamento intrafloral e intrapopulacional dos visitantes (Baker 1968) e o sistema reprodutivo de espécies de Melastomataceae, principalmente em ambientes rupestres é pouco conhecido (Goldenberg & Shepherd 1998).

O trabalho divide-se em três capítulos sendo que o primeiro descreve a dinâmica de florescimento das espécies selecionadas e suas correlações com fatores abióticos. O segundo capítulo apresenta os resultados do estudo da biologia floral, enfocando o período de antese, viabilidade polínica, receptividade estigmática, tamanho, morfologia e coloração das flores, além do número de óvulos. Neste capítulo, há ainda a caracterização do sistema reprodutivo tendo em vista as interações entre os tubos polínicos e estilete, a penetração dos óvulos pelos tubos polínicos e a formação de frutos e sementes viáveis. São apresentados dados sobre os visitantes florais no que se refere ao comportamento, freqüência e como cada espécie polinizadora interfere no sucesso reprodutivo das plantas. O terceiro capítulo apresenta um estudo de caso de *Macairea radula* no qual é descrito o primeiro caso de heteromorfismo floral na família.

### Referências Bibliográficas

- Almeda, F. 1978. Systematics of the genus *Monochaetum* (Melastomataceae) in Mexico and Central America. University of California Publications in Botany, 75: 1-134.
- Baker, H.G. & Hurd, P.D.Jr. 1968. Intrafloral ecology. Annual Review of Entomology, 13: 385-414.
- Baumgratz, J.F.A. & Silva, N.M.F. 1988. Ecologia da polinização e biologia da reprodução de *Miconia stenostachya* DC. (Melastomataceae). Rodriguesia, 64/66: 11-23.
- Costa, C.M.R.; Herrmann, G.; Martins, C.S.; Lins, L.V.; Lamas, I.R., (orgs.). 1998. Biodiversidade em Minas Gerais: um atlas para sua conservação. Fundação Biodiversitas. Belo Horizonte. 95p.
- Faegri, K. & van der Pijl, L. 1979. The principles of pollination ecology. Pergamon Press, Oxford. 244p.

- Farinaccio, M.A. & Mello-Silva, R. 2004. Asclepiadoideae (Apocynaceae) do Parque Nacional da Serra da Canastra, Minas Gerais, Brasil. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo*, 22(1):53-92.
- Ferreira, S.A.N.; Antonio, I.C. & Jansen, M.R.A. 1994. Reproductive biology of *Clidemia hirta* (L.)D.Don. (Melastomataceae). *Acta Amazônica*, 24(2-4): 183-188.
- Fracasso, C.M. & Sazima, M. 2004. Polinização de *Cambessedesia hilariana* (Kunth) DC. (Melastomataceae): sucesso reprodutivo versus diversidade comportamento e frequência de visitas de abelhas. *Revista Brasileira de Botânica*, 27(4): 797-804.
- Goldenberg, R. & Shepherd, G.J. 1998. Studies on the reproductive biology of Melastomataceae in “cerrado” vegetation. *Plant Systematics and Evolution*, 211: 13-29.
- Goldenberg, R. & Varassin, I.G. 2001. Sistemas reprodutivos de espécies de Melastomataceae da Serra do Japi, Jundiá, São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 24(3): 283-288.
- Gross, C.L. 1993. The breeding system and pollinators of *Melastoma affine* (Melastomataceae), a pioneer shrub in Tropical Australia. *Biotropica*, 25: 468-473.
- Guimarães, P.J.F. & Ranga, N.T. 1993. Sistema de reprodução de *Rhynchanthera dichotoma* (Lam.)DC. (Melastomataceae). *Acta Botanica Brasilica*, 11: 41-44.
- Holsinger, K.E. 1996. Pollination biology and the evolution of mating systems in flowering plants. *In*: M.K. Hecht, *et al* (eds.). *Evolutionary Biology*. Plenum Press, New York. p.107-149.
- Junqueira, R.R. 1975. Viagem às nascentes do Rio São Francisco. Ed. Itatiaia, 192pp.
- Laroca, S. 1970. Contribuição para o conhecimento das relações entre abelhas e flores: coleta de pólen das anteras tubulares de certas Melastomataceae. *Revista Floresta*, 2: 69-74.
- Larson-Brendon, M.H. & Barrett, S.C.H. 1999. The ecology of pollen limitation in buzz-pollinated *Rhexia virginica* (Melastomataceae). *Journal of Ecology*, 87: 371-381.
- Lloyd, D.G. 1965. Evolution of self-compatibility and racial differentiation in *Leavenworthia* (Cruciferae). *Gray Herbarium of Harvard University*, 195: 3-133.
- Lumer, C. & Schoer, R.D. 1986. Pollination of *Blakea austin-smithii* and *B. penduliflora* (Melastomataceae) by small roents in Costa Rica. *Biotropica*, 18: 363-364.
- Lumer, C. 1980. Rodent pollination of *Blakea* (Melastomataceae) in a Costa Rican cloud forest. *Brittonia*, 32: 512-517.
- Melo, G.F. & Machado, I.C. 1996. Biologia da reprodução de *Henriettea succosa* DC. (Melastomataceae). *Revista Brasileira de Biologia*, 56(2): 383-389.
- Melo, G.F. & Machado, I.C. 1998. Auto-incompatibilidade em *Miconia ciliata* (L.C.Rich.)DC. (Melastomataceae). *Acta Botanica Brasilica*, 12: 113-120.

- Melo, G.F., Machado, I.C. & Luceno, M. 1999. Reproducción de tres especies de *Clidemia* (Melastomataceae) en Brasil. *Revista de Biología Tropical*, 47: 359-363.
- Meyer, J.Y. 1998. Observations on the reproductive biology of *Miconia calvescens* DC. (Melastomataceae), an alien invasive tree on the island of Tahiti (South Pacific Ocean). *Biotropica*, 30(4):609-624.
- Nakajima, J.N. & Romero, R. 1998. Floristic Inventory of Serra da Canastra National Park, Minas Gerais, Brasil. VII Congreso Latino-americano de Botânica, Ciudad do México. Resumos, p.233.
- Nakajima, J.N. & Semir, J. 2001. Asteraceae do Parque Nacional da Serra da Canastra, Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 24(4):471-478.
- Pontes, A.F. & Mello-Silva, R. 2005. Annonaceae do Parque Nacional da Serra da Canastra, Minas Gerais, Brasil. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo*, 23(1):71-84.
- Proctor, M. & Yeo, P. 1972. The pollination of flowers. Taplinger Publ. Company, New York. 418p.
- Renner, S.S. 1986. Reproductive biology of *Bellucia* (Melastomataceae). *Acta Amazonica*, 16/17:197-208.
- Renner, S.S. 1989. A survey of reproductive biology in neotropical Melastomataceae and Memecylaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 76(2): 496-518.
- Renner, S.S. 1993. Phylogeny and classification of the Melastomataceae and Memecylaceae. *Nordic Journal of Botany*, 13: 519-540.
- Richards, A.J. 1997. Plant breeding systems. George Allen & Unwin Ltd., London. 529p.
- Romero, R. & Martins, A.B. 2002. Melastomataceae do Parque Nacional da Serra da Canastra, Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 25(1):19-24.
- Scudeller, V.V. 2004. Bignoniaceae Juss. no Parque Nacional da Serra da Canastra, Minas Gerais, Brasil. *Iheringia, Série Botânica*, 59(1):59-73.
- Stiles, F.G.; Ayala, A.V. & Girón, M. 1992. Polinización de las flores de *Brachyotum* (Melastomataceae) por dos especies de *Diglossia* (Emberizidae). *Caldasia*, 17:47-54.
- Waser, N.M. & Price, M.V. 1983. Optimal and actual outcrossing in plants, and the nature of plant-pollinator interaction. *In*: C.E. Jones and R.J. Little (eds). *Handbook of experimental pollination biology*. Van Nostrand Reinhold, New York. p. 341-359.

## **CAPÍTULO I**

**Fenologia reprodutiva de espécies simpátricas de Melastomataceae no Parque Nacional da Serra da Canastra, MG.**

**Resumo** — A sazonalidade expõe as plantas a mudanças periódicas na qualidade e abundância de recursos como luz e água. Fatores climáticos, aliados à fisiologia da planta, têm sido considerados influenciadores na fenodinâmica de espécies tropicais e são considerados os que provavelmente mais afetam a floração. O objetivo desse trabalho é determinar padrões da fenologia reprodutiva de dez espécies de Melastomataceae que ocorrem no Parque Nacional da Serra da Canastra (MG). As espécies estudadas floresceram em um contínuo durante todo o ano com extensa sobreposição de floradas de até seis espécies por dois meses, porém o pico de intensidade das fenofases concentrou-se em curtos períodos (de um a três meses). Os indivíduos apresentaram-se bastante sincrônicos nos meses de pico das fenofases e pouco sincrônicos ou assincrônicos durante o período de menor intensidade. Não houve correlações significativas entre os fatores climáticos e as fenofases observadas nesse estudo, sendo possível que a fenologia de floração dessas espécies seja restringida por características filogenéticas do grupo.

**Palavras-chave** — fenologia, Melastomataceae, cerrado, floração, frutificação.

## Introdução

A fenologia é o estudo da época de ocorrência de eventos biológicos repetitivos e sua relação com variações no ambiente biótico e abiótico (Janzen 1967, Rathcke & Lacey 1985, Morellato *et al.* 1990). A sazonalidade expõe as plantas a mudanças periódicas na qualidade e abundância de recursos como luz e água. Fatores climáticos, como pluviosidade e temperatura, aliados à fisiologia da planta, têm sido considerados influenciadores na fenodinâmica de espécies tropicais (Janzen 1967, Opler *et al.* 1976, Rathcke & Lacey 1985), e são considerados os que provavelmente mais afetam a floração (Rathcke & Lacey 1985, Machado *et al.* 1997, Fenner 1998).

Os padrões fenológicos podem também ser alterados por pressões bióticas. Espécies de plantas que tem florações sobrepostas e dividem um ou mais polinizadores podem competir pela polinização (Kochmer & Handel 1986). Essa situação pode ter como conseqüências a diluição das visitas do polinizador (quando a disponibilidade do polinizador é fator limitante) e/ou a inadequada transferência de pólen, ou seja, deposição de pólen inter-específico no estigma, o que além de poder interferir na germinação do pólen da própria espécie e no crescimento do tubo polínico (Rathcke & Lacey 1985, Waser & Fugate 1986, Feinsinger & Tiebout 1991, Murphy & Aarsen 1995, McLernon *et al.* 1996, Stone *et al.* 1998), acarreta em perda de pólen para o estigma e/ou outras partes da flor de outras espécies (Rathcke & Lacey 1985, Murray *et al.* 1987, Armbruster *et al.* 1994, Murcia & Feinsinger 1996). O afastamento dos períodos de floração, além de minimizar os efeitos descritos, reduz a hibridização e a predação por herbivoria de flores e sementes (Janzen 1969, Harper 1977).

Por outro lado, a floração sincrônica de diferentes espécies pode ser vantajosa se aumentar a atratividade dos polinizadores, aumentando as taxas de visitação e formação de frutos e sementes (Rathcke 1983, Mickeliunas *et al.* 2007).

Os estudos fenológicos podem abordar populações ou comunidades e ter caráter qualitativo, no qual é levantada a época em que ocorrem as fenofases, ou quantitativo, em que as fenofases são medidas em termos de intensidade do evento (Fournier 1974, Frankie *et al.* 1974, Morellato *et al.* 1989, Morellato *et al.* 1989, Morellato & Leitão-Filho 1990) e visam estabelecer se os fatores externos funcionam como sinais para os fatores endógenos das plantas (Dias & Oliveira-Filho 1996). Nos trópicos, a maioria dos estudos tem sido conduzidos em nível de comunidade, incluindo grande número de espécies arbóreas (Frankie *et al.* 1974, Morellato *et al.* 1989, Morellato *et al.* 1989, Morellato & Leitão-Filho 1990). Poucos são os estudos fenológicos que envolvem arbustos e ervas – apesar de sua importância na diversidade e estrutura das comunidades – e/ou que comparam espécies aparentadas filogeneticamente em nível de família (Gentry 1974, Proença & Gibbs 1994, Almeida & Alves 2000, San Martin-Gajardo & Morellato 2003, Tannus *et al.* 2006).

O conhecimento sobre a fenologia de espécies de campo rupestre, uma das vegetações mais ameaçadas do cerrado (Costa *et al.* 1998), é essencial para a conservação e manejo de espécies nativas e/ou ameaçadas, uma vez que a diversidade de estratégias fenológicas contribui para a dinâmica e a estruturação das comunidades de savanas neotropicais (Oliveira 1998).

O objetivo desse trabalho é determinar os padrões da fenologia reprodutiva de espécies de Melastomataceae que ocorrem no Parque Nacional da Serra da Canastra (MG) e correlacioná-los aos fatores bióticos e abióticos.

## **Metodologia**

### *Área de estudo*

O Parque Nacional da Serra da Canastra situa-se na porção sudoeste do estado de Minas Gerais, Brasil (20°00' - 20°30'S; 46°15' - 46°00'W). Sua área total compreende 71.525 ha, com altitudes variando entre 800 e 1400m, atingindo um máximo de 1496m (Romero 2002).

O Parque é formado principalmente por chapadões sedimentares do paleomesozóico, interrompidos pelos afluentes da margem esquerda do Rio São Francisco. Esta região está em uma zona de transição climática entre o clima tropical quente das latitudes baixas e o clima temperado mesotérmico, com temperaturas médias anuais em torno de 20,4°C (fig. 1). Acima de 1000m, correspondendo aos chapadões da Serra da Canastra e seus prolongamentos, ocorre o clima subtropical moderado úmido, do tipo Cwb de Köppen. Abaixo de 1000m, correspondendo aos setores próximos do norte, leste e sul da Serra da Canastra, o clima é subtropical úmido, do tipo Cwa de Köppen. (IBDF 1981).

A área é caracterizada por dois grandes domínios geomorfológicos, os Remanescentes de Cadeias Dobradas, com dobras elaboradas em rochas proterozóicas, e a Região dos Planaltos da Canastra, com cristas, vales e barras na direção sudeste/noroeste. Em termos pedológicos, ocorre o predomínio de latossolos vermelho-amarelo distrófico, profundos e bem drenados, cambissolos distróficos, pouco desenvolvidos e moderadamente drenados, e solos litólicos distróficos, rasos e moderadamente drenados (IBDF 1981).

A vegetação é classificada em florestas semidecíduas, cerradão, cerrado, campo cerrado, campo e campo rupestre (IBDF 1981). Em um estudo de mapeamento da cobertura vegetal, as seis fisionomias citadas acima foram detalhadas em 10 subtipos vegetacionais (Romero 2000), segundo o sistema de fitofisionomias proposto por Eiten (1983).

### *Fatores Climáticos*

Os dados climáticos de temperatura e precipitação, fornecidos pelo IBAMA, mostram que durante o período de estudos, a média anual de temperatura foi de 20,4°C, variando de 12,9 a 29,9°C e a precipitação acumulada durante o mês variou de 0 a 506 mm (fig. 1). As temperaturas mais baixas foram registradas nos meses de maio a agosto e as mais altas nos meses de fevereiro a outubro de 2005, janeiro e fevereiro de 2006 e fevereiro e março de 2007. A precipitação total em 2005 e 2006 foi respectivamente, 1612,21 e 1566,96 mm enquanto o acumulo de chuva nos primeiros 10 meses de 2007 foi de 700,45 mm, bem abaixo do registrado no mesmo período dos anos anteriores. Os meses super-úmidos, ou seja, que tiveram precipitação média mensal superior a 200 mm, foram: dezembro de 2004; janeiro, fevereiro, novembro e dezembro de 2005; janeiro, abril e dezembro de 2006 e janeiro de 2007. Nos três anos de estudo as últimas chuvas ocorreram em abril e, após a seca, as primeiras chuvas iniciaram-se em setembro.

### *Fenologia*

A fenologia reprodutiva de dez espécies de Melastomataceae foi acompanhada mensalmente, de janeiro de 2005 a outubro de 2007. Foram selecionados 10 indivíduos por espécie e observados os seguintes eventos: botões desenvolvidos, flores em antese, e frutos deiscentes liberando sementes. Ocorreu um incêndio em setembro de 2006 que atingiu a área de estudo na porção leste do Parque, o que acarretou a ausência de dados de *Cambessedesia espora* subsp. *ilicifolia*, *Lavoisiera imbricata*, *Macairea radula*, *Microlicia inquinans* e *M. viminalis*, a partir deste mês. O acompanhamento dos eventos fenológicos de *Tibouchina frigidula* e *T. heteromalla* teve início em 2006.

O levantamento dos dados foi realizado por método semi-quantitativo, com cinco categorias de quantificação (0 a 4), com intervalos de 25%, chamado percentual de intensidade de Fournier (Fournier 1974). Em cada mês foi feita a soma dos valores de intensidade obtidos para todos os indivíduos de cada espécie, que foi dividida pelo número de indivíduos vezes quatro; este cálculo indica a proporção de intensidade de cada fenofase (Bencke & Morellato 2002). Foi também calculado o índice de atividade dividindo-se o número de indivíduos em cada fenofase pelo total de indivíduos amostrados. Este valor permite estimar a sincronia entre os indivíduos de uma população, ou seja, quanto mais próximo a 1, maior a sincronicidade dos indivíduos naquela fenofase (Bencke & Morellato 2002). Foram considerados não sincrônicos os eventos fenológicos com índice de atividade menor que 0,2; pouco sincrônico quando esse índice teve valores entre 0,21 e 0,6 e eventos com alta sincronia os que apresentaram valores superiores a 0,61. O Coeficiente de Correlação de Spearman foi utilizado para relacionar os eventos fenológicos com os climáticos.

## Resultados e Discussão

A época de floração e frutificação de cada espécie e os percentuais de intensidade de cada fenofase encontram-se nas figuras 2 e 3. As espécies estudadas floresceram em um contínuo durante todos os três anos com extensa sobreposição de floradas de até seis espécies durante dois meses na estação seca (maio e junho). Os indivíduos apresentaram-se bastante sincrônicos nos meses de pico das fenofases, com índices de sincronia de 0,9 a 1 e pouco sincrônicos ou assincrônicos durante o período de menor intensidade. O pico de intensidade das fenofases concentrou-se em curtos períodos (de um a três meses).

As espécies que apresentaram as florações mais extensas foram *Lavoisiera imbricata* (duração de 5-7-8 meses, respectivamente em 2005, 2006 e 2007), *Svitramia hatschbachii* (6-4-4, idem) e *Trembleya parviflora* (5-4-7, idem). As durações mais curtas de floração foram observados em *Cambessedesia espora*, *Tibouchina frigidula* e *Tibouchina heteromalla* (3-5 meses).

A floração de *Lavoisiera imbricata* se estendeu de janeiro a junho/2005, janeiro a setembro/2006 e fevereiro a setembro/2007. O pico de floração ocorreu entre abril e maio/2005, maio e junho/2006 e junho e julho/2007 e a frutificação foi observada de maio a agosto/2005 e 2006 e de junho a outubro/2007.

Quando o acompanhamento da fenologia reprodutiva foi iniciado em janeiro/2005, *Svitramia hatschbachii* se encontrava em fase reprodutiva. Sua floração se estendeu até junho/2005; o pico de intensidade dessa fenofase não pode ser determinado por não haver dados desde o início do florescimento, porém, possivelmente janeiro desse ano é um dos meses de pico de floração; em 2006 se estendeu de fevereiro a maio, com pico de intensidade em março. A queimada de setembro/2006 danificou bastante toda a população e destruiu quase totalmente a parte aérea dos indivíduos. Poucos se recuperaram e floresceram em 2007. Nesse ano, o potencial de floração foi bastante reduzido, houve pouca sincronia entre os indivíduos e os picos de intensidade de floração entre fevereiro e abril e frutificação de maio e junho não foram acentuados como nos anos anteriores.

O acompanhamento das fenofases de *Tibouchina frigidula* iniciou-se em janeiro de 2006. Essa espécie floresceu de janeiro a março em 2006 e 2007, com picos de intensidade de floração em fevereiro e frutificação em abril/2006 e março/2007. Em março/2007, apenas 50% dos indivíduos frutificaram.

A floração de *Trembleya parviflora* ocorreu de fevereiro a junho/2005, abril a julho/2006 e março a setembro/2007, com picos em março e abril, maio e junho e maio a julho desses anos, respectivamente. Os picos de frutificação foram em julho/2005 e 2006 e em setembro/2007.

As observações em *Tibouchina heteromalla* iniciaram-se em 2006. A floração ocorreu de março a junho/2006 e em fevereiro e março/2007, com picos em abril e março, respectivamente. O pico de frutificação ocorreu em junho/2006 e abril/2007 sendo que, neste último ano, apenas 40% dos indivíduos frutificaram.

Em março/2005 e 2006, *Tibouchina stenocarpa* iniciou a produção de flores que durou até junho e teve picos em abril e maio/2005 e abril/2006. Em 2007, a floração iniciou-se em maio e se estendeu até setembro, com o pico de intensidade se estendendo de maio a agosto. Os picos de frutificação ocorreram em junho/2005, entre maio e junho/2006 e setembro/2007.

*Microlicia inquinans* teve as primeiras flores em abril/2005 apresentando o pico de floração nos meses subsequentes (maio a julho). No ano seguinte, a floração foi mais curta, iniciando-se em maio, com pico em junho e término em julho. Os picos de frutificação ocorreram em agosto/2005 e julho/2006 com alta sincronia entre os indivíduos. Esta população sofreu os efeitos da queimada e, em outubro/2007, iniciou nova produção de botões.

As primeiras flores de *Cambessedesia espora* subsp. *ilicifolia* surgiram em agosto, final da estação seca de 2005; nos dois anos subsequentes a floração iniciou-se em julho. Os picos de intensidade de floração foram observados no mês imediatamente seguinte ao início da floração juntamente com os primeiros frutos maduros. O pico de frutificação ocorreu em outubro.

Também em agosto/2005 e 2006, todos os indivíduos de *Macairea radula* possuíam botões e, em dois deles havia flores. O pico de intensidade de floração ocorreu em novembro/2005 e agosto/2006. O pico de frutificação ocorreu em dezembro/2005 e outubro/2007, com 60% e 90% de sincronia entre os indivíduos, respectivamente. Após o período de estudos ainda havia flores e frutos em desenvolvimento.

Em 2005, o surgimento dos primeiros botões de *Microlicia viminalis* ocorreu em setembro e o pico de floração foi no mês seguinte. O período de frutificação se estendeu entre novembro e dezembro do mesmo ano, com 90% dos indivíduos apresentando essa fenofase. Não houve registros de floração em 2006, pois a população foi atingida pela queimada quando surgiram os primeiros botões. Em setembro/2007, surgiram os primeiros botões em 50% dos indivíduos amostrados.

As populações dessas espécies apresentaram um ciclo de floração por ano o que as caracteriza, de acordo com Newstrom *et al.* (1994), no padrão fenológico anual. Cada indivíduo apresentava muitas flores por dia representando às abelhas visitantes, grande quantidade de recursos durante a florada.

O surgimento de botões em *Cambessedesia espora*, *Macairea radula* e *Microlicia viminalis* coincidiu com o período seco. Este padrão foi encontrado em espécies de cerrado, como *Kielmeyera*

(Clusiaceae), *Byrsonima* (Malpighiaceae), *Erythroxylum* (Erythroxylaceae) (Barros & Caldas 1980, Dutra 1987, Oliveira & Silva 1993, Barros 2002) e oito espécies de Myrtaceae (Proença & Gibbs 1994). Têm-se sugerido como indutores de floração na estação seca a redução do fotoperíodo, as maiores amplitudes de temperaturas diárias e as baixas temperaturas noturnas (Fournier 1966, Janzen 1967, Daubenmire 1972).

A frutificação de *Cambessedesia espora*, *Macairea radula* e *Microlicia viminalis* ocorreu no período chuvoso, enquanto nas demais espécies, os picos de frutificação ocorreram na estação seca. Em espécies de cerrado, a frutificação parece estar relacionada com mecanismos de dispersão (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1983), ou seja, os picos de frutificação ocorrem no meio da estação seca, e a dispersão ocorre antes do período chuvoso (Oliveira 1991). Assim, a fenologia de floração, mais flexível aos fatores ambientais, seria ajustada pelo período de dispersão ambientalmente mais restrito (Oliveira 1991).

Contudo, não houve correlações significativas entre os fatores climáticos e as fenofases observadas nesse estudo (tab. 1). É possível que a fenologia de floração dessas espécies de Melastomataceae seja restringida por características filogenéticas do grupo que limitam as respostas desses taxa à seleção direcional (Kochmer & Handel 1986). A maioria dos estudos descreve uma variação individual dos períodos de floração das populações em comunidades (Ollerton & Lack 1992), assim como foi registrado nas populações desse trabalho. Assim, essas espécies podem estar sob pressões de seleção relaxadas e a variabilidade existente lhes permitiria adaptação caso surjam fortes pressões (Ollerton & Lack 1992).

### Referências Bibliográficas

- Almeida, E.M.; Alves, M.A.S. 2000. Fenologia de *Psychotria nuda* e *P. Brasiliensis* (Rubiaceae) em uma área de Floresta Atlântica no sudeste do Brasil. *Acta Botânica Brasílica*, 14(3):335-346.
- Armbruster, W.S.; Edwards, M.E. & Debevec, E.M. 1994. Floral character displacement generates assemblage structure of Western Australian triggerplants (*Stylidium*). *Ecology*, 75:315-329.
- Barros, M.A.G. & Caldas, L.S. 1980. Acompanhamento de eventos fenológicos apresentados por cinco gêneros de cerrado. *Revista Brasil Floresta*, 42:7-14.
- Barros, M.A.G. 2002. Floração sincrônica e sistemas reprodutivos em quatro espécies de *Kielmeyera* Mart. (Guttiferae). *Acta Botânica Brasílica*, 16(1):113-122.
- Bencke, C.S.C. & Morellato, L.P.C. 2002. Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. *Revista Brasileira de Botânica*, 25:269-275.

- Costa, C.M.R.; Hermann, G.; Martins, C.S.; Lins, L.V. & Lamas, I.R. 1998. Biodiversidade em Minas Gerais. Fundação Biodiversitas, Belo Horizonte. 95p.
- Coutinho, L.M. 1979. Aspectos ecológicos do fogo no cerrado. III – A precipitação atmosférica de nutrientes minerais. *Revista Brasileira de Botânica*, 2:97-101.
- Daubenmire, R. 1972. Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in north-western Costa Rica. *Journal of Ecology*, 60:147-170.
- Dias, H.C.T. & Oliveira-Filho, A.T. de 1996. Fenologia de quatro espécies arbóreas de uma floresta estacional semidecídua montana em Lavras, MG. *CERNE*, 2(1):66-68.
- Dutra, R.C. 1987. Fenologia de dez espécies arbóreas nativas do cerrado de Brasília – DF. *Brasil Florestal*, 62:23-41.
- Eiten, G. 1983. Classificação da vegetação do Brasil. Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, Brasília.
- Feinsinger, P. & Tiebout III, H.M. 1991. Competition among plants sharing hummingbird pollinators: laboratory experiments on a mechanism. *Ecology*, 72:1953-1963.
- Fenner, M. 1998. The phenology of growth and reproduction in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 1:76-91.
- Fournier, L.A. 1966. Algunas observaciones sobre la dinámica de la floración en el bosque húmedo de Villa Colón. *Revista de Biología Tropical*, 14:75-85.
- Fournier, L.A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba*, 24:422-423.
- Frankie, G.W.; Baker, H.G. & Opler, P.A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowland of Costa Rica. *Journal of Ecology*, 62:881-919.
- Gentry, A. 1974. Coevolutionary patterns in American Bignoniaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 61(3):728-759.
- Gottsberger, G. & Silberbauer-Gottsberger, I. 1983. Dispersal and distribution in the cerrado vegetation of Brazil. *Sonderbänd des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg*, 7:315-352.
- Harper, J.L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press. London. 892p.
- IBDF 1981. Plano de manejo. Parque Nacional da Serra da Canastra. IBDF, Brasília.
- Janzen, D.H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution*, 21:620-637.
- Janzen, D.H. 1969. Seed eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution*, 23:1-27.
- Kochmer, J.P. & Handel, S.H. 1986. Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. *Ecological Monographs*, 56(4):303-325.

- Machado, I.C.S.; Barros, L.M. & Sampaio, E.V.S.B. 1997. Phenology of caatinga species at Serra Talhada, PE, northeastern Brazil. *Biotropica*, 29:57-68.
- Madeira, J.A. & Fernandes G.W. 1999. Reproductive phenology of sympatric species of *Chamaecrista* (Leguminosae) in Serra do Cipó, Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 15:463-479.
- McLernon, S.M.; Murphy, S.D. & Aarssen L.W. 1996. Heterospecific pollen transfer between sympatric species in a midsuccessional old-field community. *American Journal of Botany*, 83:1168-1174.
- Mickeliunas, L.; Pansarin, E.R. & Sazima, M. 2007. Biologia reprodutiva de *Cyrtopodium polyphyllum* (Orchidaceae): uma Cyrtopodiinae polinizada por engano. *In: VIII Congresso de Ecologia do Brasil, 2007, Caxambu-MG. VIII Congresso de Ecologia do Brasil, 2007.*
- Morellato, L.P.C. & Leitão-Filho, H.F. 1990. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta mesófila na Serra do Japi, Jundiaí, SP. *Revista Brasileira de Biologia*, 50:163-173.
- Morellato, L.P.C., Leitão-Filho, H.F., Rodrigues, R.R. & Joly, C.A. 1990. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta de altitude na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo, *Revista Brasileira de Botânica*, 50:149-162.
- Morellato, L.P.C., Rodrigues, R.R., Leitão-Filho, H.F. & Joly, C.A. 1989. Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica*, 12:85-98.
- Murcia, C. & Feinsinger, P. 1996. Interspecific pollen loss by hummingbirds visiting flower mixtures: effects of floral architecture. *Ecology*, 77:550-560.
- Murphy, S.D. & Aarsen, L.W. 1995. Reduced seed set in *Elytrigia repens* caused by allelopathic pollen from *Phleum pretense*. *Canadian Journal of Botany*, 73:1417-1422.
- Murray, K.G., Feinsinger, P., Busby, W.H., Linhart, Y.B., Beach, J.H. & Kinsman, S. 1987. Evaluation of character displacement among plants in two tropical pollination guilds. *Ecology*, 68:1283-1293.
- Newstrom, L.E., Frankie, G.W. & Baker, H.G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica*, 32:811-823.
- Oliveira, P.E. & Silva, J.C.S. 1993. Reproductive biology of two species of *Kielmeyera* (Guttiferae) in cerrados of Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 9:67-79.
- Oliveira, P.E. 1991. The pollination and reproductive biology of a cerrado woody community in Brazil. PhD. Thesis. University of St. Andrews. 138p.
- Oliveira, P.E. 1998. Fenologia e biologia reprodutiva das espécies de cerrado. *In: Sano, S.M. & Pedrosa de Almeida, S. (eds). Cerrado: Ambiente e Flora. Embrapa, Planaltina, DF. p. 169-192.*

- Ollerton, J. & Lack, A.J. 1992. Flowering phenology: an example of relaxation of natural selection? *Trends in Ecology and Evolution*, 7(8):274-276.
- Opler, P.A.; Frankie, G.W. & Baker, H.G. 1976. Rainfall as a factor in the release, timing, and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *Journal of Biogeography*, 3:231-236.
- Proença, C.E. & Gibbs, P.E. 1994. Reproductive biology of eight sympatric Myrtaceae from Central Brazil. *New Phytologist*, 126:343-354.
- Ratcke, B. 1983. Competition and facilitation among plants for pollination. *In: L. Real (ed.). Pollination Biology*. New York, Academic Press. p. 305-329.
- Ratcke, B. & Lacey, E.P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16:179-214.
- Romero, R. & Martins, A.B. 2002. Melastomataceae do Parque Nacional da Serra da Canastra, Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 25:19-24.
- San Martin-Gajardo, I. & Morellato, L.P.C. 2003. Fenologia de Rubiaceae do sub-bosque em floresta Atlântica no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 26(3):299-309.
- Stone, G.N.; Willmer, P. & Rowe, J.A. 1998. Partitioning of pollinators during flowering in an African *Acacia* community. *Ecology*, 79:2808-2827.
- Tannus, J.L.S.; Assis, M.A. & Morellato, L.P.C. 2006. Fenologia reprodutiva em campo sujo e campo úmido numa área de Cerrado no sudeste do Brasil, Itirapina – SP. *Biota Neotropica*, 6(3): <http://www.biotaneotropica.org.br/v6n3/pt/abstract?article+bn02806032006>.
- Waser, N.M. & Fugate, M.L. 1986. Pollen precedence and stigma closure: a mechanism of competition for pollination between *Delphinium nelsonii* and *Ipomopsis aggregate*. *Oecologia*, 70:573-577.

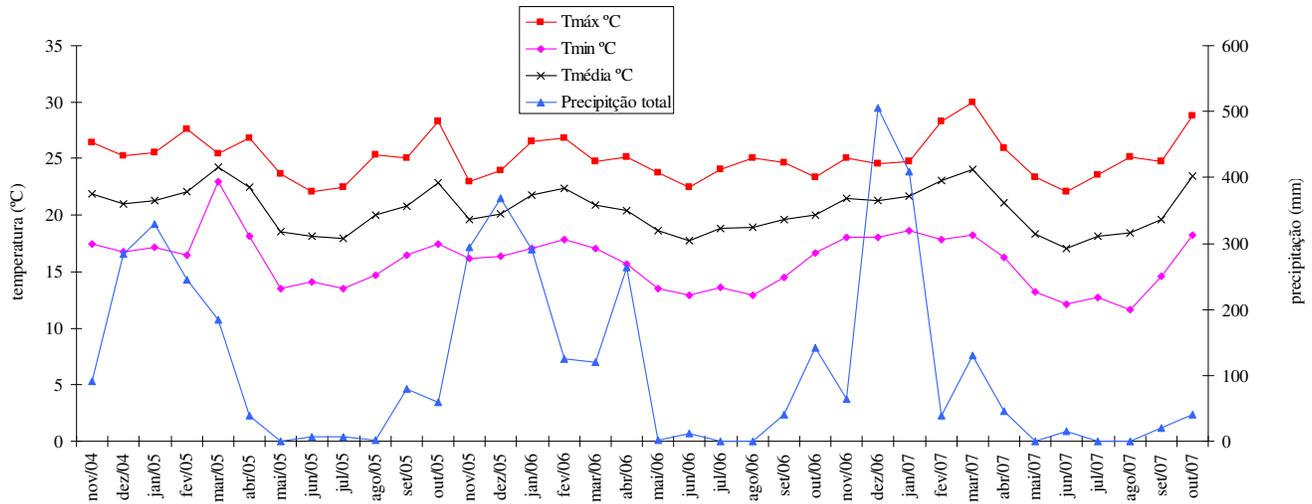


Figura 1. Médias das temperaturas máximas e mínimas, e precipitação total mensal no período compreendido entre novembro de 2004 e outubro de 2007 no Parque Nacional da Serra da Canastra (MG).

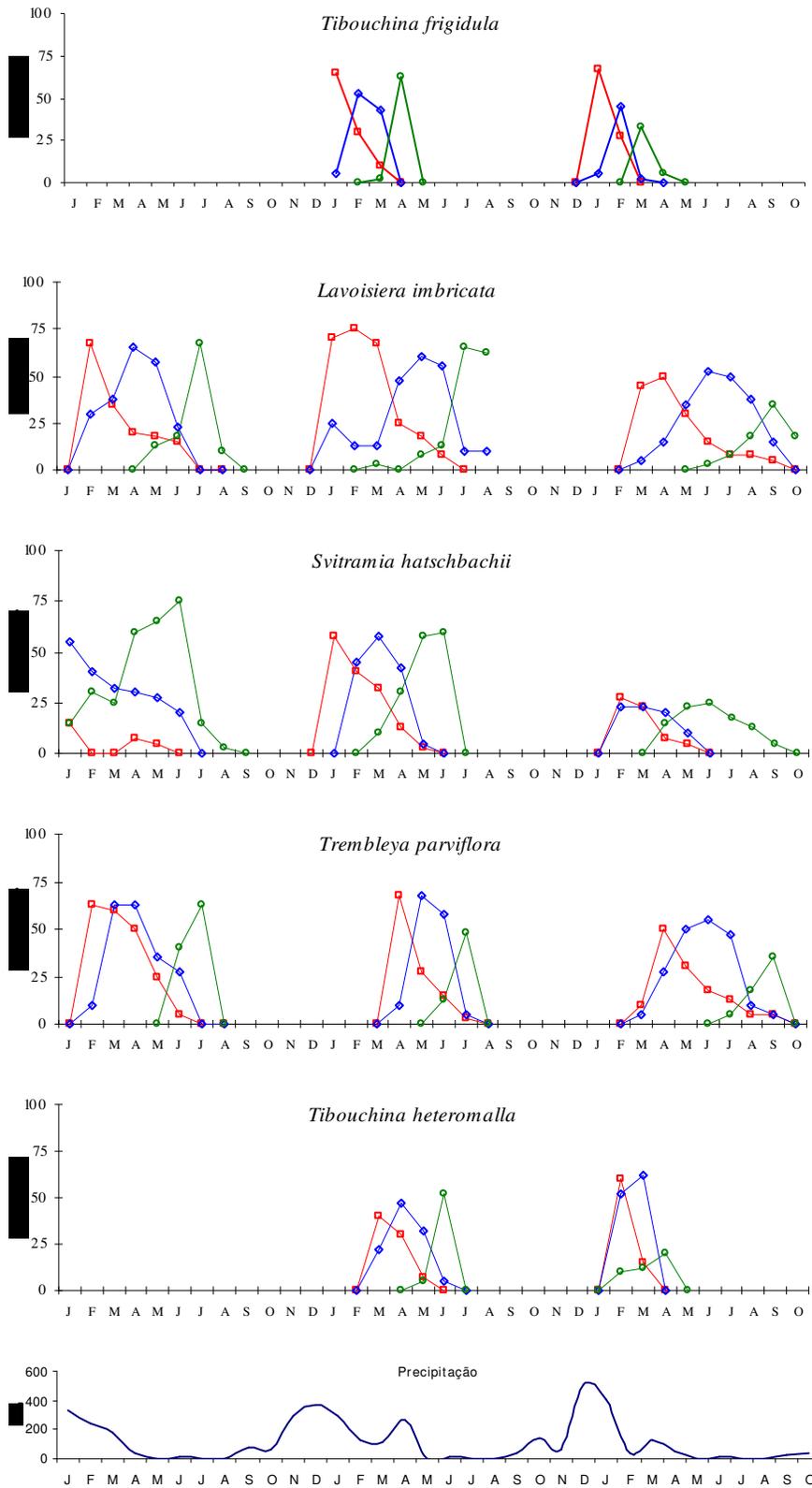


Figura 2. Representação gráfica do percentual de intensidade de Fournier para as fenofases: botão (—□—), flor (—◇—) e fruto (—○—) e da precipitação mensal entre os meses de janeiro de 2005 e outubro de 2007.

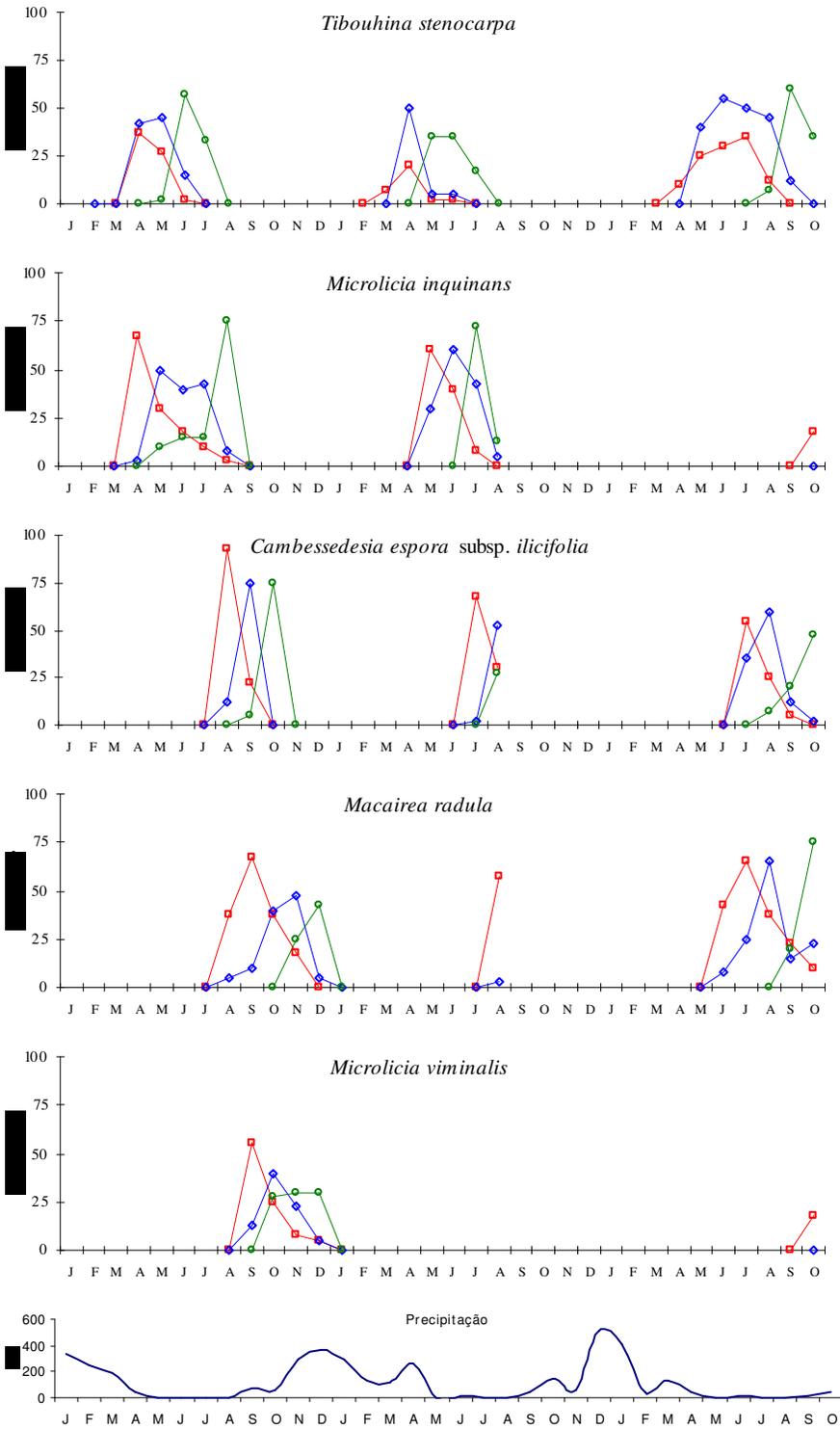


Figura 2 (cont). Representação gráfica do percentual de intensidade de Fournier para as fenofases: botão ( —■— ), flor ( —◆— ) e fruto ( —●— ) e da precipitação mensal entre os meses de janeiro de 2005 e outubro de 2007.



Tabela 1. Correlação de Spearman entre os fatores climáticos (precipitação e temperatura média) e as fenofases (floração e frutificação).

| Espécies   | Floração         |           | Frutificação     |           |
|--|------------------|-----------|------------------|-----------|
|  | Precipitação(mm) | Tméd (°C) | Precipitação(mm) | Tméd (°C) |
| <i>Cambessedesia espora</i> subsp. <i>ilicifolia</i> | -0,48            | -0,25     | -0,22            | 0,05      |
| <i>Lavoisiera imbricata</i>                          | -0,40            | -0,32     | -0,57            | -0,56     |
| <i>Macaírea radula</i>                               | -0,18            | -0,17     | -0,21            | 0,06      |
| <i>Microlicia inquinans</i>                          | -0,61            | -0,50     | -0,56            | -0,41     |
| <i>Microlicia viminalis</i>                          | -0,03            | -0,12     | 0,52             | 0,03      |
| <i>Svitramia hatschbachii</i>                        | 0,17             | 0,36      | -0,35            | -0,41     |
| <i>Tibouchina frigidula</i>                          | 0,30             | 0,45      | 0,21             | 0,21      |
| <i>Tibouchina heteromalla</i>                        | 0,03             | 0,11      | -0,10            | 0,06      |
| <i>Tibouchina stenocarpa</i>                         | -0,45            | -0,49     | -0,52            | 0,06      |
| <i>Trembleya parviflora</i>                          | -0,41            | -0,32     | -0,50            | -0,57     |

## **CAPÍTULO II**

### **Biología reproductiva de especies simpátricas de Melastomataceae**

**Resumo** — A família Melastomataceae, com grande concentração de espécies no Novo Mundo, tem seus representantes no Brasil ocorrendo em praticamente todas as formações vegetacionais. A maior parte das espécies de Melastomataceae possui anteras com deiscência poricida, que geralmente exigem o mecanismo de polinização por vibração para a retirada de seu pólen pelas abelhas visitantes. Este estudo apresenta a biologia da polinização e da reprodução de espécies de Melastomataceae ocorrentes no Parque Nacional da Serra da Canastra. As inflorescências de todas as espécies são acessíveis aos visitantes; os apêndices do conectivo de coloração amarela se posicionam como anteras verdadeiras em *Lavoisiera imbricata*, *Microlicia inquinans*, *Microlicia viminalis* e *Trembleya parviflora*. Os estames dos dois verticilos não têm distinção funcional. A disposição do androceu e posicionamento do estilete conferem à flor simetria bilateral. Os polinizadores possuem tamanho corporal suficiente para agarrar todo o conjunto de elementos reprodutivos, e assim contatam o estigma momentos antes de iniciar a vibração para a coleta de pólen. Todas as espécies são homogâmicas, contudo o pólen é liberado gradualmente durante a antese e o estigma, receptivo por longo período, pode receber pólen exógeno em mais de uma visita, aumentando potencialmente a quantidade de grãos aderidos às papilas estigmáticas, e conseqüentemente de óvulos fertilizados. Durante a senescência, houve abscisão da corola e dos estames. Em *Tibouchina heteromalla* a mudança de cor do centro da corola é resultante da senescência e não é induzida pela polinização. Não houve frutificação por apomixia ou autopolinização espontânea. Com exceção de *Microlicia viminalis*, cujos dados são insuficientes, as espécies são autocompatíveis em variados graus. Dos frutos formados em flores manipuladas e sob condições naturais foi observada alta taxa de formação de sementes viáveis. Com exceção de *Trigona* sp. que não vibra mas corta as anteras pilhando o pólen, as demais abelhas visitantes apresentaram comportamento de forrageio e adequação morfológica à polinização de flores de Melastomataceae. As abelhas maiores são polinizadoras de flores de todos os tamanhos enquanto as abelhas menores atuam como polinizadoras de flores pequenas e como pilhadoras de flores maiores. Em uma segunda visita à mesma flor, todas as abelhas foram responsáveis pelo aumento na formação de frutos e principalmente, no número de sementes. A eficiência específica de cada abelha, bem como sua frequência são fatores indispensáveis para que seja possível determinar a contribuição real de cada visitante, bem como para caracterizar sua atuação como polinizador ou pilhador.

**Palavras-chave** — Melastomataceae, melitofilia, polinização por vibração, eficiência, sucesso reprodutivo.

## Introdução

A família Melastomataceae, ordem Myrtales, atualmente constitui-se de 166 gêneros e aproximadamente 4500 espécies com grande concentração de espécies no Novo Mundo (Renner 1993). No Brasil, os 68 gêneros e mais de 1500 espécies, se distribuem desde a Amazônia até o Rio Grande do Sul em praticamente todas as formações vegetacionais, sendo bem representada nas formações rupestres, com alguns gêneros restritos a determinadas regiões (Romero 2001).

A maior parte das espécies da família possui anteras com deiscência poricida que geralmente exigem o mecanismo de polinização por vibração para a retirada de seu pólen pelas abelhas visitantes (Buchmann 1983). Algumas destas espécies possuem poros grandes, dos quais o pólen é facilmente retirado com o deslocamento da abelha sobre a flor (Buchmann 1983) ou até mesmo com a pressão exercida por gotas de água da chuva (Renner 1989, Gross 1993). Algumas espécies de abelhas cortam as anteras de modo a facilitarem seu acesso ao pólen (Laroca 1970, Renner 1983). Assim, pela morfologia das anteras que mantém o pólen em seu interior e muitas vezes pela hercogamia exibida por diversas espécies, as chances de ocorrer autopolinização espontânea são mínimas (Renner 1989). São encontradas espécies auto-compatíveis, auto-incompatíveis em variados graus e apomíticas, que são bastante evidentes neste grupo, especialmente na tribo *Miconieae* (Goldenberg & Shepherd 1998, Goldenberg & Varassin 2001). Dessa forma, é imprescindível para a maioria das espécies que haja um vetor de pólen, ainda que essas espécies sejam autocompatíveis.

Este estudo apresenta a biologia da polinização e da reprodução de espécies de Melastomataceae ocorrentes no Parque Nacional da Serra da Canastra: *Cambessedesia espora* subsp. *ilicifolia*, *Lavoisiera imbricata*, *Microlicia inquinans*, *M. viminalis*, *Svitramia hatschbachii*, *Tibouchina frigidula*, *Tibouchina heteromalla*, *Tibouchina stenocarpa* e *Trembleya parviflora*. O objetivo desse trabalho é relacionar os eventos florais com o sistema reprodutivo intrínseco de cada espécie, tendo em vista a contribuição dos polinizadores no sucesso reprodutivo das plantas. Algumas questões específicas foram investigadas: diferenças de coloração e morfologia das flores são fatores que restringem a guilda de visitantes? Há diferenças na viabilidade polínica entre os estames dimórficos? Há variação na velocidade de crescimento dos tubos polínicos dependendo de sua origem (endógeno/exógeno)? Qual a contribuição específica das abelhas na formação de frutos e sementes? Há variação na frequência de visitação ao longo da antese?

## Metodologia

### *Área de estudo*

O Parque Nacional da Serra da Canastra situa-se na porção sudoeste do estado de Minas Gerais (20°00' - 20°30'S; 46°15' - 46°00'W) (fig. 4). As temperaturas médias anuais ficam em torno de 20,4°C, com clima subtropical moderado úmido, do tipo Cwb de Köppen em áreas acima de 1000 m. (IBDF 1981). Durante o período de estudo a região foi caracterizada por uma estação seca entre os meses de maio a agosto, sendo o restante dos meses do ano caracterizados pela estação chuvosa (ver cap. I).

### *Morfologia e biologia floral*

As flores foram observadas quanto a sua posição na planta, tamanho relativo e coloração desde sua abertura até a murcha, além do horário de antese e duração da flor receptiva e doadora de pólen viável. A viabilidade polínica foi estimada para os dois verticilos de estames (antessépalo e antepétalo) utilizando-se corante de Alexander (Alexander 1980) e calculado o desvio padrão da média.

Foram ainda examinadas características do gineceu, como número de óvulos (n=10/espécie), além do período receptivo da superfície estigmática por meio da reação ao Sudam IV Glicerinado (Dafni 1992) em flores recém abertas (n=5) e em flores abertas há 24 horas (n=5) e há 48 horas (n=5) de cada espécie.

Exemplares das populações de cada espécie foram coletados, identificados e depositados no Herbário da Universidade Estadual de Campinas (UEC).

### *Sistema de Reprodução*

Foram realizados testes controlados de autopolinização manual, autopolinização espontânea e polinização cruzada (Dafni 1992) para verificar a formação de frutos e crescimento de tubos polínicos em comparação com flores mantidas sob condições naturais. O pólen foi retirado das anteras com auxílio de uma pinça realizando-se movimentos de "ordenha" das anteras contra uma lâmina histológica. A seguir, a lâmina com pólen foi colocada em contato com o estigma. Foi ainda verificada a ocorrência de apomixia autônoma em flores cujos estames foram cuidadosamente retirados um a um com o auxílio de uma pinça na pré-antese.

Os experimentos foram realizados entre janeiro de 2005 e agosto de 2007 no período da manhã, e as flores re-ensacadas por mais seis dias para evitar visitas. As flores tratadas e as de condições naturais foram marcadas com etiquetas de acetato, numeradas e mantidas no campo até a frutificação, sendo observados e anotados o tempo de desenvolvimento do fruto e eventuais abscisões.

A partir do número de frutos que se desenvolveram até a deiscência foi calculada a proporção fruto/flor, sendo estabelecidas as taxas de frutificação em cada tratamento. Para verificar o crescimento dos tubos polínicos, gineceus polinizados manualmente foram fixados em FAA a intervalos pré-determinados. De acordo com a técnica de fluorescência (Martin 1959), pode-se acompanhar o crescimento dos tubos polínicos e comparar os tempos de germinação dos grãos de pólen e as velocidades de crescimento dos tubos nos tratamentos. Na preparação das lâminas foi utilizado hipoclorito de sódio para clarear os ovários.

Sementes dos frutos provenientes de cada tratamento, bem como as de frutos de condições naturais foram avaliadas morfológicamente. Os óvulos que não se desenvolveram em sementes apresentam-se atrofiados. A proporção de sementes bem formadas/óvulos nas flores tratadas foi comparada à das flores em condições naturais. As sementes desenvolvidas bem como as atrofiadas, foram colocadas para germinar sobre papel filtro em placas de Petri e mantidas em germinador a luz e temperatura (28°C) constantes para a análise da viabilidade. Para todos os valores obtidos foram calculadas as medianas com máximos e mínimos.

Em *Cambessedesia espora* subsp. *ilicifolia* foram feitas até três polinizações sucessivas às mesmas flores em intervalos de 15 min entre elas para observação do crescimento dos tubos polínicos e frutificação.

### *Visitantes florais*

As atividades dos visitantes florais foram observadas em 10 indivíduos de cada população, entre os meses de janeiro de 2005 a setembro de 2007, em três períodos do dia (08:00 às 11:00h; 11:01 às 14:00h; 14:01 às 17:00h).

O comportamento dos visitantes foi registrado por meio de observações visuais diretas e de fotografias. Foram anotados o modo de abordagem à flor, o comportamento de forrageio, o comportamento ao abandonar a flor, a seqüência de flores forrageadas e a freqüência de visitas de cada espécie de abelha na população. Exemplos dos visitantes foram coletados para identificação, para análise do local de deposição do pólen em seu corpo, bem como para tomar medidas do comprimento do corpo e da largura do tórax.

Alguns procedimentos específicos foram adotados para responder questões que surgiram durante o estudo:

Em *Lavoisiera imbricata*, a frequência de visitas foi menor em flores no segundo dia de antese. Para investigar quais sinais florais poderiam ser percebidos pelos visitantes, foram comparadas as taxas de visitação de abelhas entre os seguintes tratamentos:

1. flores no primeiro e no segundo dia de antese (n=20);
2. flores disponibilizadas aos seus visitantes apenas no segundo dia de antese (n=20);
3. flores no primeiro dia de antese sem pólen; para tanto, botões foram ensacados e o pólen retirado manualmente (n=20).

Em *Microlicia inquinans*, *Svitramia hatschbachii*, *Tibouchina frigidula* e *Tibouchina heteromalla*, foi estimado o número de frutos e sementes formados em visitas de cada uma das espécies de abelhas polinizadoras, após uma e duas visitas subsequentes. As flores polinizadas foram identificadas, sendo acompanhados os frutos que se desenvolveram até a maturidade. Foram estimadas as taxas de formação de frutos e sementes viáveis. Comparando-se esses dados com a frequência de visitas e com os dados obtidos por meio de cruzamentos controlados, tem-se a contribuição individual de cada uma das espécies de abelhas visitantes no sucesso reprodutivo de *M. inquinans*, *S. hatschbachii* e *T. frigidula* e *T. heteromalla*. O número de frutos formados dessas espécies foi estimado multiplicando-se o número de visitas observadas pela taxa de frutificação específica (média entre uma e duas visitas) de cada abelha:  $n^\circ \text{ frutos} = n^\circ \text{ visitas} \times \% \text{ frutificação específica}$

O número total de sementes foi estimado multiplicando-se o número de sementes por fruto formadas a partir de polinizações de cada espécie de abelha e a quantidade de frutos estimada (nº frutos).

Em *T. heteromalla* foi observada a mudança de coloração do centro da corola em diferentes fases da antese. Para investigar se essas alterações eram percebidas pelas abelhas, foi comparada a frequência de visitas em flores disponibilizadas aos visitantes em fases distintas.

## Resultados e Discussão

### MORFOLOGIA E BIOLOGIA FLORAL

#### *Cambessedesia espora* subsp. *ilicifolia* (DC.) A.B.Martins; figura 5A

Foram selecionadas duas populações (20°15.407'S; 46°25.189'W) com 84 indivíduos esparsamente distribuídos. Ambas encontram-se em solo pedregoso, relativamente seco.

Os indivíduos apresentam porte herbáceo com 20-30 cm de altura, ereto, simples ou ramificado. As flores são solitárias, axilares, pentâmeras, de coloração amarela com aproximadamente 9-12 mm de diâmetro; o androceu é composto de 10 estames subisomorfos amarelos. As anteras são

um pouco encurvadas com ápice atenuado e conectivo espessado no dorso. O ovário, trilocular possui  $71,9 \pm 11,2$  óvulos. O estilete é curvo e o estigma é punctiforme. Essa curvatura do estilete posiciona o estigma afastado dos poros das anteras. Há tricomas glandulares no hipanto, nos filetes, no ápice do ovário e na metade inferior do estilete.

A antese inicia-se por volta das 8:00 h com o afastamento das pétalas e o posicionamento dos estames de forma radial em torno do gineceu. O pólen apresenta-se  $68\% \pm 12,49$  viável em ambos os verticilos de anteras e o estigma permanece receptivo durante, cerca de 36 h. Os frutos são cápsulas que se tornam deiscentes aproximadamente 60 dias após a polinização.

***Lavoisiera imbricata* DC.;** figura 5B

As duas populações estudadas ( $20^{\circ}15.140'S$ ;  $46^{\circ}26.018'W$ ) são constituídas, cada uma, de mais de 30 indivíduos esparsamente distribuídos. Uma delas ocorre em área de campo hidromórfico associada a afloramentos rochosos; seus indivíduos são bastante ramificados e medem 40-80 cm de altura. Outra população ocorre em solo pedregoso e mais seco; os indivíduos apresentam 15-25 cm de altura e são pouco ramificados. As flores são hexâmeras, solitárias no ápice dos ramos, de coloração rósea, com 4,0-5,8 cm de diâmetro. Os 12 estames são dimorfos e o conectivo é prolongado abaixo das tecas. O ovário é hexalocular e adnato ao hipanto até a porção mediana e tem  $775,8 \pm 84,14$  óvulos. O estilete é ereto e o estigma punctiforme se encontra no mesmo plano dos poros dos estames maiores (antessépalos). O fruto é uma cápsula loculicida, deiscente da base para o ápice.

As flores estão disponíveis aos polinizadores por volta das 09:00 h, ocasião em que as pétalas se encontram completamente distendidas e os estames dispostos em um semicírculo formando uma plataforma que as abelhas utilizam para pousar. O pólen apresenta viabilidade estimada em  $92\% \pm 6,02$  nas anteras de estames antepétalos e  $89\% \pm 5,3$  nas anteras dos estames antessépalos. O estigma está receptivo até aproximadamente 40 horas após o início da antese. Ao entardecer, por volta das 18:00 h, as pétalas se fecham reabrindo no dia seguinte. As flores que reabrem no segundo dia de antese apresentam quantidade de pólen bastante reduzida. A deiscência do fruto ocorre aproximadamente 70 dias após a polinização.

***Microlicia inquinans* Naudin;** figura 5C

As duas populações estudadas ( $20^{\circ}00.000'S$ ;  $47^{\circ}48.750'W$ ) possuem mais de 50 indivíduos subarborescentes (40-100 cm de altura) bastante ramificados. As flores são solitárias, pentâmeras, reunidas em grupos de 8-24 no ápice dos ramos; têm coloração púrpura e 2,6-4,1 cm de diâmetro. Os dez

estames são dimorfos, sendo os antessépalos maiores que os antepétalos; as anteras dos antessépalos têm coloração vinácea e dos antepétalos são amarelas. O conectivo é prolongado abaixo das tecas em ambos os verticilos de estames; nos antessépalos o conectivo possui apêndices amarelos; os filetes dos dez estames são purpúreos. O ovário é livre, trilocular, contendo aproximadamente  $366,5 \pm 50,1$  óvulos. O estilete é encurvado, róseo e o estigma punctiforme localiza-se próximo aos poros dos estames antessépalos.

As flores abrem no meio da manhã, por volta das 10:30h, com o androceu disposto na porção mediana inferior da flor. A viabilidade do pólen dos estames antepétalos é  $78\% \pm 11,5$ , enquanto a dos estames antessépalos é  $68\% \pm 2,5$ . O estigma está receptivo durante toda a antese, por aproximadamente 36 horas. Os frutos atingem a maturidade cerca de 90 dias após a polinização.

***Microlicia viminalis*** Naudin; figura 5D

Foi estudada uma população ( $20^{\circ}15.388'S$  e  $46^{\circ}25.672'W$ ) composta por mais de 50 indivíduos subarborescentes (50 cm de altura) e muito ramificados. As flores são solitárias, reunidas em grupos de até cinco no ápice dos ramos; são pentâmeras, apresentam coloração creme na base e purpúrea no restante das pétalas e diâmetro de 4,0-4,6 cm. Os dez estames que compõem o androceu são alternadamente dimorfos: os antessépalos são maiores que os antepétalos, possuem as tecas com coloração vinácea, rostro esbranquiçado, conectivo prolongado de coloração purpúrea e apêndice expandido na base com coloração amarela; os estames antepétalos possuem coloração amarela, o conectivo é ligeiramente prolongado com pequeno apêndice basal de mesma cor. Em ambos os verticilos de estames, os filetes são rosados com a porção basal de cor amarela. O ovário é trilocular e possui aproximadamente  $60 \pm 5$  óvulos; o estilete com coloração purpúrea é encurvado na porção superior. O estigma, punctiforme, localiza-se, em altura, próximo aos poros das anteras dos estames antessépalos.

A antese inicia-se por volta das 07:30h, estando as flores totalmente abertas por volta das 09:00h. Com o gradual afastamento das pétalas, os estames vão se distendendo e se posicionando na porção inferior da flor. Os estames antessépalos posicionam-se de forma que o rostro da antera apresente o poro voltado para cima. Logo abaixo se observa o estigma, separado espacialmente do conjunto de estames. O apêndice dos estames antessépalos confunde-se com os estames antepétalos, de mesma coloração. A viabilidade polínica dos estames antepétalos e antessépalos, respectivamente, é  $95\% \pm 4,4$  e  $97,01\% \pm 3,8$ . O estigma permanece receptivo durante todo o período de antese, que dura

aproximadamente 60 horas. O período de maturação e deiscência dos frutos é de aproximadamente 270 dias após a polinização.

***Svitramia hatschbachii*** Wurdack; figura 5E

A população estudada (20°00.000'S; 47°48.750'W) é constituída por mais de 60 indivíduos com 100-150 cm de altura. Os botões florais são envoltos por brácteas cuculadas, as flores pentâmeras têm coloração magenta e possuem diâmetro de 2,9-4,2 cm. Os dez estames são subisomorfos, com filetes róseos e anteras retas de cor creme; o conectivo é levemente prolongado abaixo das tecas e o apêndice é discretamente bilobado. O ovário, pentalocular, é adnato ao hipanto até a porção mediana, e possui  $1220 \pm 92,1$  óvulos; o estilete é ereto tornando-se encurvado no ápice. O estigma é truncado e localiza-se afastado dos poros das anteras.

Com o afastamento das pétalas no início da antese os estames se distendem e se posicionam agrupados na metade inferior da flor. O estilete encontra-se entre os estames, porém levemente deslocado acima deles. As flores de *S. hatschbachii* estão completamente abertas por volta das 09:00 h e duram dois dias, sendo o pólen viável ( $85\% \pm 2,05$  nos estames antepétalos e  $91\% \pm 3,2$  nos antessépalos) e o estigma receptivo num período aproximado de 48 horas. Os frutos apresentam deiscência após 70 dias.

***Tibouchina frigidula*** (Schr. et Mart.ex DC.) Cogn., figura 5F

A população de *T. frigidula* possui mais de 50 indivíduos. São subarbustos com 80-130 cm de altura, inflorescências paniculadas com 3-15 flores. As flores são pentâmeras de coloração violeta e base creme, com diâmetro aproximado de 4,8-5,4 cm. O androceu compõe-se de dez estames subisomorfos, com filetes mais claros que a coloração da corola, anteras ligeiramente curvas, conectivo prolongado abaixo das tecas e apêndice bilobado. O ovário é pentalocular e adnato ao hipanto até a porção mediana, possuindo  $1005 \pm 102,58$  óvulos; o estilete é encurvado e o estigma é punctiforme.

Conforme as pétalas se afastam e se inicia o processo de antese, os estames se distendem mantendo a disposição radial do androceu. O estilete encurva-se de maneira que o estigma permanece afastado dos poros das anteras. As flores abrem por volta das 09:00 h e duram dois dias. A viabilidade polínica foi  $78,5\% \pm 12,3$  nos estames antepétalos e  $69,9\% \pm 12,5$  nos estames antessépalos. Após cerca de 40 horas do início da antese as pétalas caem, mas o androceu e o estigma permanecem receptivos e continuam recebendo visitas. Os estames caem após aproximadamente 60 horas e o

estilete, depois de 72 horas do início da antese. Após 90 dias da polinização os frutos encontram-se deiscentes.

***Tibouchina heteromalla*** (D. Don) Cogn., figura 5G

A população estudada possui mais de 30 indivíduos da (20°00.000'S; 47°48.750'W). As flores são pentâmeras de coloração violeta com o centro esbranquiçado; medem 2,9-3,8 cm de diâmetro e possuem dez estames dimorfos. Os estames antessépalos são maiores que os antepétalos, têm anteras quase retas de coloração violeta e o conectivo prolongado abaixo das tecas; há tricomas glandulares nos filetes e no prolongamento do conectivo; 98% ± 1,5 dos grãos de pólen são viáveis. Os estames antepétalos possuem as anteras de coloração esbranquiçada e são encurvadas; 96% ± 2 dos grãos de pólen são viáveis. O ovário é pentalocular com 1400 ± 71,6 óvulos; o estilete se curva na região apical posicionando o estigma longe do poro das anteras dos estames antepétalos.

O início da antese ocorre por volta das 08:00 h, quando as pétalas se afastam e os estames vão, gradualmente, se posicionando na porção inferior da flor. O estigma permanece receptivo durante 40 horas. Conforme ocorre o envelhecimento da flor, nos dias subseqüentes à antese, seu centro, antes esbranquiçado, torna-se vermelho. Os frutos atingem a maturidade cerca de 90 dias após a polinização.

***Tibouchina stenocarpa*** (DC.) Cogn., figura 5H

A população estudada (20°15.260'S, 46°25.112'W) tem 18 indivíduos que são arvoretas com 1,5-2m de altura. As flores são pentâmeras com pétalas roxas, medem 6,4-8,3 cm de diâmetro, possuem dez estames dimorfos cujos filetes apresentam tricomas longos. Tanto os estames antessépalos quanto os antepétalos apresentam o conectivo prolongado abaixo das tecas e apêndice bilobado. O ovário é pentalocular, livre, com 2065 ± 27,12 óvulos; o estilete é reto e o estigma é truncado.

As flores iniciam a antese por volta das 07:00 h com o afastamento das pétalas e a distensão dos estames que permanecem radialmente organizados na flor. A flor dura dois dias, com 78% ± 5,3 dos grãos de pólen viáveis em ambos os verticilos de estames e o estigma receptivo. Após esse período, os estames começam a escurecer tornando-se amarronzados e as pétalas perdem a coloração roxa, tornando-se rosa-pálido. Os frutos estão maduros e liberando as sementes cerca de 120 dias após a polinização.

***Trembleya parviflora*** (D.Don.) Cong., figura 5I

Os 30 indivíduos da população estudada (20°15.260'S, 46°25.112'W) são arbustos ou arvoretas com 1,0-2,50m de altura. As flores pentâmeras com diâmetro de 1,2-1,9 cm distribuem-se em dicásios simples ao longo dos ramos; apresentam pétalas brancas com as nervuras róseas, dez estames dimorfos sendo que os antessépalos apresentam anteras de coloração vinácea, rostro esbranquiçado, conectivo prolongado abaixo das tecas e apêndice bilobado. Os estames antepétalos possuem anteras e rostro de cor amarela, conectivo prolongado abaixo das tecas e apêndice bilobado. O ovário é pentalocular, livre, com  $399,9 \pm 39,77$  óvulos; o estilete é encurvado e o estigma, punctiforme, localiza-se abaixo do nível dos poros dos estames antessépalos.

As numerosas flores de *T. parviflora* abrem no início da manhã, por volta das 07:00 h. Os estames dispõem-se na metade inferior da flor; os antessépalos possuem viabilidade polínica de  $98\% \pm 5,6$  enquanto os antepétalos tem  $65\% \pm 11,0$  de grãos de pólen viáveis. O estigma permanece receptivo durante todo o período de antese por aproximadamente 36 horas, quando as peças florais sofrem abscisão. Os frutos se tornam deiscentes cerca de 90 dias após a polinização.

De um modo geral as flores de todas as espécies apresentam-se expostas fora da folhagem, o que torna as flores acessíveis aos visitantes. A morfologia floral é típica da família Melastomataceae e está relacionada à síndrome de polinização por vibração (Buchmann & Hurley 1978), cujo recurso disponível é o pólen produzido em grandes quantidades e liberado em forma de nuvem.

As cores rósea, púrpura, violeta e roxa refletem as antocianinas e são comuns na família e típicas de flores visitadas por abelhas (Renner 1989). Flores amarelas surgiram repetidamente em espécies isoladas na família, como é o caso de *Cambessedesia espora* subsp. *ilicifolia*; esta coloração está diretamente relacionada à atração por abelhas (Faegri & van der Pijl 1979).

Os apêndices do conectivo de coloração amarela se posicionam como anteras verdadeiras em *Lavoisiera imbricata*, *Microlicia inquinans*, *Microlicia viminalis* e *Trembleya parviflora*. Segundo Vogel (1978), o mimetismo dos apêndices do conectivo com anteras seria uma estratégia de engano dos polinizadores. Assim, enquanto vibram os falsos estames, o pólen fértil contido nas anteras verdadeiras seria aderido ao abdome do animal. Esses apêndices, bem como o heteromorfismo freqüentemente encontrado entre os verticilos de estames em espécies de Melastomataceae, levaram alguns autores (e.g. Proctor & Yeo 1972, Baker 1978, Faegri & van der Pijl 1979) a lançar a explicação de que o dimorfismo morfológico das anteras estaria refletindo o dimorfismo funcional do seu pólen. Assim, o pólen das anteras mais vistosas seria inviável e coletado pelas abelhas, sendo destinado à alimentação das suas larvas. Por outro lado, o pólen contido nas anteras mais inconspícuas, viável e depositado no

ventre da abelha, seria destinado à polinização. Entretanto, os resultados de viabilidade polínica obtidos nesse estudo revelaram que a porcentagem de pólen viável é alta em ambos (sendo o mínimo 68% nos estames antepétalos de *Trembleya parviflora*) e, portanto, nessas espécies de Melastomataceae, não foi verificada distinção funcional do pólen. Contudo, a distinção na morfologia dos dois verticilos de estames resulta em uma deposição de pólen em uma superfície mais ampla no corpo do visitante, aumentando as chances de ocorrer polinização. Cabe ressaltar que a viabilidade polínica foi estimada com base na reação a um corante e que pode ser superestimada, como demonstrado por Bittencourt Jr. (2003) em um experimento no qual os grãos de pólen foram mantidos em estufa por 48h e tiveram sua germinabilidade nula enquanto sua corabilidade permaneceu acima de 90%. Assim, um método mais apropriado para verificar a funcionalidade dos grãos é a verificação de germinação *in vivo* de grãos de pólen nos distintos verticilos de estames por meio de polinizações manuais controladas.

Todas as espécies estudadas apresentaram o posicionamento dos estames no botão floral típico de Myrtales, ou seja, estames curvados com as pontas das anteras posicionadas entre o hipanto e o ovário (APGII 2003). A disposição do androceu e o posicionamento encurvado do estilete conferem à flor simetria bilateral que permite aos polinizadores um pouso adequado e posicionamento específico de modo que conseguem agarrar todos os elementos reprodutivos (Renner 1989, Melo & Machado 1996). O posicionamento do estilete em conjunto com o androceu na metade inferior da flor também ocorre em espécies como, *Cambessedesia hilariana* e *Comolia ovalifolia* (Fracasso & Sazima 2004, Oliveira-Rebouças & Gimenes 2004). A simetria zigomorfa também pode ser observada em flores de *Henriettea succosa*, porém o androceu se posiciona no lado superior da flor, oposto ao estilete (Melo & Machado 1996).

No início da manhã, quando as temperaturas encontram-se baixas, as anteras ainda apresentam-se úmidas. Para que o pólen possa ser retirado é imprescindível o seu dessecamento (Heslop-Harrison 1979), que ocorre com o aumento da temperatura por volta das 09:00-10:00 h, período em que as abelhas começam a visitar as flores. O posicionamento dos estames em sincronia com a perda d'água do pólen é um fator importante que contribui para tornar eficiente a visita das abelhas (Fracasso & Sazima 2004).

A homogamia, ou seja, a simultaneidade da funcionalidade das partes femininas e masculinas é esperada em flores cujo recurso floral é unicamente o pólen (Renner 1989) e foi encontrada em todas as espécies analisadas. O pólen é liberado gradualmente durante toda a antese, de modo que haja pólen disponível para várias visitas de abelhas, maximizando sua dispersão (Harder & Barrett 1996). Ao mesmo tempo, o estigma, que está receptivo durante toda a antese, pode receber

pólen exógeno em mais de uma visita, aumentando potencialmente a quantidade de grãos aderidos às papilas estigmáticas e conseqüentemente de óvulos fertilizados.

Existem três tipos básicos de alterações nas características florais que ocorrem durante a antese: (1) processo de senescência, que envolve mudanças na cor, no término de produção de odores, alteração na orientação da flor e colapso de partes da flor e abscisão da corola; (2) aceleração das alterações decorrentes dos processos de senescência induzidas pela polinização; (3) alterações não induzidas, mas que coincidem com o término de receptividade estigmática ou viabilidade polínica (Gori 1983). Em todas as espécies observadas, houve abscisão da corola e dos estames. Em *Tibouchina heteromalla* a mudança de cor do centro da corola é resultante da senescência e não é induzida pela polinização (ver Visitantes Florais). O estigma permaneceu receptivo por dois dias, ou seja, mesmo após a mudança de coloração do centro da corola.

A organização floral dessas espécies de Melastomataceae requer uma série de adaptações morfológicas, fisiológicas e temporais para que a polinização seja garantida.

#### SISTEMA DE REPRODUÇÃO

A germinação do pólen, independente de sua origem (autógamo ou xenógamo), ocorre dentro de uma (*Lavoisiera imbricata*, *Tibouchina heteromalla* e *Trembleya parviflora*) a duas horas (demais espécies) após a polinização. Em *Cambessedesia espora*, quando a primeira carga de pólen foi manualmente colocada no estigma, os grãos não permaneceram aderidos (fig. 6A). Após 15 min da primeira polinização, uma nova carga polínica foi colocada no estigma e, desta vez, alguns grãos ficaram aderidos (fig. 6B). Após mais 15 min, outra carga de pólen foi colocada no estigma: aderiram muitos grãos e, após aproximadamente 60 min, havia muitos tubos polínicos desenvolvidos (fig. 6C). Das 30 flores manipuladas, apenas as dez (cinco autopolinizadas e cinco de polinizações cruzadas) que receberam três cargas polínicas consecutivas desenvolveram frutos.

O período de floração de *C. espora* ocorre entre junho e outubro, meses que ocorrem ventos fortes no alto da serra. A superfície estigmática é papilosa e seca, assim, a fixação dos grãos de pólen ocorre após o desenvolvimento inicial do tubo polínico como descrito em *C. hilariana* (Fracasso & Sazima 2004). Frequentemente ao fazer os cruzamentos manuais, a carga polínica era varrida com o vento, o que pode explicar a ausência de pólen nos estigmas dos experimentos na primeira polinização. Possivelmente, situação semelhante deve ocorrer em condições naturais, ou seja, dependendo das condições climáticas, o pólen pode não aderir aos estigmas após uma visita de abelha. Há ainda a possibilidade da vibração produzida pelas abelhas ser necessária para auxiliar a fixação dos grãos. Por outro lado, o fato de serem necessárias ao menos três deposições consecutivas de pólen para que haja o

desenvolvimento de tubos polínicos e a formação de frutos, aumenta as chances de receber pólen exógeno (Richards 1997), aumentando por fim as taxas de xenogamia.

O período decorrido entre a germinação e a penetração dos tubos polínicos nos óvulos varia muito entre as espécies (tab. 3) e parece haver correlação entre o tempo decorrido entre a polinização e a penetração com o tamanho do estilete (fig. 8), o que aparentemente evidencia uma velocidade padrão para essas espécies de Melastomataceae. A velocidade de crescimento dos tubos polínicos foi semelhante em autopolinizações e polinizações cruzadas, ou seja, não houve diferenças no tempo decorrido entre a polinização e a penetração dos tubos polínicos nos óvulos (fig. 7).

*Microlicia inquinans* teve 16% de frutificação em flores autopolinizadas manualmente e 81% em polinizações cruzadas (tab. 3, fig. 9A). Esses dados sugerem que seja parcialmente auto-compatível, com certo grau de seleção da progênie proveniente de polinizações cruzadas.

Não houve frutificação decorrente de autopolinizações em *M. viminalis* (tab. 3, fig. 9A), cujos dados referem-se às investigações preliminares sobre sua biologia reprodutiva realizadas em 2005. Dessa forma, parece prematura a conclusão acerca do modo como *M. viminalis* se reproduz.

Em *Cambessedesia espora*, *Lavoisiera imbricata*, *Tibouchina heteromalla*, *T. stenocarpa* e *Trembleya parviflora*, os resultados dos cruzamentos indicam que sejam auto-compatíveis, uma vez que a porcentagem de frutos formados por autopolinização manual foi próxima à frutificação em experimentos de polinização cruzada e foi observado o crescimento e penetração dos tubos polínicos de maneira regular e semelhante entre os tratamentos realizados (tab. 3, fig. 9A).

Não houve formação de frutos por autopolinização espontânea ou por apomixia autônoma nas espécies estudadas, o que prediz a dependência de abelhas para se reproduzirem sexuadamente (tab. 3). A disposição do androceu e gineceu, aliada à morfologia tubular das anteras, torna as chances de autopolinização espontânea muito baixas ou nulas em espécies de Melastomataceae (Renner 1989).

Houve, em *Lavoisiera imbricata* e *Trembleya parviflora*, o início de desenvolvimento de alguns ovários de flores emasculadas. Entretanto, em um estágio mais avançado do desenvolvimento, esses frutos foram abortados (fig. 10).

Em *Cambessedesia espora*, as flores emasculadas e as referentes aos testes para autopolinização espontânea foram sendo abortadas ao longo do desenvolvimento dos frutos (fig. 10). Nas demais espécies, as flores desses mesmos tratamentos sofreram abscisão durante as primeiras semanas de desenvolvimento (fig. 10).

O abortamento de flores autopolinizadas ocorreu em maiores porcentagens e/ou em menos tempo do que as flores que receberam polinização cruzada para todas as espécies, exceto em *Trembleya parviflora* (fig. 10). Em flores mantidas sob condições naturais, o abortamento ocorreu tardiamente em

*C. espora*, *L. imbricata* e *M. inquinans*; nas demais espécies o abortamento dessas flores foi imediato e ocorreu em períodos semelhantes ao abortamento de flores emasculadas e/ou apenas ensacadas (fig. 10).

O abortamento de frutos ou flores recém polinizadas não reflete necessariamente o fracasso na polinização (Bawa & Webb 1984). A auto-esterilidade pode ser consequência de um sistema genético de auto-incompatibilidade ou depressão endogâmica regular (Bertin et al. 1989). Em plantas que se reproduzem sexuadamente o pólen que fertiliza os óvulos tem origem incerta e freqüentemente há muitos grãos endógenos. O reconhecimento e a rejeição do próprio pólen podem ainda variar de acordo com a idade do estigma e do pólen, idade da flor, período do ano ou por condições ambientais, como temperatura (Stephenson & Bertin 1983, Stephenson *et al.* 2000). Um número crescente de estudos a respeito dos SI tem demonstrado sua atuação após a entrada do tubo polínico no ovário e até mesmo após sua penetração no óvulo, fato que parece estar restrito às floras tropicais ou subtropicais (Seavey e Bawa 1986). Um exemplo disso ocorre em *Anchusa officinalis* (Boraginaceae), na qual não foram verificadas diferenças no crescimento dos tubos polínicos entre polinizações incompatíveis (autopolinizações e polinizações cruzadas ilegítimas) e as polinizações cruzadas legítimas e, embora em se tratando de uma planta auto-incompatível, muitos tubos polínicos resultantes de autopolinizações alcançaram os óvulos (Schou & Phillip 1983).

Vários estudos recentes envolvendo espécies com auto-esterilidade ovariana têm procurado distinguir entre auto incompatibilidade pós-zigótica e depressão endogâmica (Bittencourt Jr. 2003). Alguns pesquisadores parecem considerar que toda auto-esterilidade pós-zigótica é evidência de depressão endogâmica (Krebs & Hancock 1991), uma visão que deve ser rejeitada a menos que uma explicação satisfatória em termos de auto incompatibilidade tardia possa ser descartada (Bittencourt Jr. 2003).

Os resultados de formação de sementes (avaliada pela morfologia) e sua viabilidade (inferida pela capacidade de germinação sob condições controladas) em frutos provenientes dos tratamentos manuais bem como os mantidos sob condições naturais estão apresentados na tabela 4 e figura 9B.

As percentagens de formação de sementes, bem como de sua viabilidade foram semelhantes em flores manipuladas com pólen autógamo, xenógamo e em flores mantidas sob condições naturais para todas as espécies (tab.4, fig 9B). Esse fato reforça a hipótese de que as espécies são auto compatíveis e indica que pode existir uma quantidade mínima de sementes bem formadas para que o fruto seja mantido na planta-mãe.

Em condições naturais a porcentagem de formação de sementes é superior a 50% (tab.4, fig 9B). Em uma ampla revisão de taxas sementes/óvulos de plantas polinizadas em condições naturais, Wiens (1984) encontrou forte correlação entre as taxas sementes/óvulos com o sistema reprodutivo: espécies perenes xenogâmicas tipicamente tiveram baixas taxas sementes/óvulos ( $\cong 50\%$ ), enquanto taxas mais altas foram encontradas em plantas autogâmicas anuais ( $\cong 85\%$ ) e perenes ( $\cong 62\%$ ). A espécie que teve menor taxa de frutificação em condições naturais foi *Tibouchina stenocarpa*, entretanto essa porcentagem reflete a alta predação dos seus óvulos e sementes por larvas de coleóptero. Ao analisar a proporção sementes/óvulos das demais espécies, excluindo-se *T. stenocarpa*, tem-se uma variação de 63 a 82%, bem mais alta ao esperado para espécies perenes autogâmicas (Wiens 1984).

Klekowski (1988) também salientou que a proporção do número de sementes para o de óvulos pode ser o resultado de seleção modulada pelo investimento materno ("developmental selection"), e pode ser inapropriado presumir inviabilidade para todos os zigotos fertilizados, mas que abortam após polinização. Os ovários de angiospermas tipicamente contêm mais óvulos que seus frutos maduros estão aptos a conter sementes (Seavey & Carter 1996). Isso pode ser devido a alguns fatores: inadequada deposição de pólen, inadequadas fontes de recursos para a maturação de todos os óvulos fertilizados (Seavey & Carter 1996), presença de predadores de sementes, falha na atração dos tubos polínicos pelos óvulos. Além disso, processos pré-zigóticos que podem afetar falência de óvulos começam com o desenvolvimento e diferenciação de um gametófito feminino fértil e seus tecidos associados. Uma vez que um óvulo funcional foi fertilizado, fatores intrínsecos adicionais podem atuar para reduzir a formação de sementes.

Segundo Sage *et al.* 1994, a produção bem sucedida de uma semente após polinização é determinada por dois fatores inter-relacionados: a capacidade do embrião e do endosperma sobreviverem dentro do ovário, e a capacidade do ovário sobreviver até a maturidade. É perfeitamente possível que um embrião possa ter a capacidade de sobreviver até a maturidade, e, no entanto, isto não acontece porque o ovário/fruto que o contém, aborta (Bittencourt Jr. 2003). O aborto do ovário/fruto pode acontecer, por exemplo, porque apenas um pequeno número de embriões viáveis estava presente (Bittencourt Jr. 2003).

Segundo Casper & Wiens (1981) e Sage *et al.* (1994), uma dificuldade final na interpretação dos dados de formação de sementes diz respeito ao efeito potencial dos óvulos em desenvolvimento sobre os óvulos vizinhos dentro de um mesmo ovário. Quando plantas produzem sementes por autopolinização, mas nas polinizações mistas as sementes resultantes de autofecundação são produzidas em menor quantidade ou mesmo não são produzidas, se diz que tais plantas apresentam auto

incompatibilidade críptica (Bowman 1987; Hessing 1989). Se as autopolinizações são ineficazes, mas sementes viáveis resultantes de autofecundação são produzidas nas polinizações mistas, se diz que tais plantas apresentam autofertilidade críptica (Bertin & Sullivan 1988). A diferença entre autopolinizações e polinizações mistas pode refletir um efeito estimulatório dos tubos polínicos e/ou zigotos resultantes de polinização cruzada sobre os tubos polínicos e/ou os zigotos resultantes de autopolinização (Bittencourt Jr. 2003). Esse efeito estimulatório pode viabilizar vários graus de desenvolvimento de sementes resultantes de autofecundação, algumas das quais podem sobreviver até a maturidade. O padrão de interrupção do desenvolvimento em vários estágios pode produzir um resultado parecido com o da auto-esterilidade decorrente de depressão endogâmica. Por fim a quantidade de pólen depositada no estigma pode ser variável pela dinâmica da polinização ou pela transferência insuficiente de pólen compatível (Bawa & Webb 1984).

Na prática, a maioria das plantas tem desenvolvido um "mix" de estratégias reprodutivas. Balanceadamente, tanto a endogamia quanto a xenogamia podem conferir benefícios à prole. A arquitetura genética de populações de plantas, e, portanto sua amplitude ecológica e potencial evolutivo, dependerão de quão competitivas as interfaces entre panmixia e endogamia por um lado, e panmixia e assexualidade por outro se equilibram (Richards 1997).

#### *VISITANTES FLORAIS*

Foram observadas, visitando as flores de Melastomataceae, abelhas de duas famílias: Apidae (*Bombus morio*, *Centris* sp., *Centris tarsata*, *Euglossa cordata*, *Melipona* sp., *Trigona* sp. e *Xylocopa* sp.) e Halictidae (*Augochloropsis* sp.). Há grande variação de porte nestas espécies de abelhas (tab. 5).

Com exceção de *Trigona* sp., o comportamento das abelhas durante a visita às flores é semelhante entre si: aproximam-se da flor, inspecionam-na e pousam com a superfície ventral orientada para o centro da flor agarrando o androceu e o estilete com os dois primeiros pares de pernas. Ao pousarem, a sua superfície ventral que pode conter grãos de pólen aderidos, freqüentemente contatam o estigma antes de começar a manipular as anteras (Renner 1989). A seguir, vibram mantendo o abdome encurvado e uma nuvem de pólen é liberada das anteras aderindo, dependendo do tamanho da abelha, à superfície ventral torácica e/ou abdominal. Após algumas visitas, as abelhas transferem o pólen para as corbículas ou escopas em vôo estacionário ou pousadas. Abelhas do gênero *Trigona* são conhecidas por danificar as anteras e pilhar o pólen de melastomatáceas, comportamento detalhadamente descrito por Renner (1983).

Em um total de 36 horas de observação, *Cambessedesia espora* subsp. *ilicifolia* foi visitada por *Bombus morio* (rainha) (fig. 11A), *Xylocopa* sp. e *Augochloropsis* sp. (fig. 11B) em agosto e setembro de 2007 em frequências que se alteraram discretamente durante a florada (fig. 13A). *Augochloropsis* sp. foi a mais freqüente realizando, em setembro, cerca de 48% do total de visitas preferencialmente no período da manhã (entre 08:00 e 11:00 h), ao contrário das outras espécies, cujo período de maior intensidade de visitas ocorreu no segundo período de observação (das 11:01 às 14:00 h) (fig. 14A). Apesar da ausência de informações com relação à eficiência de cada abelha na formação de frutos e sementes, as três espécies foram consideradas polinizadoras de *C. espora* por apresentarem porte e comportamento de forrageio adequados à morfologia floral e favorável ao processo de polinização.

Em 81 horas de observações à *Lavoisiera imbricata* foram observadas visitas de rainhas e operárias de *Bombus morio* (fig. 11C), e *Euglossa cordata* (fig. 11D) em março, abril e junho de 2005 e janeiro e fevereiro de 2006. A freqüência de visitas das abelhas às flores indicou que em janeiro, no início da florada, *Euglossa cordata* foi o polinizador mais freqüente; em abril, no pico de intensidade de floração, a maior freqüência foi de operárias de *B. morio* (fig. 13B). A freqüência relativa de rainhas de *B. morio* manteve-se praticamente inalterada durante toda a florada. Em junho, a quantidade de flores ainda era alta, porém o número de visitas foi menor (fig. 13), provavelmente, devido às condições climáticas não favoráveis, como vento em demasia, chuva e temperaturas baixas. As três espécies de abelhas visitaram as flores preferencialmente no período da manhã (entre 08:00 e 11:00h), com acentuada diminuição de visitas no período mais quente do dia (entre 11:01 e 14:00h) (fig. 14B). Quando as temperaturas começam a baixar após as 14:00h ainda ocorrem algumas visitas. O tamanho corpóreo das três espécies de abelhas é compatível com as dimensões da flor (tab. 5). O padrão de deslocamento entre as flores foi semelhante entre as três espécies de abelhas, porém *E. cordata* visita flores mais próximas entre si, enquanto as espécies de *Bombus* se deslocam entre flores mais distantes. O tempo de visitação das abelhas às flores é bastante curto, durando poucos segundos.

Em flores abertas há mais de um dia, apesar de ainda haver pólen nas anteras, o número de visitas é notavelmente reduzido para todas as espécies de abelhas. A comparação nas frequências de visitas sugere que, de fato, há sensível redução de visitação a uma flor anteriormente visitada (figs. 12A e B), havendo uma redução da ordem de 94% para operárias de *Bombus morio* em fevereiro. Em contraposição, valores de visitação semelhantes ao (1) do primeiro dia ocorreram em flores disponibilizadas apenas no segundo dia de antese e (2) em flores cujo pólen foi retirado das anteras logo após sua abertura (fig. 12B). Assim, há evidências de que a quantidade de pólen dentro das anteras não é percebida pelas abelhas ao inspecionarem a flor. Assim como na manipulação das anteras pelas

abelhas, a retirada manual do pólen deixam marcas escurecidas no tecido das anteras (fig. 11L), o que não interferiu nas visitas, portanto, essas marcas visuais aparentemente não funcionam como sinal de que há menos pólen.

O estímulo olfatório tem importante função no forrageamento das abelhas às flores (Dobson 1987). O odor produzido pela cobertura oleosa dos grãos de pólen é considerado a forma de atração ancestral nas flores de Angiospermas (van der Pijl 1960). O pólen das espécies de Melastomataceae é seco (Renner 1989) e não foi verificada a presença de odores nas espécies estudadas. Porém, alguns trabalhos têm demonstrado a capacidade das abelhas reconhecerem diferentes espécies de plantas pelo odor do pólen (Dobson 1987). Além disso, as abelhas podem usar marcas de odor como sinalizadoras na exploração dos recursos florais (Schmitt & Bertsch 1990). Aparentemente, essas marcas não são individuais ou espécie-específicas, mas marcas generalizadas às quais outras espécies também respondem (Gilbert *et al.* 2001). Portanto, em *L. imbricata* possíveis marcas de odor deixadas pelas abelhas podem sinalizar a ocorrência de visita prévia a determinada flor e explicaria a diminuição da frequência de visitas apenas a flores já visitadas.

Em espécies com anteras porcidas o pólen é liberado mais facilmente nas primeiras visitas, exigindo maior tempo de manipulação das anteras pelas abelhas a cada visita subsequente (Buchmann 1983). Dessa maneira, as abelhas que coletam pólen em *L. imbricata* parecem preferir flores que ainda não foram visitadas, e conseqüentemente, investem menos tempo com a manipulação das anteras aumentando a eficiência de forrageio e tendo acesso a mais pólen.

***Microlicia inquinans*.** As observações a essa espécie, repetidas em três anos consecutivos num total de 90 horas, não apontaram um padrão de frequência dos visitantes ao longo da florada (13C). Em maio de 2005, *Augochloropsis* sp. realizou 48% das visitas; no mesmo mês de 2006, operárias de *B. morio* foram as mais frequentes (40%); *Xylocopa* sp. realizou 7% das visitas em maio de 2005, aumentando em 100% sua frequência no mês seguinte, mantendo-a no restante do período amostrado. *Melipona* sp. foi observada apenas durante a floração de 2005. Entretanto, o período preferencial de visitas dessas espécies de abelhas foi entre 11:00 e 14:00h (fig. 14C). *Xylocopa* sp. tem a maior eficiência na formação de frutos e sementes, tendo sido formados 100% de frutos como resultado de apenas uma visita às flores (15A). A segunda visita dessa espécie aumenta o número de sementes em 38% (15A). Visitas de rainhas de *B. morio* e *Melipona* sp. resultaram nas menores taxas de formação de frutos. Assim, as contribuições específicas de *B. morio* (rainhas e operárias) e *Xylocopa* sp. foram semelhantes durante os meses de observação, exceto em maio de 2006, quando operárias de *B. morio* foram as que mais contribuíram com o número de frutos formados pois tiveram alta frequência de visitas (16A). A formação de frutos a partir de uma visita de operárias de *B. morio*,

*Xylocopa* sp. e *Melipona* sp. (fig. 15A) foi semelhante à de condições naturais (tab. 3), porém foram necessárias duas visitas consecutivas de *B. morio* e *Xylocopa* sp. (fig. 15A) para que o número de sementes formadas se aproximasse do obtido sob condições naturais (tab. 4). Esses dados sugerem que a taxa de frutificação em condições naturais está ligada a mais de uma visita de abelhas em cada flor.

A taxa de formação de frutos por *Augochloropsis* sp. foi nula (fig. 15A) possivelmente pelo seu comportamento de forrageio: essa espécie vibra poucos estames por vez permanecendo na flor durante muito tempo. Ao se deslocar de um estame para outro pode levar o pólen endógeno para o estigma, resultando em autopolinização. Foi observado que *M. inquinans* desenvolve preferencialmente frutos por polinização cruzada (ver Sistema de Reprodução), portanto, o comportamento de forrageio de *Augochloropsis* sp. não favorece a formação de frutos, o que a caracteriza como pilhadora de *M. inquinans*.

As observações à *Microlicia viminalis* foram realizadas nos meses de setembro e outubro de 2005 num total de 45 horas. As espécies de abelhas visitantes foram *Augochloropsis* sp., operárias de *Bombus morio*, *Melipona* sp. e *Xylocopa* sp. (fig. 13D). A frequência relativa dessas espécies se manteve nestes meses. *Melipona* sp. forrageou as flores preferencialmente pela manhã enquanto as demais espécies visitaram as flores principalmente entre 11:00 e 14:00 h. (fig. 14D). Apesar de visitar com frequência as flores, *Augochloropsis* sp. possivelmente é pilhadora por não possuir tamanho adequado à morfologia floral.

Os visitantes de *Svitramia hatschbachii* foram observados durante 117 horas em fevereiro de 2005 e janeiro e fevereiro de 2006. Foram caracterizadas espécies polinizadoras (*Bombus morio* e *Xylocopa* sp. (fig. 11F), espécies polinizadoras ocasionais (*Melipona* sp., *Augochloropsis* sp.) e uma espécie pilhadora (*Trigona* sp.). As mais frequentes foram: rainhas de *Bombus morio* (42,03%), *Augochloropsis* sp. (32,85%), *Xylocopa* sp. (15,94%) e *Melipona* sp. (9,18%) (fig.13E). Houve distinção da frequência de visitação ao longo da florada das diferentes espécies de abelhas. No início da floração, que ocorre no mês de janeiro, *Augochloropsis* sp. realiza a maior parte das visitas (60,67%) em contraposição à frequência de *Bombus morio*, que realiza 20,22% das visitas. Conforme transcorre a floração, esses percentuais gradativamente se invertem, com *Bombus morio* realizando, ao final da florada, 51,35% enquanto *Augochloropsis* sp. perfaz 25,67% das visitas. As outras duas espécies de abelhas apresentaram percentuais de visitação discretamente distintos ao longo da florada: *Xylocopa* sp. passou de 13,48% para 14,19%, e *Melipona* sp. apresentou, no início da florada 5,62% do total das visitas, atingindo o percentual a 8,78 no final da floração.

O período de visitação preferencial das espécies de abelhas foi entre 08:00 e 11:00h (fig. 14E). Nota-se grande redução no número de visitas após as 11:00h, voltando esse número a aumentar

discretamente após as 14:00h. A maior variação nas frequências relativas entre os períodos amostrados ocorreu na visitação de *Xylocopa* sp. cujo percentual decresce de 86,36% no primeiro período do dia para 4,54% no segundo período, ou seja, uma redução de 94,7%. A espécie de *Melipona* foi a que apresentou menor variação de frequência ao longo do dia, porém ainda assim a redução foi de 69,6% entre o primeiro e o segundo períodos amostrados.

Os testes de polinização específica de cada abelha (fig 15B) revelam que a maior porcentagem de formação de frutos é decorrente de polinizações efetuadas por *Xylocopa* sp. (80%), seguida por rainhas de *Bombus morio* (50%) e por fim, *Augochloropsis* sp. (7%). Uma segunda visita subsequente à mesma flor por *Xylocopa* sp., *Bombus morio* (rainha) e *Augochloropsis* sp. aumenta, respectivamente, em 12, 10 e 100% as taxas de frutificação.

Quando comparados os números de sementes nos frutos analisados sob condições naturais ( $772 \pm 43$ ) (tab. 3) aos formados por polinizações das abelhas, observa-se que:

1. polinizações feitas por *Xylocopa* sp. produziram frutos com números de sementes próximos aos de frutos sob condições naturais (689 e 699 sementes em uma e duas visitas respectivamente);

2. polinizações a partir de uma visita de *Bombus morio* produziram menos sementes que a média encontrada em frutos sob condições naturais (523). O número de sementes aumentou em aproximadamente 32% (689) em frutos decorrentes de uma segunda visita de *B. morio* à mesma flor, aproximando-se da média do número de sementes em frutos sob condições naturais.

3. polinizações realizadas por *Augochloropsis* sp. (323 e 402 sementes em uma e duas visitas respectivamente) tiveram como consequência a formação de frutos com aproximadamente 50% menos sementes que a média dos frutos produzidos em condições naturais.

Ao analisar exclusivamente a formação de frutos e sementes independente da frequência de visitação, *Xylocopa* sp. foi o polinizador mais eficiente. Entretanto, a alta frequência de *Bombus morio* em fevereiro indica maior produção de frutos e sementes decorrentes das polinizações por essa abelha (fig. 16B).

*Augochloropsis* sp. pousa sobre a flor agarrando, devido ao seu tamanho, apenas um ou dois estames de cada vez, vibrando-os sem contatar o estigma (fig. 11E). Durante a visita, essa abelha desloca-se sobre a flor realizando movimentos circulares em torno do estilete promovendo, eventualmente, a transferência de grãos de pólen para o estigma, o que acarreta a formação de aproximadamente 10% de frutos. Apesar disso, em janeiro, quando há pouca visitação de *Xylocopa* sp. e *B. morio*, há aumento na frequência de visitação de *Augochloropsis* sp. Assim, a importância relativa dessa espécie é alta nesse período (fig. 16B).

Muitos indivíduos de *Trigona* sp., por vezes dois indivíduos na mesma flor, foram registrados cortando as anteras e coletando pólen (fig. 11G). Esse comportamento de coleta de pólen por pilhagem é comum neste grupo de Meloponini com mandíbulas denteadas (Renner 1983, 1989). Essas abelhas forrageavam por até quatro minutos em uma só flor. Pilhagem por espécies de *Trigona* permite a essas abelhas coletar alimento em flores de maior número de espécies botânicas, garantindo o armazenamento de maior quantidade de alimento para sua colônia permanente durante todo o ano (Borges et al. 2002).

Em um total de 36 horas, foi observado que as abelhas mais freqüentes em *Tibouchina frigidula* foram rainhas de *B. morio* (fig. 11J) que visitaram as flores preferencialmente pela manhã (figs. 13F-14F). Apesar da freqüência de *Centris* sp. ter sido a menor, essa foi a abelha mais eficiente, formando 87% de frutos em uma visita. *Xylocopa* sp., apesar de possuir dimensões semelhantes às rainhas de *B. morio*, obteve taxas baixas de formação de frutos (10 e 17% em uma e duas visitas, respectivamente) (fig. 15C). *Xylocopa* sp. e *Augochloropsis* sp. (fig. 11K) foram consideradas polinizadores ocasionais.

Os visitantes florais de *Tibouchina heteromalla* foram observados durante 45 horas em meses que coincidiram com seu pico de floração. *Centris* sp. foi a abelha mais freqüente (36%), seguida por operárias de *B. morio* (30%), rainhas de *B. morio* (16%), e por fim *Xylocopa* sp. (17%) (fig. 13G). Essas espécies de abelhas visitaram as flores preferencialmente entre 11:00 e 14:00h (fig. 14G). Para *T. heteromalla*, as eficiências na formação de frutos das duas castas de *B. morio* (fig. 11H) e de *Xylocopa* sp foram semelhantes (fig. 15D). *Centris* sp. apresentou taxas maiores do que as demais espécies de abelhas, na formação de frutos (fig. 16D).

A freqüência de visitas das abelhas foi sensivelmente reduzida em flores que apresentaram diferenças de coloração no centro da corola no segundo e terceiro dias após a antese (fig. 17). Em *T. heteromalla* essa mudança parece ser resultado da senescência floral (ver Biologia Floral), e pode ser percebida pelos visitantes como um sinal que evidencia a disponibilidade de recurso, otimizando as visitas e minimizando danos às flores polinizadas levando, em última análise, a um aumento na eficiência de forrageio (Gori 1983). Apesar das flores com o centro avermelhado potencialmente receberem menos visitas, podem ser importantes na atração dos polinizadores funcionando como força atrativa para as abelhas a longas distâncias (Weiss 1995).

*Tibouchina stenocarpa* foi visitada por operárias de *B. morio* e *Xylocopa* sp. em abril e maio de 2005, enquanto rainhas de *B. morio* foram observadas apenas em 2006 (fig. 13H). Possivelmente as operárias, devido ao seu porte, não conseguem contatar o estigma durante as visitas.

Por outro lado, rainhas de *B. morio* e *Xylocopa* sp. apresentam porte adequado para atuarem como polinizadoras. O período total de observação foi de 72 horas.

Durante um período total de 72 horas de observação às flores de *Trembleya parviflora* entre abril e maio de 2005, abril e junho de 2005 e setembro de 2007 foram registradas quatro visitas de *Centris* sp., cinco de *Centris tarsata* e duas de operárias de *B. morio* às flores apenas em 2007, em uma população que ocorre próxima a de *Macairea radula*, que por sua vez era muito visitada por essas espécies de abelhas (ver capítulo III). A baixa taxa de visitação a *T. parviflora* é confirmada pelos resultados de 70 flores em condições naturais (ver Sistema de Reprodução), das quais foram formados apenas quatro frutos.

#### CONSIDERAÇÕES SOBRE VISITANTES FLORAIS

*Lavoisiera imbricata* teve floração sobreposta à de *Tibouchina stenocarpa* (abril/05); *M. inquinans* (junho/05) e *S. hatschbachii* (janeiro e fevereiro/06), sendo *Bombus morio* a única abelha a visitar duas espécies floridas. *Tibouchina stenocarpa* teve floração sobreposta à *Microlicia inquinans* (maio/05) e *Tibouchina heteromalla* (abril/06), sendo visitadas por *Bombus morio* e *Xylocopa* sp. Contudo, algumas espécies de abelhas apresentaram preferência por uma ou outra espécie de uma mesma área, situação contrária a mencionada por Renner (1983), na qual as abelhas atuaram como generalistas, visitando várias espécies de Melastomataceae. A atração exercida sobre os visitantes depende de sinais florais como a abundância de plantas e flores, além da quantidade de recursos existentes (Gumbert 2000), o que pode explicar, em parte, a preferência das abelhas.

Renner (1983) observou visitantes florais em algumas melastomáceas em atividades entre 05:30 e 12:00h na Amazônia e em *Tibouchina* spp. no sudeste do Brasil ocorrentes a altitudes de 800-900m. As populações da Serra da Canastra ocorrem a 1200-1400m de altitude e as frequências de visitantes intensificam-se por volta das 09:30h, quando as temperaturas começam a se elevar. Após as 14:00h, período mais quente do dia, as temperaturas se estabilizam e começam a diminuir. O comportamento de vibração das abelhas para a coleta de pólen está também relacionado com a termorregulação corpórea (Buchmann 1983). Dessa forma, esse método de coleta parece estar mais apropriado aos horários com temperaturas amenas (Renner 1989), porém não as mais baixas do dia, fato que pode explicar o deslocamento do horário de atividades das abelhas em áreas com temperaturas médias mais baixas (maiores altitudes e/ou latitudes).

Tendo em vista o comportamento de forrageio e adequação morfológica entre as flores e as abelhas, com exceção da espécie de *Augochloropsis* sp. visitante de *Microlicia inquinans*, *Svitramia hatschbachii* e *Tibouchina frigidula* e que não contata o estigma ou o faz apenas em parte das flores

visitadas, as outras espécies de abelhas foram consideradas eficazes na retirada do pólen e sua transferência para o estigma e conseqüente formação de frutos e sementes viáveis. O comportamento de vibração está disponível a poucos gêneros de abelhas, assim as Melastomataceae provavelmente representam fontes importantes de recursos para abelhas que vibram (Cortopassi-Laurino *et al.* 2003) e, em contrapartida, essas abelhas são insubstituíveis no processo reprodutivo de espécies de Melastomataceae.

As espécies visitantes incrementaram, em uma segunda visita, o número de frutos formados por flor visitada em taxas que variaram de 12 a 67,5%, com exceção de *Bombus morio* em *T. heteromalla* cujas proporções se mantiveram inalteradas, e *Xylocopa* sp. em *M. inquinans* cuja frutificação foi de 100% logo na primeira visita. Com relação ao número de sementes, houve aumento de até 72% com a segunda visita das abelha a uma flor.

A eficiência de cada espécie de abelha depende de sua adequação morfológica às características da flor, de seu comportamento diante do sistema reprodutivo da espécie, além de características como estruturas especializadas na retirada e coleta de pólen. Todos esses fatores são refletidos na formação de frutos e, principalmente de sementes viáveis, que sugerem o potencial reprodutivo da espécie vegetal. É indispensável a análise de todas essas características em conjunto com a frequência de cada espécie para que seja possível determinar a contribuição real de cada visitante, bem como para caracterizar sua atuação como polinizador ou pilhador.

### Referências Bibliográficas

- Alexander, M.F. 1980. A versatile stain for pollen, fungi, yeast and bacteria. *Stain Technology*, 55: 13-18.
- APG [= Angiosperm Phylogeny Group] II. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group Classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society* 141:399-436.
- Baker, H.G. 1978. Chemical aspects of the pollination biology of woody plants in the tropics. *In*: P.B.Tomlinson & M.H.Zimmermann (eds.). *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press., Cambridge. p. 57-82.
- Bawa, K.S. & Webb, C.J. 1984. Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. *American Journal of Botany*, 71(5): 736-751.
- Bertin, R. I. & Sullivan, M. 1988. Pollen inference and cryptic self-fertility in *Campsis radicans*. *American Journal of Botany*, 75: 1140-1147.

- Bertin, R.I., Barnes, C. & Guttman, S.I. 1989. Self-sterility and cryptic self-fertility in *Campsis radicans* (Bignoniaceae). *Botanical Gazette*, 150: 397-403.
- Bittencourt Jr., N.S. 2003. Auto-incompatibilidade de ação tardia e outros sistemas reprodutivos em Bignoniaceae. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP. 286p.
- Borges, M.S., Viana, B.F. & Neves, E.L. 2002. Aspectos da estratégia reprodutiva de duas espécies co-ocorrentes de *Senna* (K. Bauhin) P.Miller (Caesalpiniaceae) nas dunas do médio rio São Francisco, Bahia. *Sitientibus Série Ciências Biológicas*, 2(1/2): 49-54.
- Bowman, R. 1987. Cryptic self-incompatibility and the breeding system of *Clarkia unguiculata* (Onagraceae). *American Journal of Botany*, 74: 471-476.
- Buchmann, S.L. & Hurley, J.P. 1978. A biophysical model for buzz pollination in Angiosperms. *Journal of Theoretical Biology*, 72: 639-657.
- Buchmann, S.L. 1983. Buzz pollination in Angiosperm, *In*: Jones, C.E. Little, R.J. (eds), *Handbook of experimental pollination biology*. Van Nostrand Reinhold, New York. p. 294-309.
- Campbell, D.G. & Hammond, D. 1989. *Floristic inventory of tropical countries*. New York Botanic Garden., New York. 545p.
- Casper, B.B. & Wiens, D. 1981. Fixed rates of random ovule abortion in *Cryptantha flava* (Boraginaceae) and its possible relation to seed dispersal. *Ecology*, 62: 866-869.
- Charlesworth, D. 1985. Distribution of dioecy and self-incompatibility in angiosperms. *In*: P. J. Greenwood & M. Slatkin (eds.) *Evolution: Essays in Honour of John Maynard Smith*. Cambridge, Cambridge University Press. p. 237-268.
- Clausing, G. & Renner, S.S. 2001. Molecular phylogenetics of Melastomataceae and Memecylaceae: implications for character evolution. *American Journal of Botany*, 88(3):486-498.
- Cortopassi-Laurino, M., Knoll, F.R.N. & Imperatriz-Fonseca, V.L. 2003. Nicho trófico e abundância de *Bombus morio* e *Bombus atratus* em diferentes biomas brasileiros. *In* G.A.R Melo & I. Alves-dos-Santos (eds), *Apoidea Neotropica: homenagem aos 90 anos de Jesus Santiago Moure*. Editora UNESC, Criciúma.
- Costa, C. M. R.; Herrmann, G.; Martins, C. S.; Lins, L. V. & Lamas, I. R., (orgs.). 1998. *Biodiversidade em Minas Gerais: um atlas para sua conservação*. Fundação Biodiversitas. Belo Horizonte.
- Dafni, A. 1992. *Pollination ecology: a practical approach*. Oxford University Press, New York. 250p.
- Dobson, H.E.M. 1987. Role of flower and pollen aromas in host-plant recognition by solitary bees. *Oecologia*, 72:618-623.

- Faegri, K. & van der Pijl, L. 1979. The principles of pollination ecology. Pergamon Press, Oxford. 244p.
- Fracasso, C.M. & Sazima, M. 2004. Polinização de *Cambessedesia hilariana* (Kunth) DC. (Melastomataceae): sucesso reprodutivo versus diversidade comportamento e frequência de visitas de abelhas. *Revista Brasileira de Botânica*, 27(4): 797-804.
- Gilbert, F., Azmeh, S., Barnard, C., Behnke, J., Collins, S.A., Hurst, J. & Shuker, D., 2001. Individually recognizable scent marks on flowers made by a solitary bee. *Animal Behaviour*, 61: 217-229.
- Gori, D.F. 1983. Post-pollination phenomena and adaptive floral changes. *In*: Jones, C.E. Little, R.J. (eds), *Handbook of experimental pollination biology*. Van Nostrand Reinhold, New York. p.31-49.
- Gumbert, A. 2000. Color choices by bumble bees (*Bombus terrestris*): innate preferences and generalization after learning. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 48: 36-43.
- Harder, L.D. & Barrett, S.C.H. 1996. Pollen dispersal and mating patterns in animal-pollinated plants. *In*: D.G. Lloyd, S.C.H. Barrett (eds.). *Floral Biology*. Chapman & Hall. New York. p.140-190.
- Heslop-Harrison, J. 1979. An interpretation of hydrodynamics of pollen. *American Journal of Botany*, 66(6): 737-743.
- Hessing, M. B. 1989. Differential pollen tube success in *Geranium caespitosum*. *Botanical Gazette* 150: 404-410.
- Guimarães, P.J.F., Stranghetti, V., and Ranga, N.T. 1993. Polinização e reprodução de *Rhynchanthera dichotoma* (Lam.) DC. (Melastomataceae). *Anais do XX Colóquio de Incentivo Pesquisa, UNESP, São Jose R. Preto*.
- IBDF, 1981. Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal. Plano de Manejo. Parque Nacional da Serra da Canastra. IBDF. Brasília.
- Klekowski Jr., E.J. 1988. Mutation, developmental selection, and plant evolution. Columbia University Press, New York. 373p.
- Krebs, S.L. & Hancock, J.F. 1991. Embryonic genetic load in the highbush blueberry, *Vaccinium corymbosum* (Ericaceae). *American Journal of Botany*, 78: 1427-1437.
- Laroca, S. 1970. Contribuição para o conhecimento das relações entre abelhas e flores: Coleta de pólen das anteras tubulares de certas Melastomataceae. *Revista Floresta*, 2: 69-74.
- Martin, F.W. 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. *Stain Technology*, 34: 125-128.
- Melo, G.F. & Machado, I.C. 1996. Biologia da reprodução de *Henriettea succosa* DC. (Melastomataceae). *Revista Brasileira de Biologia*, 56(2): 383-389.

- Nakajima, J.N. & Romero, R. 1998. Floristic inventory of Serra da Canastra National Park, Minas Gerais, Brasil. VII Congresso Latino-americano de Botânica, Ciudad do México. Resumos, p.233.
- Oliveira-Rebouças, P. & Gimenes, M. 2004. Abelhas (Apoidea) visitantes de flores de *Comolia ovalifolia* DC Triana (Melastomataceae) em uma área de restinga na Bahia. *Neotropical Entomology*, 33(3):315-320.
- Proctor, M. & Yeo, P. 1972. The pollination of flowers. Taplinger Publ. Company, New York. 418p.
- Renner, S. 1983. The widespread occurrence of anther destruction by *Trigona* bees in Melastomataceae. *Biotropica*, 15: 251–256.
- Renner, S.S. 1989. A survey of reproductive biology in neotropical Melastomataceae and Memecylaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 76(2): 496-518.
- Renner, S.S. 1989b. Systematic studies in the Melastomataceae: *Bellucia*, *Loreya*, and *Macairea*. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 50:1-112.
- Renner, S.S. 1993. Phylogeny and classification of the Melastomataceae and Memecylaceae. *Nordic Journal of Botany*, 13: 519-540.
- Richards, A.J. 1997. Plant breeding systems. George Allen & Unwin Ltd., London. 529p.
- Romero, R. & Martins, A.B. 2002. Melastomataceae do Parque Nacional da Serra da Canastra, Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 25(1): 19-24.
- Romero, R. 2001. A família Melastomataceae no Parque Nacional da Serra da Canastra, Minas Gerais, Brasil. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 423p.
- Sage, T.L.; Bertin, R.J. & Williams, E.G. 1994. Ovarian and other late-acting self-incompatibility systems. *In*: E. G. Williams; A. E. Clarke & R. B. Knox (eds.). Genetic control of self-incompatibility and reproductive development in flowering plants. Kluwer Academic, Dordrecht, p.116-140.
- Schmitt, U. & Bertsch, A. 1990. Do foraging bumblebees scent-mark food sources and does it matter? *Oecologia*, 82:137-144.
- Schou, O. & Phillip, M. 1983. An unusual heteromorphic incompatibility system. 2. Pollen within *Anchusa officinalis*. L. (Boraginaceae). *In* D. Mulcahy & E. Ottaviano (eds.). Pollen: Biology and Implications for Plant Breeding. New York, Elsevier. p.219-227.
- Seavey, S.R. & Bawa, K.S. 1986. Late-acting self-incompatibility in Angiosperms. *Botanical Review*, 52: 195-219.
- Seavey, S.R. & Carter, S. K. 1996 Ovule fates in *Epilobium obcordatum* (Onagraceae). *American Journal of Botany*, 83: 316-325.

- Stephenson, A.G. & Bertin, R.I. 1983. Male competition, female choice and sexual selection in plants. *In*: L. Real (ed.). *Pollination Biology*. Academic Press, Orlando/Florida Inc. p.110-149.
- Stephenson, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12:253-279.
- Stephenson, A.G., Good, S.V. & Vogler, D.W. 2000. Interrelationships among inbreeding depression, plasticity in the self-incompatibility system, and the breeding system of *Campanula rapunculoides* L. (Campanulaceae). *Annals of Botany*, 85:211-219.
- van der Pijl, L. 1960. Ecological aspects of flower evolution. I. Phyletic evolution. *Evolution*, 14:403-416.
- Vogel, S.T. 1978. Evolutionary shifts from reward to deception in pollen flowers. *In*: A.J. Richards (ed.) *The pollination of flowers by insects*. Academic Press, London. p.89-95.
- Weiss, M.R. 1995. Floral colour change: a widespread functional convergence. *American Journal of Botany* 82:167-185.
- Wiens, D. 1984. Ovule survivorship, brood size, life history, breeding systems, and reproductive success in plants. *Oecologia*, 64: 47-53.

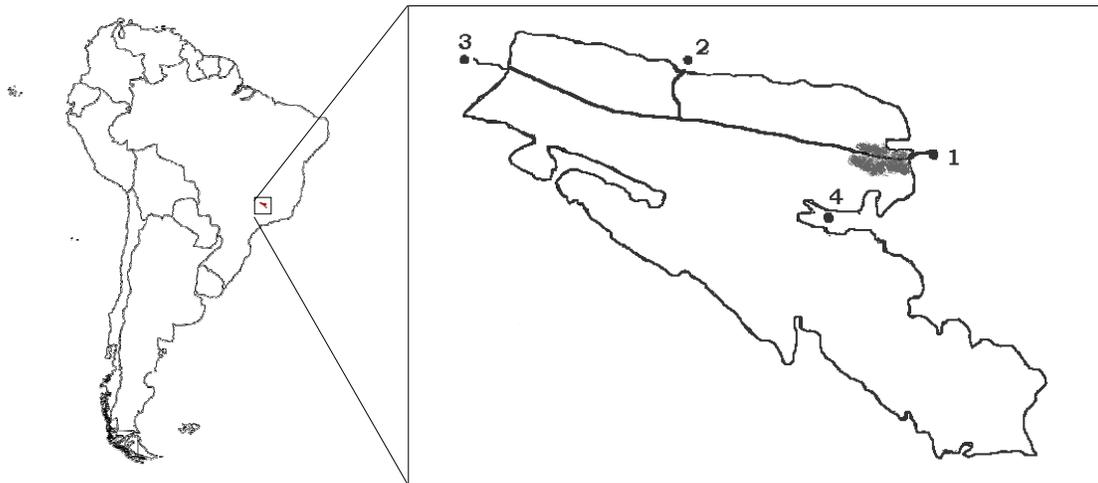


Figura 4. Localização do Parque Nacional da Serra da Canastra. A área cinza representa a área de estudos. Os números correspondem às portarias do parque: 1 – São Roque de Minas; 2 – São João Batista; 3 – Sacramento; 4 – Casca D'Anta.



Figura 5. Espécies estudadas de Melastomataceae no Parque Nacional da Serra da Canastra. (A) *Cambessedesia espora* subsp. *ilicifolia*, (B) *Lavoisiera imbricata*, (C) *Microlicia inquinans*, (D) *Microlicia viminalis*, (E) *Svitramia hatschbachii*, (F) *Tibouchina frigidula*, (G) *Tibouchina heteromalla*, (H) *Tibouchina stenocarpa*, (I) *Trembleya parviflora*. As barras correspondem a 5 mm.

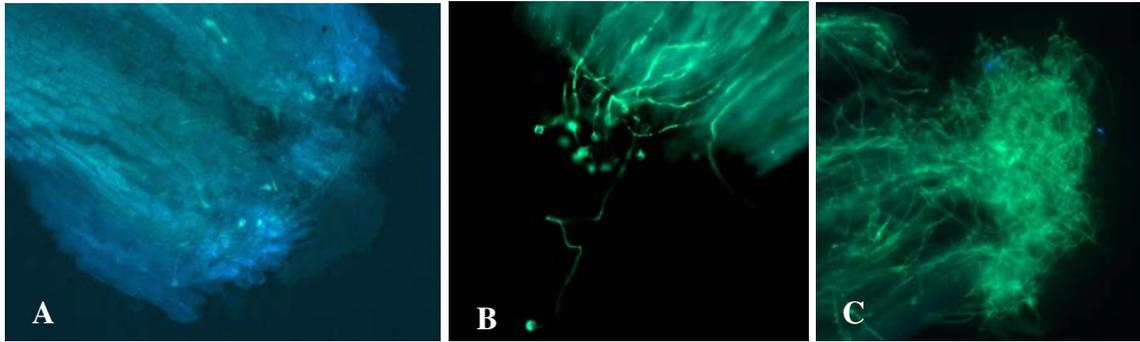


Figura 6. Estigmas de *Cambessedesia espora* (A) sem pólen após a primeira deposição de pólen; (B) com poucos grãos após a segunda deposição de pólen manualmente; (C) com muitos grãos após a terceira deposição manual de pólen.

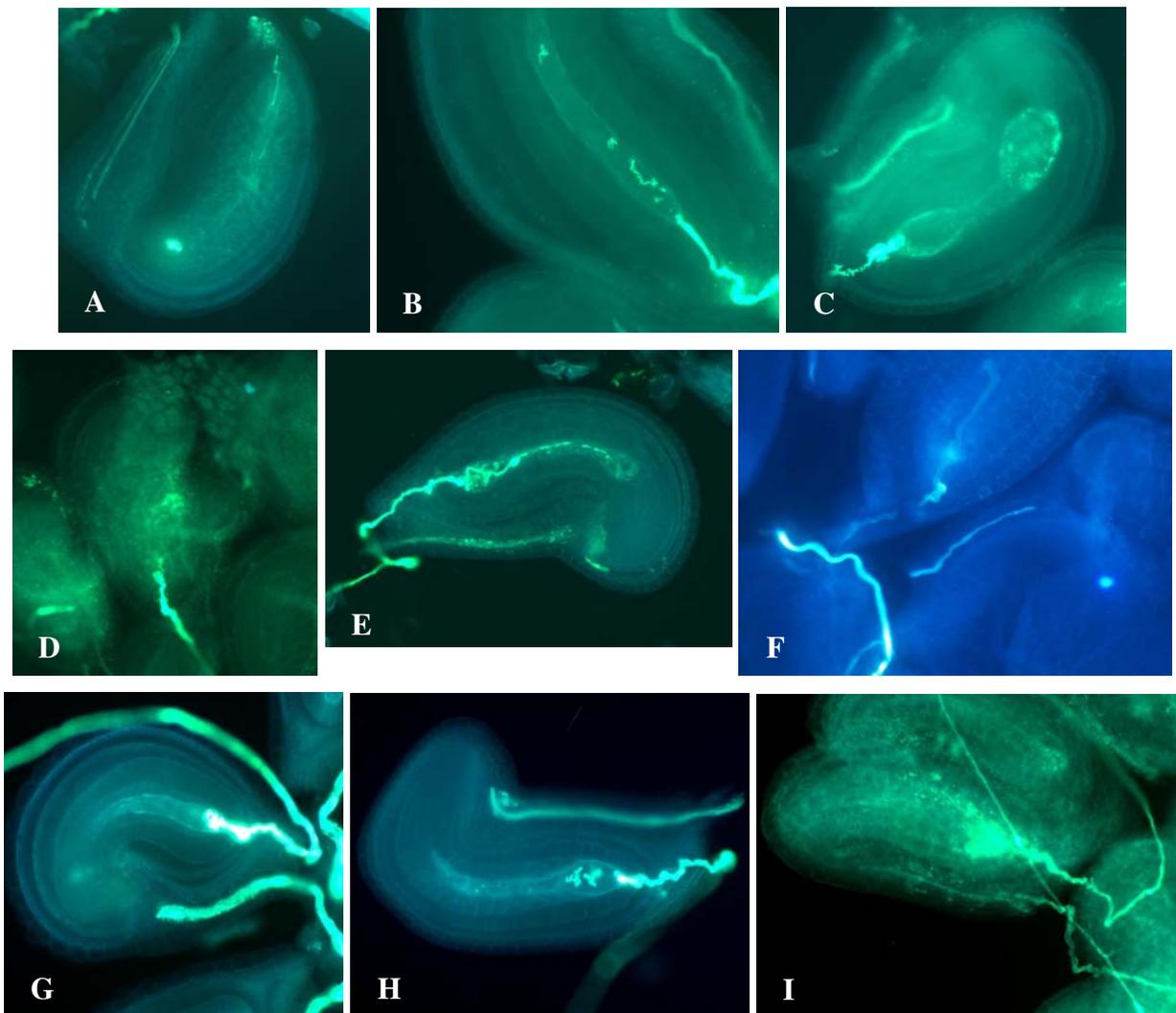


Figura 7. Ovúlos penetrados pelos tubos polínicos. (A) *Cambessedesia espora*, (B) *Lavoisiera imbricata*; (C) *Microlicia inquinans*; (D) *Microlicia viminalis*; (E) *Svitramia hatschbachii*; (F) *Tibouchina frigidula*; (G) *Tibouchina heteromalla*; (H) *Tibouchina stenocarpa*; (I) *Trembleya parviflora*.

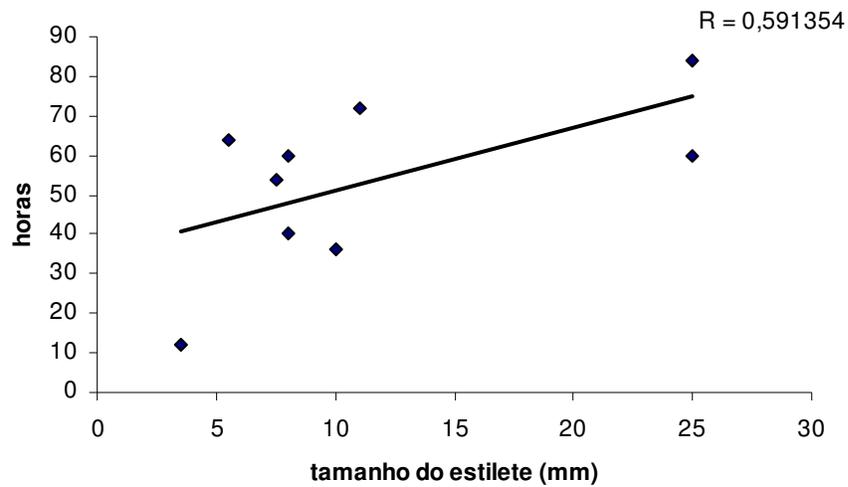


Figura 8. Correlação entre o tamanho do estilete e o tempo decorrido entre a polinização e a penetração do tubo polínico nos óvulos em espécies de Melastomataceae.

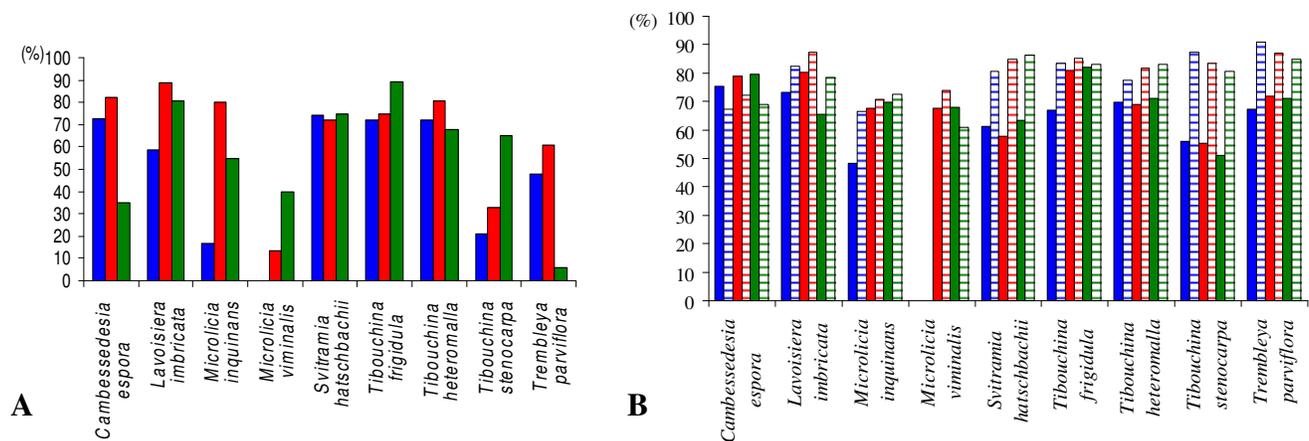


Figura 9. (A) Frutificação, (B) formação e viabilidade de sementes em espécies de Melastomataceae. (■ - auto polinização manual; ■ - polinização cruzada; ■ - condições naturais; hachurado corresponde aos dados de germinação)

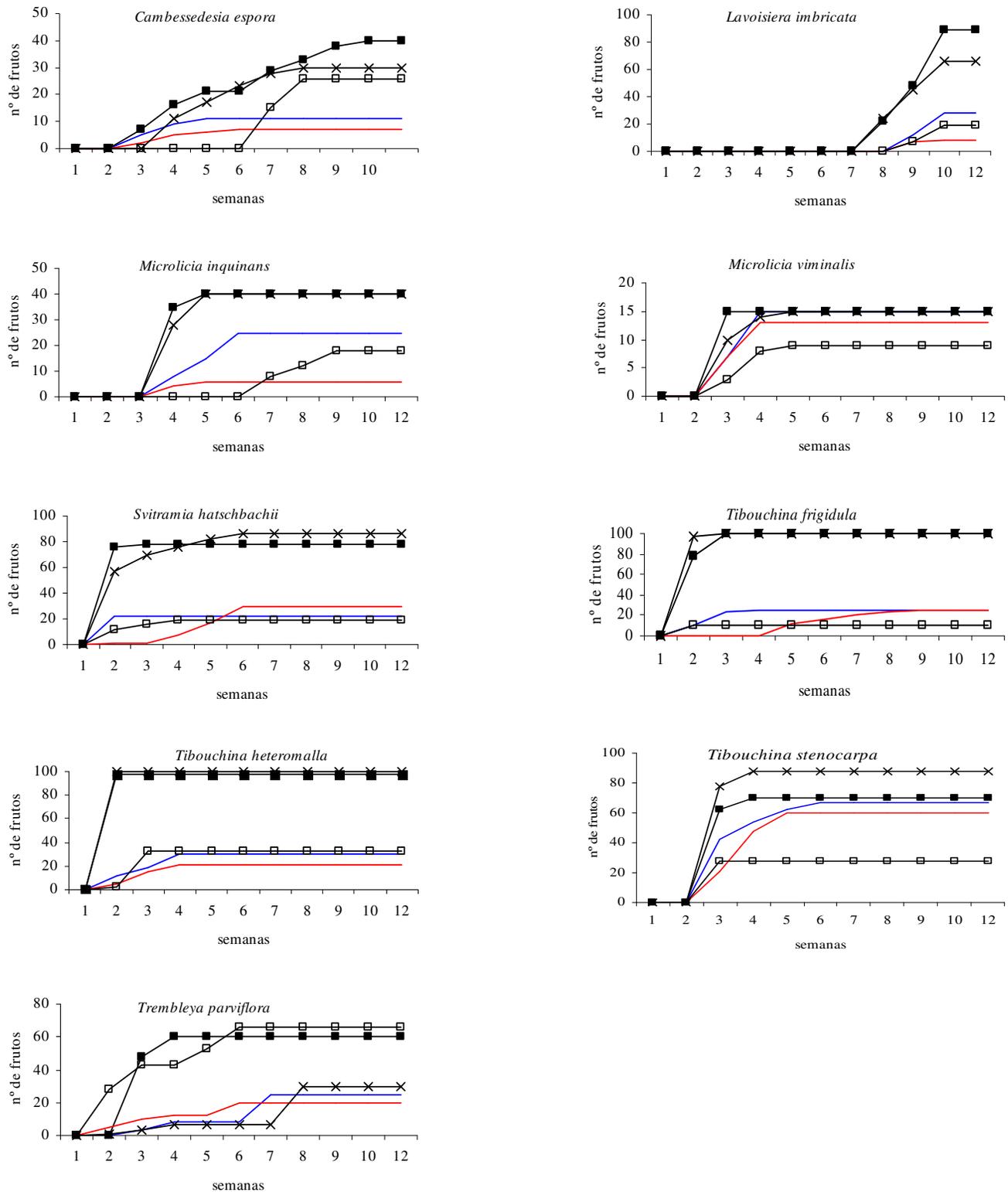


Figura 10. Percentual de flores/frutos abortados em espécies de Melastomataceae ao longo das semanas de desenvolvimento. (■ - auto polinização manual; ■ - polinização cruzada; □ - condições naturais; ■ - autopolinização espontânea; —x— - emasculação).

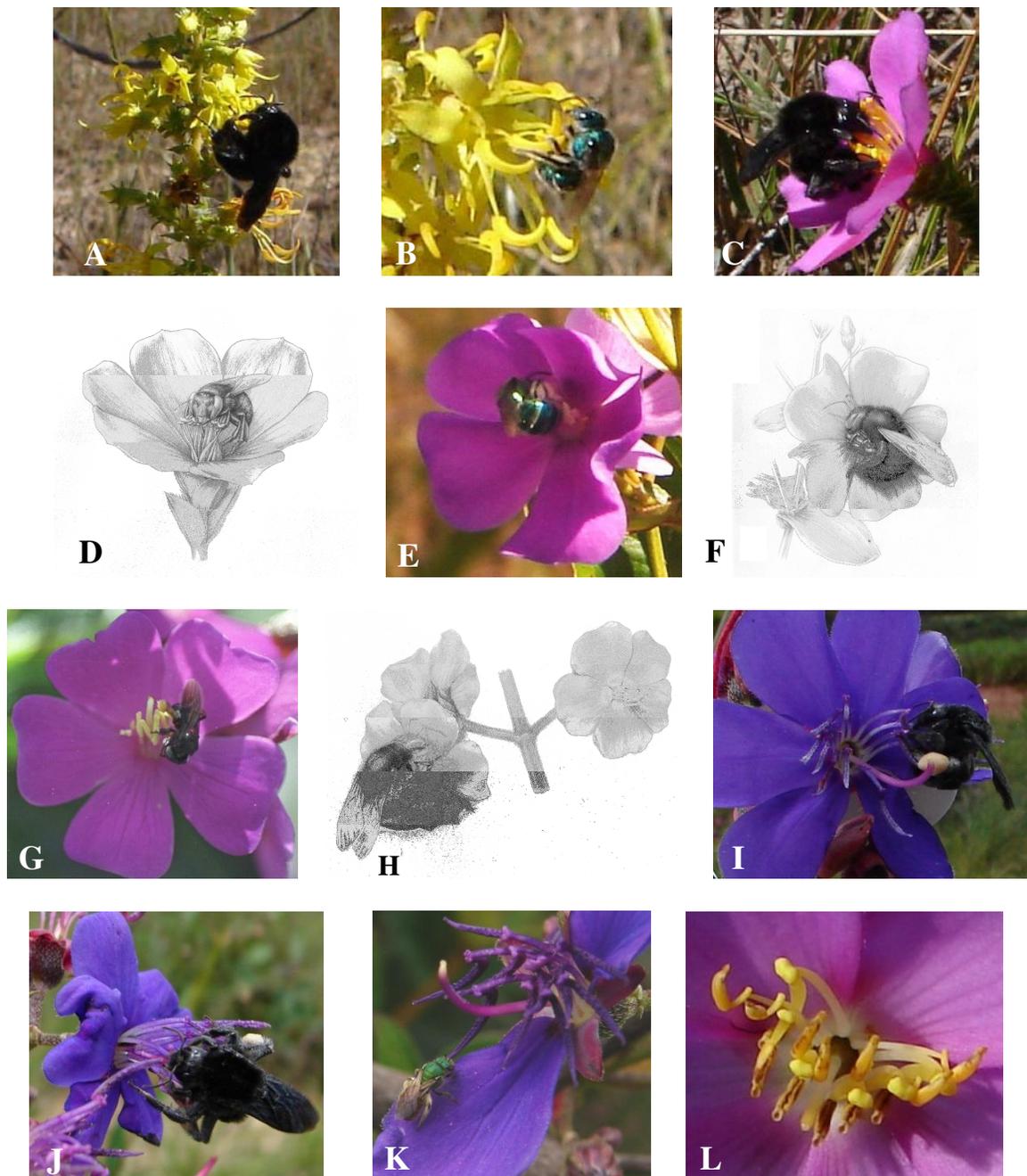


Figura 11. Abelhas polinizadoras e visitantes de Melastomataceae. (A) rainha de *Bombus morio* e (B) *Augochloropsis* sp. em flores de *Cambessedesia espora* subsp. *ilicifolia*; (C) rainha de *Bombus morio* e (D) *Euglossa cordata* em *Lavoisiera imbricata*; (E) *Augochloropsis* sp. e (F) *Xylocopa* sp. em *Svitramia hatschbachii*; (G) *Trigona* sp. cortando as anteras de *Svitramia hatschbachii*; (H) rainha de *Bombus morio* em *Tibouchina heteromalla*; (I) operária de *Bombus morio*, (J) rainha de *Bombus morio* e (K) *Augochloropsis* sp. em *Tibouchina frigidula*. (L) marcas nas anteras de *Lavoisiera imbricata* devido ao manuseio das abelhas durante a retirada de pólen.

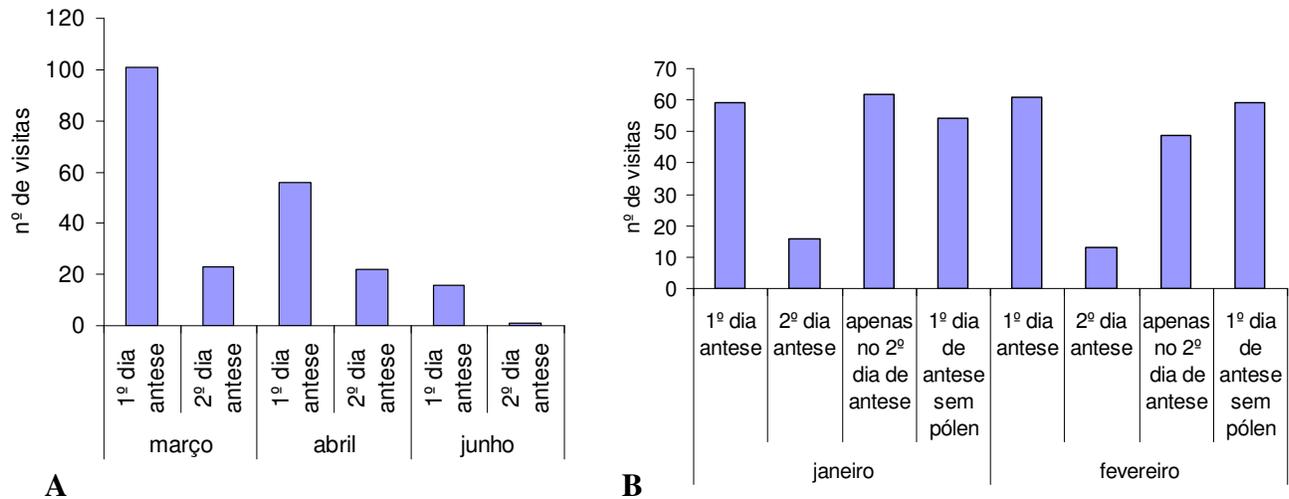


Figura 12. Frequência total de visitas das abelhas em flores de *Lavoisiera imbricata* (A) no primeiro e segundo dia de antese e (B) em flores no primeiro e segundo dia de antese; expostas aos visitantes apenas no segundo dia de antese e expostas no primeiro dia, porém sem pólen nas anteras.

(■ - *Euglossa cordata*; ■ - *Bombus morio* rainha; ■ - *Bombus morio* operária)

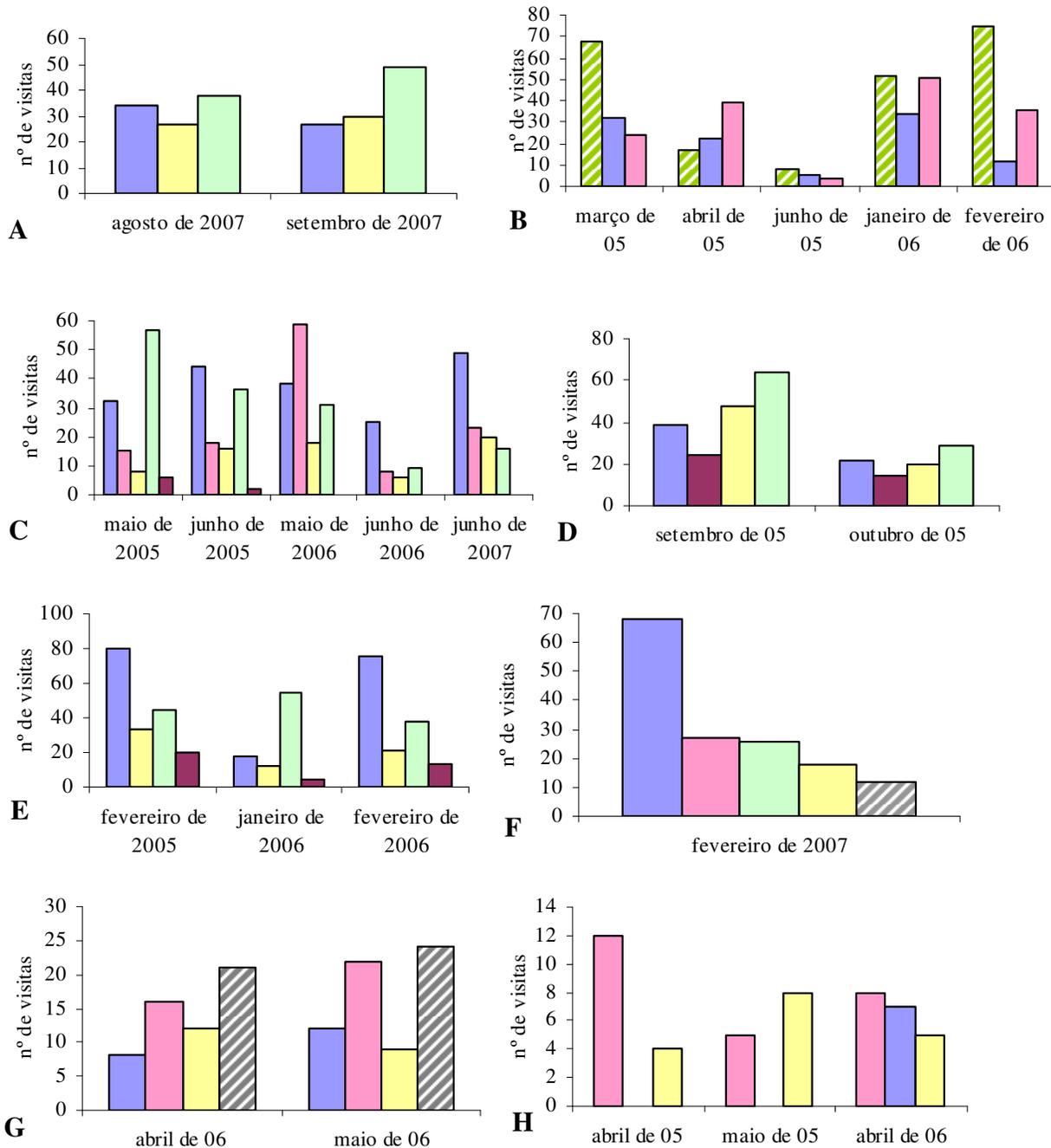


Figura 13. Frequência de visitas das abelhas às espécies de Melastomataceae ao longo da floração. (A) *Cambessedesia espora* subsp. *ilicifolia*; (B) *Lavoisiera imbricata*; (C) *Microlicia inquinans*; (D) *Microlicia viminalis*; (E) *Svitramia hatschbachii*; (F) *Tibouchina frigidula*; (G) *Tibouchina heteromalla* e (H) *Tibouchina stenocarpa*.

(■ - *Bombus morio* (rainha); ■ - *Bombus morio* (operária); ■ - *Xylocopa* sp.; ■ - *Augochloropsis* sp.  
 ■ - *Melipona* sp.; ■ - *Centris* sp.; ■ - *Euglossa cordata*)

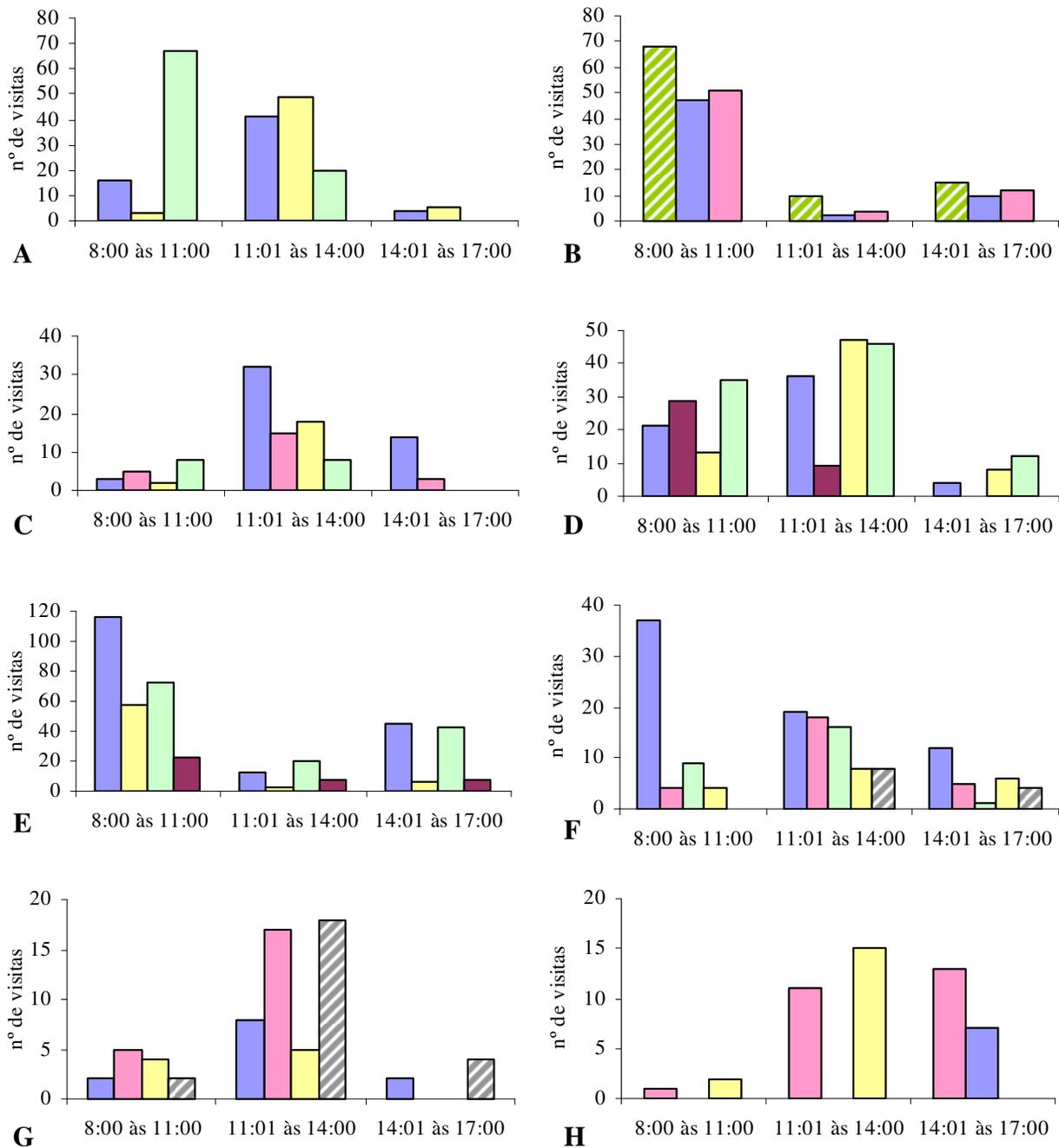


Figura 14. Frequência de visitas das abelhas às espécies de Melastomataceae ao longo do dia. (A) *Cambessedesia espora* subsp. *ilicifolia*; (B) *Lavoisiera imbricata*; (C) *Microlicia inquinans*; (D) *Microlicia viminalis*; (E) *Svitramia hatschbachii*; (F) *Tibouchina frigidula*; (G) *Tibouchina heteromalla* e (H) *Tibouchina stenocarpa*.

(■ - *Bombus morio* (rainha); ■ - *Bombus morio* (operária); ■ - *Xylocopa* sp.; ■ - *Augochloropsis* sp.  
 ■ - *Melipona* sp.; ■ - *Centris* sp.; ■ - *Euglossa cordata*)

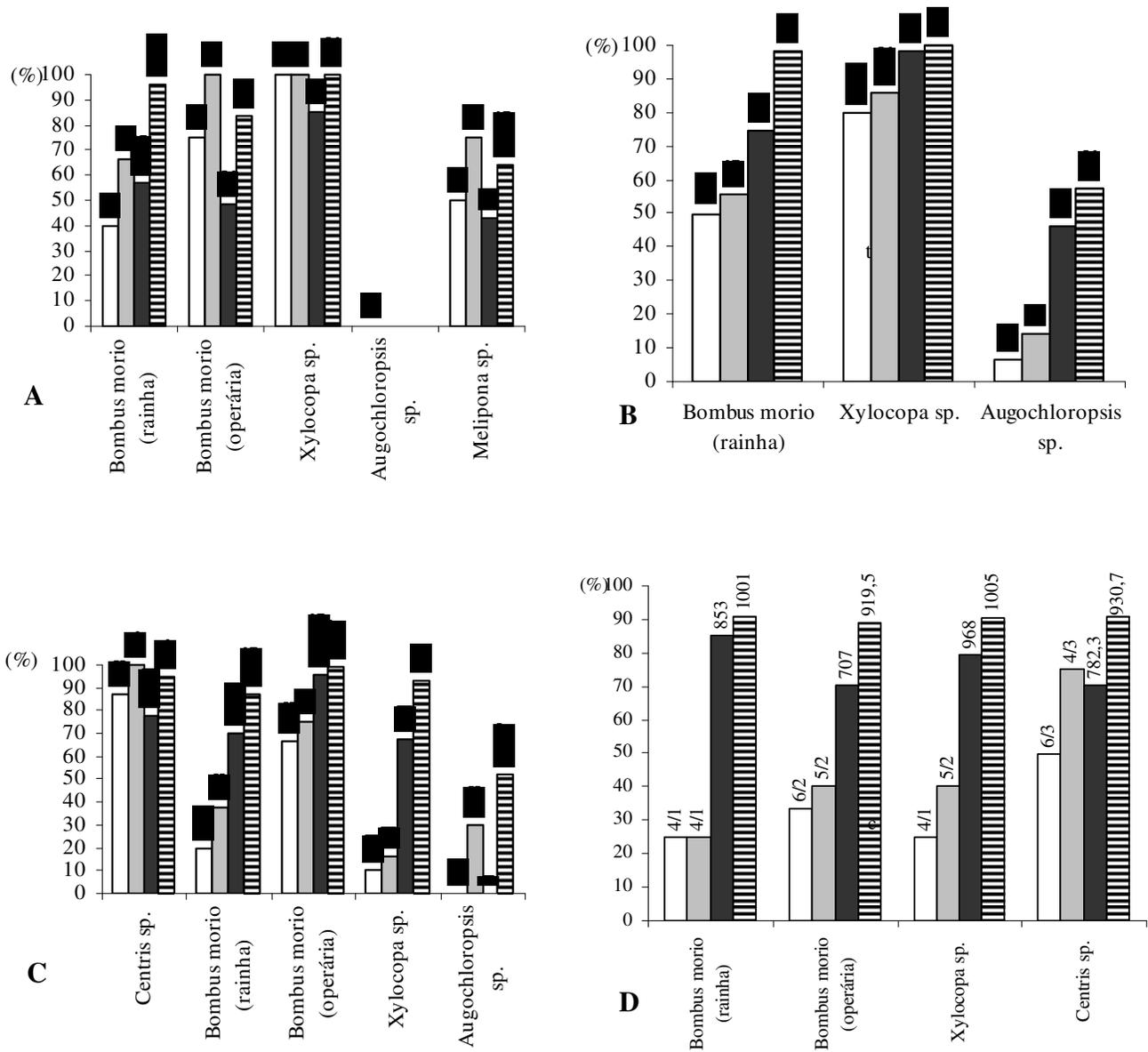


Figura 15. Eficiência dos polinizadores na formação de frutos e sementes em uma e duas visitas consecutivas (A) *Microlicia inquinans*; (B) *Svitramia hatschbachii*; (C) *Tibouchina frigidula*; (D) *Tibouchina heteromalla*.

(□ - fruto/flor uma visita; ■ - fruto/flor duas visita; ■ - semente/óvulo uma visita; ▨ - semente/óvulo duas visitas).

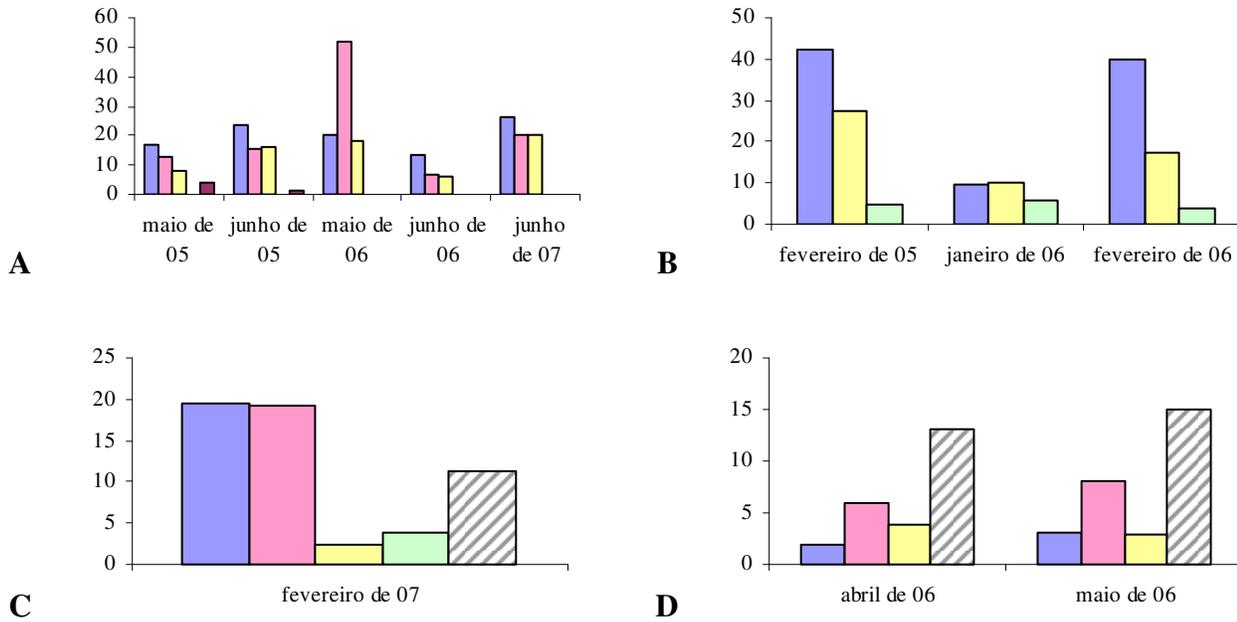


Figura 16. Formação estimada de frutos em espécies de Melastomataceae. (A) *Microlicia inquinans*; (B) *Svitramia hatschbachii*; (C) *Tibouchina frigidula* e (D) *Tibouchina heteromalla*.

(■ - *Bombus morio* rainha; ■ - *Bombus morio* operária; ■ - *Xylocopa* sp.; ■ - *Augochloropsis* sp.  
■ - *Melipona* sp.; ■ - *Centris* sp.)

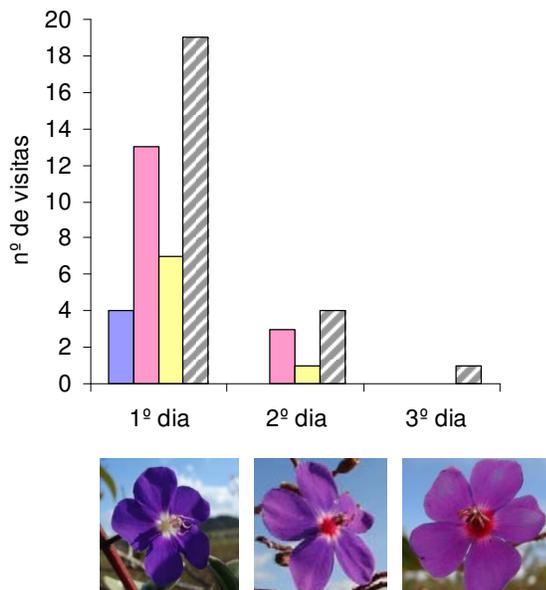


Figura 17. Freqüência de visitas das abelhas a flores de *Tibouchina heteromalla* com diferenças de coloração do centro da corola.

(■ - *Bombus morio* (rainha); ■ - *Bombus morio* (operária); ■ - *Xylocopa* sp.; ■ - *Melipona* sp.)

Tabela 3. Frutificação de espécies de Melastomataceae decorrente de autopolinização manual (AM), autopolinização espontânea (AE), polinização cruzada (PC), emasculação (E) e flores mantidas sob condições naturais (CN); (t) tempo decorrido entre a polinização e a penetração do tubo no óvulo. Entre parêntesis está o número amostral em cada tratamento.

|   | t (horas) | AM          |       | PC          |       | CN (controle) |       | E           |   | AE          |   |
|---|-----------|-------------|-------|-------------|-------|---------------|-------|-------------|---|-------------|---|
|   |           | n° absoluto | %     | n° absoluto | %     | n° absoluto   | %     | n° absoluto | % | n° absoluto | % |
| <i>Cambessedesia</i><br><i>espora</i>   | 36 (10)   | 29 (40)     | 72,50 | 33 (40)     | 82,50 | 14 (40)       | 35,0  | 0 (40)      | 0 | 0 (30)      | 0 |
| <i>Lavoisiera imbricata</i>             | 60 (10)   | 40 (68)     | 58,82 | 64 (72)     | 88,88 | 78 (97)       | 80,41 | 0 (89)      | 0 | 0 (66)      | 0 |
| <i>Microlicia inquinans</i>             | 54 (8)    | 5 (30)      | 16,67 | 24 (30)     | 80,0  | 22 (40)       | 55,0  | 0 (40)      | 0 | 0 (40)      | 0 |
| <i>Microlicia viminalis</i>             | 72 (10)   | 0 (15)      | 0     | 2 (15)      | 13,33 | 6 (15)        | 40,00 | 0 (15)      | 0 | 0 (15)      | 0 |
| <i>Svitramia</i><br><i>hatschbachii</i> | 40 (10)   | 64 (86)     | 74,42 | 74 (103)    | 71,84 | 56 (75 )      | 74,66 | 0 (78)      | 0 | 0 (86)      | 0 |
| <i>Tibouchina frigidula</i>             | 60 (8)    | 65 (90)     | 65,0  | 60 (80)     | 75    | 89 (100)      | 89,0  | 0 (100)     | 0 | 0 (80)      | 0 |
| <i>Tibouchina</i><br><i>heteromalla</i> | 64 (10)   | 78 (108)    | 72,04 | 89 (110)    | 80,9  | 68 (100)      | 68,0  | 0 (100)     | 0 | 0 (100)     | 0 |
| <i>Tibouchina</i><br><i>stenocarpa</i>  | 84 (8)    | 18 (85)     | 21,18 | 29 (89)     | 32,53 | 52 (80)       | 65,0  | 0 (80)      | 0 | 0 (88)      | 0 |
| <i>Trembleya parviflora</i>             | 12 (8)    | 23 (48)     | 47,92 | 31 (51)     | 60,78 | 4 (70)        | 5,71  | 0 (60)      | 0 | 0 (30)      | 0 |

Tabela 4. Formação de sementes e sua viabilidade em frutos produzidos a partir de autopolinização manual (AM), polinização cruzada (PC) e de flores mantidas sob condições naturais (CN) de espécies de Melastomataceae. Entre parêntesis está o número amostral.

| Espécies                      | Tratamento | AM                 |       | PC                  |       | CN (controle)       |       |
|-------------------------------|------------|--------------------|-------|---------------------|-------|---------------------|-------|
|                               |            | n° absoluto        | %     | n° absoluto         | %     | n° absoluto         | %     |
| <i>Cambessedesia espora</i>   |            |                    |       |                     |       |                     |       |
|                               | Sementes   | 54,2 ± 11,78 (5)   | 75,38 | 56,8 ± 4, ± 4,6 (5) | 79    | 57,2 ± 16,5 (5)     | 79,55 |
|                               | Germinação | 36,4 ± 10,7        | 67,16 | 41 ± 2,73           | 72,18 | 39,4 ± 10,06        | 68,88 |
| <i>Lavoisiera imbricata</i>   |            |                    |       |                     |       |                     |       |
|                               | Sementes   | 567,6 ± 106,87 (5) | 73,24 | 622,8 ± 72,62 (5)   | 80,36 | 506,6 ± 50,64 (5)   | 65,37 |
|                               | Germinação | 468 ± 61,43        | 82,45 | 543,4 ± 93,79       | 87,25 | 398 ± 36,25         | 78,56 |
| <i>Microlicia inquinans</i>   |            |                    |       |                     |       |                     |       |
|                               | Sementes   | 177,2 ± 51,27 (5)  | 48,42 | 247,6 ± 81,43 (5)   | 67,65 | 254,6 ± 36,7 (5)    | 69,56 |
|                               | Germinação | 118 ± 52,77        | 66,59 | 175,4 ± 58,52       | 70,84 | 185 ± 54,71         | 72,66 |
| <i>Microlicia viminalis</i>   |            |                    |       |                     |       |                     |       |
|                               | Sementes   | 0                  | 0     | 40,5 ± 0,7 (2)      | 67,5  | 40,8 ± 10,66 (5)    | 68    |
|                               | Germinação | 0                  | 0     | 30 ± 1,41           | 74,07 | 24,8 ± 8,07         | 60,78 |
| <i>Svitramia hatschbachii</i> |            |                    |       |                     |       |                     |       |
|                               | Sementes   | 747 ± 47,58 (5)    | 61,23 | 705,4 ± 126,92 (5)  | 57,82 | 772 ± 42,86 (5)     | 63,28 |
|                               | Germinação | 602,8 ± 76,8       | 80,7  | 598,4 ± 157,5       | 84,83 | 667,2 ± 48,32       | 86,42 |
| <i>Tibouchina frigidula</i>   |            |                    |       |                     |       |                     |       |
|                               | Sementes   | 670,6 ± 137,69 (5) | 66,73 | 815,2 ± 74,35 (5)   | 81,11 | 824,8 ± 64,04 (5)   | 82,07 |
|                               | Germinação | 560 ± 159,34       | 83,51 | 694 ± 95,56         | 85,13 | 685 ± 40,14         | 83,05 |
| <i>Tibouchina heteromalla</i> |            |                    |       |                     |       |                     |       |
|                               | Sementes   | 974,8 ± 135,05 (5) | 69,63 | 964,4 ± 51,8 (5)    | 68,89 | 997,6 ± 119,5 (5)   | 71,26 |
|                               | Germinação | 756,4 ± 73,17      | 77,6  | 789,2 ± 104,41      | 81,83 | 829,6 ± 119         | 83,16 |
| <i>Tibouchina stenocarpa</i>  |            |                    |       |                     |       |                     |       |
|                               | Sementes   | 1155,2 ± 219,7 (5) | 55,94 | 1141,4 ± 155,63 (5) | 55,27 | 1054,4 ± 304,84 (5) | 51,06 |
|                               | Germinação | 1010,2 ± 213,15    | 87,45 | 953,2 ± 133,56      | 83,51 | 851,6 ± 120,42      | 80,77 |
| <i>Trembleya parviflora</i>   |            |                    |       |                     |       |                     |       |
|                               | Sementes   | 268,4 ± 44,97 (5)  | 67,27 | 286,2 ± 79,06 (5)   | 71,73 | 284 ± 14,76 (4)     | 71,18 |
|                               | Germinação | 243,6 ± 52,67      | 90,76 | 249,4 ± 58,86       | 87,14 | 241,5 ± 43,16       | 85,04 |

Tabela 5. Espécies de abelhas visitantes de espécies de Melastomataceae. Comprimento total do corpo e largura do tórax de um indivíduo por espécie. (1. *Cambessedesia espora* subsp. *ilicifolia*; 2. *Lavoisiera imbricata*; 3. *Microlicia inquinans*; 4. *Microlicia viminalis*; 5. *Svitramia hatschbachii*; 6. *Tibouchina frigidula*; 7. *Tibouchina heteromalla*; 8. *Tibouchina stenocarpa*; 9. *Trembleya parviflora*). Rainha <sup>r</sup>, Operária <sup>op</sup>.

|  | Comp. Corpo (mm) | Larg. Tórax (mm) | Espécie visitada       |
|--|------------------|------------------|------------------------|
| <b>Apidae</b>                                      |                  |                  |                        |
| <i>Bombus morio</i> <sup>r</sup> (Swederus, 1787)  | 23,47            | 8,48             | 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 |
| <i>Bombus morio</i> <sup>op</sup> (Swederus, 1787) | 13,25            | 8,64             | 2, 3, 5, 6, 7, 8, 9    |
| <i>Euglossa cordata</i> (Linnaeus, 1758)           | 11,09            | 4,58             | 2                      |
| <i>Melipona</i> sp.                                | 12,72            | 4,02             | 3, 4, 5                |
| <i>Trigona</i> sp.                                 | 5,13             | 2,54             | 3, 5                   |
| <i>Centris</i> sp.                                 | 18,99            | 8,91             | 6, 7, 9                |
| <i>Centris tarsata</i> (Smith, 1874)               | 12,68            | 4,94             | 9                      |
| <i>Xylocopa</i> sp.                                | 20,8             | 8,91             | 1, 3, 4, 6, 7, 8       |
| <b>Halictidae</b>                                  |                  |                  |                        |
| <i>Augochloropsis</i> sp.                          | 7,85             | 2,86             | 1, 3, 4, 5, 6          |

## **CAPÍTULO III**

### **Heteromorfismo floral e polinização de *Macairea radula* (Melastomataceae)**

**Resumo** — Características florais morfológicas e/ou fisiológicas como hercogamia, dicogamia e heterostilia podem ser interpretadas, em parte, como adaptações para reduzir autopolinizações em espécies homóicas. Em *Macairea radula* ocorrem três formas florais, duas delas com reciprocidade nas alturas de um dos verticilos de estames e estilete. A terceira forma floral apresenta características intermediárias aos outros dois morfos. Em Melastomataceae, a hercogamia é considerada a principal característica morfológica para promover a polinização cruzada e, até o presente estudo, não havia relatos de heteromorfismo floral na família. Neste estudo foram descritos o heteromorfismo floral, a polinização e os visitantes, bem como a funcionalidade dos elementos reprodutivos de *Macairea radula*. Os morfos ocorrem em proporções semelhantes nas populações estudadas e a frequência de visitas das abelhas entre eles é similar, sendo espécies de *Centris*, *Bombus morio* e *Oxaea flavescens* as espécies polinizadoras. A deposição diferenciada de pólen no corpo dos polinizadores aumenta a chance de transferência eficiente inter-morfos, resultando em polinização cruzada em dois dos morfos. Entretanto, a contribuição das abelhas no sucesso reprodutivo de *M. radula* somente poderá ser discutida com o conhecimento sobre o sistema reprodutivo desta espécie e da eficiência de cada polinizador na formação de frutos e sementes.

Palavras-chave – heteromorfismo, *Macairea radula*, Melastomataceae, melitofilia, polinização por vibração

## Introdução

Indivíduos homóicos representam 72% das angiospermas (Cruden & Lloyd 1995). Esta condição prevalece na maioria das ordens, incluindo aquelas que parecem menos derivadas ou mais próximas de seu ancestral (Richards 1997). Outros sistemas sexuais, como monoícia, dioícia, entre outros, têm distribuição escassa e são raramente predominantes dentro de uma família ou ordem, sugerindo que são de origem relativamente recente, e são evolutivamente instáveis (Richards 1997).

O tipo de mutação mais comum que instantaneamente direciona para total xenogamia em flores hermafroditas autocompatíveis é a esterilidade masculina, dando origem à ginodioícia, que pode, em última instância, originar a completa dioícia (Richards 1997). Entretanto, existem condições sexuais menos extremas que podem ser interpretadas, em parte, como adaptações para reduzir autopolinizações, como hercogamia (separação espacial dos elementos reprodutivos na flor), dicogamia (separação temporal de disponibilidade dos elementos reprodutivos – protoginia e protandria) e heterostilia. O termo heterostilia foi usado primeiramente por Hildebrand e descrevia a existência de tipos florais morfológicamente distintos em uma única espécie (Ganders 1979). Porém, Darwin restringiu o termo àquelas espécies cujos cruzamentos de autopolinização e polinização intra-morfo eram incompatíveis (Ganders 1979).

As vantagens da polinização cruzada teriam favorecido a evolução e manutenção da heterostilia: a hercogamia recíproca das anteras e estigma entre os morfos resultaria em uma transferência eficiente do pólen (Kohn & Barrett 1992, Lloyd & Webb 1992). Contudo, muitos estudos têm demonstrado que os componentes morfológicos e do próprio sistema genético da heterostilia podem exibir alguma flexibilidade (Vuilleumier 1965, Ornduff 1970, 1993, Richards & Koptur 1993, Faivre & McDade 2001). Existem espécies heterostílicas morfológicamente típicas, porém auto-compatíveis (Ornduff 1964, Casper 1985); outras são auto-incompatíveis e possuem dimorfismo apenas do estilete (Ganders 1979, Ornduff 1986, Li & Johnston 2001).

Heterostilia é conhecida em 28 famílias de angiospermas (Barrett *et al.* 2000) tendo se desenvolvido independentemente em pelo menos 23 delas, segundo hipóteses filogenéticas (Lloyd & Webb 1992), o que reflete a considerável diversidade nos detalhes morfológicos florais nos *taxa* heterostílicos. Na grande maioria dessas famílias ocorre em apenas poucos gêneros ou em uma ou poucas espécies de um gênero (Ganders 1979).

Em Melastomataceae, o sistema reprodutivo foi estudado em aproximadamente 130 espécies da família (Baumgratz & Silva 1988, Renner 1989, Gross 1993, Melo & Machado 1996, Guimarães & Ranga 1997, Melo & Machado 1998, Melo & Luceno 1999, Goldenberg & Varassin 2001, Fracasso & Sazima 2004), sendo encontradas espécies autocompatíveis, auto-incompatíveis em

variados graus e apomíticas, que são bastante evidentes neste grupo, especialmente na tribo *Miconieae* (Goldenberg & Shepherd 1998, Goldenberg & Varassin 2001). No entanto, sob este aspecto pouco é conhecido do vasto número de espécies que ocorrem em habitats abertos, como as formações de campos rupestres que ocorrem no Brasil, onde esta família é particularmente bem representada e a maioria das espécies é composta por herbáceas e arbustos pequenos a médios (Goldenberg & Shepherd 1998).

Nessa família, a hercogamia é considerada o principal modo de promover a polinização cruzada (Renner 1989). A separação entre os elementos reprodutivos é dada tanto pelo fato de os estames serem geralmente menores que o estilete e os poros estarem posicionados distantes do estigma, quanto pelo fato de os grãos de pólen se encontrarem confinados em anteras poricidas (Renner 1989). A dicogamia foi relatada no gênero *Monochaetum* (Almeda 1978) e a dioiccia é encontrada em 37 espécies de *Miconia* (Almeda & Dorr 2006).

O gênero *Macairea* DC. (tribo Melastomeae) (Renner 1993), considerado o grupo melhor definido de Melastomataceae (Gleason 1934), é constituído por 22 espécies de arbustos e subarbustos (Renner 1989b) e seu centro de diversidade parece ser na Guiana, onde são encontradas 19 espécies (Renner 1990). *Macairea radula* (Bonpl.) DC., espécie-tipo do gênero, ocorre desde a Amazônia até o sudeste do Brasil, sendo comum sua ocorrência no cerrado do planalto brasileiro, onde atinge o limite sul da distribuição do gênero (Renner 1989b). Renner (1990) apresenta algumas observações sobre visitantes de *M. parviflora*, *M. pachyphylla* e *M. theresiae*, mencionando que, nesta última, além de haver pouco pólen, é inviável e que há produção de sementes por apomixia.

Durante estudos sobre a biologia da polinização de espécies de Melastomataceae da Serra da Canastra, foi observada a ocorrência de diferentes formas florais em *Macairea radula*, caracterizadas por diferenças de tamanho, cor e/ou morfologia dos estames e estilete. Este trabalho tem como objetivos descrever o heteromorfismo floral em *M. radula*, sua distribuição nas populações, a funcionalidade dos elementos reprodutivos, seus visitantes e mecanismos de polinização.

## **Metodologia**

### *Área de estudo*

O Parque Nacional da Serra da Canastra situa-se na porção sudoeste do estado de Minas Gerais, Brasil (20°00' - 20°30'S; 46°15' - 46°00'W). Sua área total compreende 71.525 ha, com altitudes variando entre 800 e 1400m, atingindo um máximo de 1496m (Romero 2001).

O Parque é formado principalmente por chapadões sedimentares do paleomesozóico, interrompidos pelos afluentes da margem esquerda do Rio São Francisco. Esta região está em uma zona de transição climática entre o clima tropical quente das latitudes baixas e o clima temperado mesotérmico, com temperaturas médias anuais em torno de 20,4°C (fig. 1). Acima de 1000m, correspondendo aos chapadões da Serra da Canastra e seus prolongamentos, ocorre o clima subtropical moderado úmido, do tipo Cwb de Köppen. Abaixo de 1000m, correspondendo aos setores próximos do norte, leste e sul da Serra da Canastra, ocorre o clima subtropical úmido do tipo Cwa de Köppen. (IBDF 1981).

#### *Morfologia e biologia floral*

A biologia da polinização foi estudada em indivíduos de três populações entre julho de 2005 a outubro de 2007. As flores foram observadas quanto a sua posição na planta, tamanho relativo, além do horário de antese e duração. Foi comparado o padrão de mudança de coloração ao longo da antese em flores polinizadas pelos visitantes e em flores isoladas por sacos de papel. A viabilidade polínica média foi estimada para os dois verticilos de estames (antessépalo e antepétalo), utilizando-se corante de Alexander (Alexander 1980) em 10 flores de cada morfo. Foram ainda examinadas características do gineceu, como número de óvulos (n=10), além do período de receptividade da superfície estigmática, tendo sido os estigmas submetidos à reação ao Sudan IV Glicerinado (Dafni 1992) em flores recém abertas (n=5), e 24 horas (n=5) e 48 horas (n=5) após a antese. Medidas das alturas do estilete e estames, a partir da base das pétalas, foram tomadas com o auxílio de estereomicroscópio e paquímetro digital em flores fixadas em álcool 70° (n = 35).

Os indivíduos de cada população amostrada foram contados a fim de se estabelecer a proporção de ocorrência de cada morfo. Em adição a estes dados foi feita a contagem de morfos em outras populações ao longo da estrada que leva ao Parque. Exemplares foram coletados, identificados e depositados no Herbário da Universidade Estadual de Campinas (UEC).

#### *Visitantes florais*

As atividades dos visitantes florais foram observadas durante os meses de julho a setembro de 2007 ao longo do dia, entre 08:00h e 17:00h, abrangendo nove indivíduos de cada população. Os períodos amostrados ao longo do dia foram divididos em três horários: das 08:00 às 11:00h, das 11:01 às 14:00h e das 14:01 às 17:00h.

O comportamento dos visitantes foi registrado por meio de observações visuais diretas e de fotografias. Foram anotados o modo de abordagem à flor, o comportamento de forrageio,

comportamento ao abandonar a flor, a seqüência de flores forrageadas e a freqüência de visitas de cada espécie de abelha. Alguns indivíduos foram marcados no tórax com tinta guache, o que possibilitou descrever com maiores detalhes suas atividades de forrageio.

Exemplares dos visitantes foram coletados para identificação, análise do local de deposição do pólen em seu corpo, bem como para tomar medidas do comprimento do corpo e da largura do tórax.

## Resultados e Discussão

### *Morfologia e biologia floral*

A floração de *Macairea radula* iniciou em julho, tanto em 2005 quanto em 2006. No primeiro ano, se estendeu até dezembro e no ano seguinte até novembro. Em 2007 as flores começaram a surgir em meados de maio, com pico de intensidade em agosto. A estratégia de floração é anual (Newstrom *et al.* 1994) com muitas flores por dia, o que aumenta a atratividade das plantas (Richards 1997). As inflorescências são vistosas e expostas, permitindo fácil acesso aos visitantes.

Os indivíduos são subarbustos de 70-160 cm de altura (fig. 1A). As flores, dispostas em inflorescências do tipo panícula, são tetrâmeras, possuem 1,8-2,5 mm de diâmetro e apresentam coloração rósea acetinada contrastante com o centro de coloração creme (fig. 1B). A coloração variando entre tons de rosa é típica de espécies melitófilas (Faegri & van der Pijl 1979). Os oito estames são alternadamente dimorfos, possuem duas tecas que abrem em um único poro apical na face adaxial, o conectivo é prolongado na base das tecas, apresentando uma expansão dorsal. A deiscência poricida é característica da síndrome de polinização por vibração (Buchmann & Hurley 1978). O estilete é curvado para cima, o estigma é punctiforme e o ovário é tetralocular com  $153,6 \pm 11,03$  óvulos.

Foram observados três morfos florais que ocorrem em indivíduos distintos, sendo adotadas as seguintes nomenclaturas: "Morfo A", correspondente à forma brevistila, possui o estigma abaixo do nível das anteras (fig. 1C). Os estames antepétalos (menores) têm coloração amarelada, enquanto as anteras dos estames antessépalos possuem coloração rósea; "Morfo B", correspondente à forma longistila, possui o estigma acima do nível das anteras (fig. 1D) que frequentemente é a primeira estrutura a ser exposta do botão (fig.1G). Os estames dos dois verticilos são de coloração amarela, porém as anteras posicionam-se bastante encurvadas de modo que os poros apicais direcionam a saída do pólen em sentido contrário de onde se localiza o estigma (fig. 1D); "Morfo C", correspondente às formas que não se encaixavam nos dois primeiros morfos. O número amostral foi pequeno para delimitar outras classes de proporções entre o androceu e o gineceu, porém, essas formas representadas

por "morfo C", apresentavam características intermediárias entre os dois outros morfos e, em 80% das flores amostradas, as estruturas reprodutivas possuíam comprimentos similares.

A antese inicia-se por volta das 07:00 h com o afastamento das pétalas. Os estames se distendem e, junto com o estilete, se posicionam em conjunto na metade inferior da flor, formando uma plataforma de pouso (Renner 1989) (fig. 1B-F), de modo que os visitantes conseguem agarrar esse conjunto durante as breves visitas. Os estames do morfo B dispõem-se de forma mais agrupada (fig. 1D) enquanto os do morfo A apresentam-se mais distantes entre si (fig. 1B-C). Esse padrão de agrupamento do estilete entre os estames ocorre em diversas espécies da família (Melo & Machado 1998, Fracasso & Sazima 2004) e, como consequência, o pólen é depositado no corpo do polinizador no mesmo local em que contata o estigma.

O estigma, receptivo no botão, permanece apto a receber pólen até cerca de 48 horas após a antese, apresentando grande quantidade de mucilagem que facilita a aderência dos grãos durante todo o período em que a flor pode receber polinizadores (Heslop-Harrison 2000), o que consequentemente aumenta as taxas de fertilização (ver capítulo 2). Em espécies de Melastomataceae cujo estigma não produz mucilagem, a germinação dos grãos de pólen facilita sua aderência às papilas estigmáticas. Como o processo de germinação pode levar até uma hora (cap. II), frequentemente, parte da carga polínica de uma visita desprende-se facilmente antes que os grãos germinem (obs. pess.). Nessas espécies, mais de uma visita à mesma flor é necessária para aumentar o número de óvulos fertilizados (Fracasso & Sazima 2004). Quando as temperaturas aumentam, os grãos de pólen do interior das anteras sofrem dessecação. A perda de umidade é imprescindível para a retirada do pólen (Heslop-Harrison 1979), que é expulso das anteras em forma de nuvem, mediante a vibração das abelhas (Buchmann 1983).

O estilete/A possui altura similar aos estames/B e o estilete/B apresenta altura correspondente aos estames antessépalos/A e antessépalos/C. A altura do estilete/C não difere significativamente da altura dos estames/C, dos antepétalos/A e antessépalos/B (fig. 3, tab. 1). Assim, considerando a reciprocidade entre morfos, o morfo C pode receber pólen das três formas florais; o morfo A pode receber pólen do morfo B e o morfo B pode receber pólen de A e C.

A diferença de viabilidade polínica entre os estames antepétalos e antessépalos dos morfos A (61,5 e 88,5% respectivamente), B (89 e 57% respectivamente) e C (56 e 68%) não é estatisticamente significativa (fig. 2). Em todos os morfos houve grande variação da viabilidade polínica entre as flores amostradas (fig. 2). A viabilidade polínica dos estames antessépalos/morfo A e antepétalos/morfo B foram as mais altas e com menores amplitudes (menor variação) (fig. 2).

Aproximadamente após 48 horas do início da antese, o centro da corola e os filetes adquirem, gradualmente, coloração avermelhada (fig. 1F). Essa alteração da cor não se relaciona com a polinização, mas com o processo de envelhecimento da flor *per se*, conforme foi verificado na comparação entre flores isoladas e flores polinizadas pelas abelhas. Ao final do processo de senescência floral ocorre a queda sequencial das pétalas, do androceu e do estilete.

O censo populacional revelou 132 indivíduos do morfo A, 138 do morfo B e 141 do morfo C, ou seja, valores próximos a 1:1:1. Dada essa proporção, essas populações estão em equilíbrio isoplético, sugerindo que os morfos existentes podem apresentar potenciais reprodutivos similares (Rossi *et al.* 2005). Não foram analisadas as possibilidades desses morfos se reproduzirem vegetativamente, o que poderia mascarar o sucesso reprodutivo maior em um dos morfos, e que ainda assim manteria a proporção 1:1:1, entretanto, mapeamento da distribuição desses indivíduos em duas populações não sugere agregação por reprodução assexuada (figura 5\0).

Frequentemente, a heterostilia está ligada a um sistema de incompatibilidade dialélico, controlado esporofiticamente e que, conseqüentemente, resulta em incompatibilidade intra-morfo (Barrett 1990, 1992). Os *loci* que controlam a auto-incompatibilidade em espécies heterostílicas são muito próximos dos *loci* controladores do polimorfismo floral, formando juntos um supergene (Ganders 1979). Por esta razão, esse sistema de auto-incompatibilidade é chamado heteromórfico. Além da diferença nas alturas do estilete e dos estames, o polimorfismo floral em espécies heterostílicas pode se refletir na forma e tamanho das papilas estigmáticas e no tamanho das anteras, no tamanho e número ou ainda na forma dos grãos de pólen (Ganders 1979, Dulberger 1992). Outros 14 polimorfismos foram encontrados em famílias heterostílicas (Barrett 1992, Richards 1997). Os estudos sobre o sistema reprodutivo estão em andamento, mas existem indícios de certo grau de auto-compatibilidade e compatibilidade intra-morfo (obs. pess.). O equilíbrio isoplético verificado nessas populações, que poderia ser interpretado como uma característica do sistema heteromórfico de auto-incompatibilidade, foi também encontrado em populações naturais de espécies distílicas de *Cryptantha* (Boraginaceae) auto-compatíveis e poderia ser explicado pelo abortamento seletivo de embriões (Casper 1985) ou por auto-incompatibilidade críptica (Weller & Ornduff 1977). Portanto, mais testes são necessários para afirmar se o heteromorfismo floral em *M. radula* está relacionado a um possível sistema genético de auto-incompatibilidade. Análises da morfometria floral e da biologia reprodutiva estão em desenvolvimento e fornecerão informações para a delimitação e nomenclatura adequada dos morfos apresentados.

### *Visitantes florais*

*Macairea radula* é visitada por cinco espécies de abelhas que possuem dimensões corpóreas distintas: *Augochloropsis* sp., *Bombus morio*, *Centris tarsata*, *Centris* sp. e *Oxaea flavescens* (fig. 6). Essas abelhas possuem adaptações à retirada do pólen de anteras poricidas (capacidade de vibrar) e ao seu transporte, como densa pilosidade na superfície corporal e densas escopas (Thorp 1979). Com exceção de *Augochloropsis* sp., o comportamento dessas abelhas foi semelhante entre si ao visitarem as flores: pousam e agarram o conjunto de estames e estilete de modo que o estigma contata a superfície ventral do corpo (fig. 7A). A seguir, as abelhas vibram liberando o pólen (Buchmann 1978), que adere à superfície ventral abdominal e/ou torácica, dependendo do seu tamanho. Posteriormente, esse pólen é recolhido durante o vôo e transferido para as escopas ou corbículas.

Devido ao pequeno porte, *Augochloropsis* sp. não consegue agarrar o conjunto de estames e estilete. Assim, essa espécie vibra um ou poucos estames por vez e, conforme se desloca pela flor para manipular outra antera, ocasionalmente pode contatar o estigma.

As duas espécies de *Centris* apresentaram comportamento bastante semelhante, diferindo apenas em suas dimensões corporais. Antes de pousarem na flor, pairam à sua frente inspecionando-a por breves segundos (fig.7B). Suas visitas foram extremamente rápidas e elas exploraram grande número de flores próximas, permanecendo em um mesmo indivíduo por alguns minutos. Sua rota de forrageio incluiu quase todos os indivíduos de uma população.

*Bombus morio* foi um visitante temporário na população. É uma abelha de grande porte (fig. 6), seus movimentos são mais lentos e suas visitas mais demoradas que as de *Centris* spp. Visitou poucas flores de um indivíduo, ou da população. A permanência desta abelha na população de *M. radula* foi breve em cada ocasião, porém constante. *Bombus morio* foi observado visitando outras espécies floridas nas proximidades da população de *Macairea radula*, especialmente as que possuíam néctar, como representantes da família Asteraceae.

*Oxaea flavescens* visitou poucas flores por indivíduo, mas permaneceu longo tempo na população, transferindo pólen entre indivíduos próximos.

Espécies que possuem anteras poricidas exigem vibração para a retirada do pólen e seus principais polinizadores são abelhas de médio e grande porte (Thorp & Estes 1975, Renner 1989, Melo & Machado 1996, Forni-Martins 1998, Bezerra & Machado 2003, Fracasso & Sazima 2004). Abelhas de pequeno porte, como *Augochloropsis* sp. podem ser polinizadoras de flores pequenas de Melastomataceae (Melo & Machado 1998), mas atuam como pilhadoras ou polinizadoras ocasionais em flores maiores desta família (Melo & Machado 1996, Bezerra & Machado 2003, Fracasso & Sazima 2004), como é o caso de *M. radula*.

A maior frequência de visitas foi de *Centris* sp. e a espécie menos frequente foi *Augochloropsis* sp. (fig. 8). Em julho foram registradas 21% de todas as visitas de abelhas. Em agosto ocorreu o pico de floração de *M. radula*, sendo produzidas muitas flores por dia. Assim, esperava-se maior frequência de visitas das abelhas neste mês, uma vez que a abundância de plantas e flores, além da quantidade de recursos existentes, exerce atração às abelhas (Gumbert 2000). Em setembro, a quantidade de flores produzidas caiu vertiginosamente, porém as frequências totais de visitação em agosto e setembro foram semelhantes (42 e 37%, respectivamente). Outras espécies floridas nesta época, principalmente algumas produtoras de néctar, podem ter deslocado os polinizadores de *M. radula* em agosto (obs. pess.). O número de visitas de cada espécie de abelha aos três morfos foi muito semelhante durante o período amostrado (fig. 9).

A observação da variação das visitas ao longo do dia demonstrou que, entre 11:00 e 14:00 h período de temperaturas mais altas, foi realizado o maior número de visitas de todas as espécies de abelhas (fig. 8B). Após as 14:00h a frequência diminuiu consideravelmente (fig. 8B). A vibração realizada pelas abelhas para a coleta de pólen também está relacionada à termorregulação (Buchmann 1983). Em ambientes com maiores altitudes, como é o caso da área de estudo, tem sido verificado o início tardio das atividades de forrageio em flores cujo pólen é o único recurso (Fracasso & Sazima 2004). Aparentemente, as abelhas visitam inicialmente flores que oferecem néctar (obs. pess.) para depois coletarem pólen.

Pode-se sugerir que *Centris* spp., *Bombus morio* e *Oxaea flavescens* sejam polinizadoras de *Macairea radula*, pois, além de possuírem tamanho adequado à morfologia floral, apresentaram comportamento de forrageio de modo a transferirem o pólen entre os morfos a razões semelhantes. Dessa forma, a deposição diferenciada de pólen no corpo dos polinizadores aumenta a chance de transferência eficiente inter-morfos (Lloyd & Webb 1992), resultando em polinização cruzada. Essas espécies de abelhas pertencem aos grupos mais frequentemente citados como polinizadores de Melastomataceae (Renner 1989). Entretanto, para mensurar qual a contribuição efetiva dessas espécies no sucesso reprodutivo de *M. radula* é necessário conhecer o seu sistema reprodutivo e a eficiência de cada espécie de polinizador na formação de frutos e sementes.

### Referencias Bibliográficas

- Alexander, M.F. 1980. A versatile stain for pollen, fungi, yeast and bacteria. *Stain Technology*, 55:13-18.
- Almeda, F. 1978. Systematics of the genus *Monochaetum* (Melastomataceae) in Mexico and Central America. *University of California Publications in Botany*, 75:1-134.

- Almeda, F. & Dorr, L.J. 2006. *Miconia amilcariana* (Melastomataceae: Miconieae), a new species from the Venezuelan Andes with Notes on the distribution and origin of dioecy in the Melastomataceae. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 57(19):549-555.
- Barrett, S.C.H. 1990. The evolution and adaptive significance of heterostyly. *Trends in Ecology and Evolutionary Biology*, 5(5):144-148.
- Barrett, S.C.H. 1992. Heterostylous genetic polymorphisms: model systems for evolutionary analysis. *In: S.C.H.Barrett (ed.) Evolution and function of heterostyly*. Springer-Verlag, New York, New York, USA. p. 1-29.
- Barrett, S.C.H., Jesson, L.K. & Baker, A.M. 2000. The evolution and function of stelar polymorphisms in flowering plants. *Annals of Botany*, 85(supplement A):253-265.
- Baumgratz, J.F.A. & Silva, N.M.F. 1988. Ecologia da polinização e biologia da reprodução de *Miconia stenostachya* DC. (Melastomataceae). *Rodriguesia*, 64/66:11-23.
- Bezerra, E.L.S. & Machado, I.C. 2003. Biologia floral e sistema de polinização de *Solanum stramonifolium* Jacq. (Solanaceae) em remanescente de Mata Atlântica – Pernambuco. *Acta Botânica Brasílica*, 17:247-257.
- Buchmann, S.L. 1983. Buzz pollination in Angiosperm. *In: Jones, C.E. Little, R.J. (eds) Handbook of experimental pollination biology*. Van Nostrand Reinhold, New York. p. 294-309.
- Buchmann, S.L. & Hurley, J.P. 1978. A biophysical model for buzz pollination in Angiosperms. *Journal of Theoretical Biology*, 72:639-657.
- Casper, B.B. 1985. Self-compatibility in distylous *Cryptantha flava* (Boraginaceae) *New Phytologist*, 99:149-154.
- Cruden, R. W. & Lloyd, R. M. 1995. Embryophytes have equivalent sexual phenotypes and breeding systems: Why not a common terminology to describe them? *American Journal of Botany*, 82:816-825.
- Dafni, A., 1992. *Pollination ecology: a practical approach*. Oxford University Press, New York. 250p.
- Dulberger, R. 1992. Floral polymorphisms and their functional significance in the heterostylous syndrome. *In S.C.H.Barrett (ed.) Evolution and function of heterostyly*. Springer-Verlag, New York, New York, USA. p. 41-84.
- Faegri, K. & van der Pijl, L. 1979. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, Oxford. 244p.
- Faivre, A.E. & McDade, L.A. 2001. Population-level variation in the expression of heterostyly in three species of Rubiaceae: does reciprocal placement of anthers and stigmas characterize heterostyly? *American Journal of Botany*, 88(5):841-853.

- Forni-Martins, E.R., Marques, M.C.M. & Lemes, M.R. 1998. Biologia floral e reprodução de *Solanum paniculatum* L. (Solanaceae) no Estado de São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 21(2):117-124.
- Fracasso, C.M. & Sazima, M., 2004. Polinização de *Cambessedesia hilariana* (Kunth) DC. (Melastomataceae): sucesso reprodutivo versus diversidade comportamento e frequência de visitas de abelhas. *Revista Brasileira de Botânica*, 27(4):797-804.
- Ganders, F.R. 1979. The biology of heterostyly. *New Zealand Journal of Botany*, 17:607-635.
- Gleason, H.A. 1934. The genus *Macairea* DC. in northern south America. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 61(1):35-40.
- Goldenberg, R. & Shepherd, G.J. 1998. Studies on the reproductive biology of Melastomataceae in “cerrado” vegetation. *Plant Systematics and Evolution*, 211:13-29.
- Goldenberg, R. & Varassin, I.G. 2001. Sistemas reprodutivos de espécies de Melastomataceae da Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 24(3):283-288.
- Gross, C.L. 1993. The breeding system and pollinators of *Melastoma affine* (Melastomataceae), a pioneer shrub in Tropical Australia. *Biotropica*, 25:468-473.
- Guimarães, P.J.F. & Ranga, N.T. 1997. Sistema de reprodução de *Rhynchanthera dichotoma* (Lam.)DC. (Melastomataceae). *Acta Botanica Brasilica*, 11:41-44.
- Gumbert, A. 2000. Color choices by bumble bees (*Bombus terrestris*): innate preferences and generalization after learning. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 48:36-43.
- Heslop-Harrison, J. 1979. An interpretation of hydrodynamics of pollen. *American Journal of Botany*, 66(6):737-743.
- Heslop-Harrison, Y. 2000. Control gates and micro-ecology: the pollen-stigma interaction in perspective. *Annals of Botany*, 85(Supl A):5-13.
- IBDF. 1981. Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal. Plano de Manejo. Parque Nacional da Serra da Canastra. IBDF. Brasília.
- Kohn, J.R. & Barrett, C.H. 1992. Experimental studies on the functional significance of heterostyly. *Evolution* 46(1):43-55.
- Li, P. & Johnston, M.O. 2001. Comparative floral morphometrics of distyly and homostyly in three evolutionary lineages of *Amsinckia* (Boraginaceae). *Canadian Journal of Botany*, 79:1332-1348.
- Lloyd D.G. & Webb, C.J. 1992. The selection of heterostyly. *In*: S.C.H. Barrett (ed.). *Evolution and function of heterostyly*, Springer-Verlag, New York, USA. p.179-207.
- Melo, G.F., Machado, I.C. & Luceno, M. 1999. Reproducción de tres especies de *Clidemia* (Melastomataceae) en Brasil. *Revista de Biología Tropical*, 47:359-363.

- Melo, G.F. & Machado, I.C. 1996. Biologia da reprodução de *Henriettea succosa* DC. (Melastomataceae). *Revista Brasileira de Biologia*, 56(2): 383-389.
- Melo, G.F. & Machado, I.C. 1998. Auto-incompatibilidade em *Miconia ciliata* (L.C.Rich.)DC. (Melastomataceae). *Acta Botanica Brasílica*, 12:113-120.
- Newstrom, L.E., Frankie, F.W. & Baker, H.G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica*, 28:180-191.
- Ornduff, R. 1964. The breeding system of *Oxalis suksdorfii*. *American Journal of Botany*, 51:307-314.
- Ornduff, R. 1970. Heteromorphic incompatibility in *Jepsonia malvifolia*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 97(5):258-261.
- Ornduff, R. 1986. Comparative fecundity and population composition of heterostylous and non-heterostylous species of *Villarsia* (Menyanthaceae) in Western Australia. *American Journal of Botany*, 73:282-286.
- Ornduff, R. 1993. Intramorph and intermorph compatibility in tristylous populations of *Decodon verticillatus* (Lythraceae). *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 120(1):19-22.
- Renner, S.S. 1989. A survey of reproductive biology in neotropical Melastomataceae and Memecylaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 76(2):496-518.
- Renner, S.S. 1989b. Systematic Studies in the Melastomataceae: *Bellucia*, *Loreya* and *Macairea*. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 50:1-111.
- Renner, S.S. 1990. Reproduction and evolution in some genera of neotropical Melastomataceae. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 55:143-152.
- Renner, S.S. 1993. Phylogeny and classification of the Melastomataceae and Memecylaceae. *Nordic Journal of Botany*, 13:519-540.
- Richards, J.H. & Koptur, S. 1993. Floral variation and distyly in *Guertarda scabra* (Rubiaceae). *American Journal of Botany*, 80:31-40.
- Richards, A.J. 1997. *Plant breeding systems*. George Allen & Unwin Ltd., London. 529p.
- Romero, R. 2001. A família Melastomataceae no Parque Nacional da Serra da Canastra, Minas Gerais, Brasil. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Rossi, A.A.B., Oliveira, L.O. & Vieira, M.F. 2005. Distyly and variation in floral traits in natural populations of *Psychotria ipecacuanha* (Brot.) Stokes (Rubiaceae). *Revista Brasileira de Botânica*, 28:285-294.
- Thorp, R.W. 1979. Structural, behavioral, and physiological adaptations of bees (Apoidea) for collecting pollen. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 66:788-812.

- Thorp, R.W. & Estes, J.R. 1975. Intrafloral behavior of bees on flowers of *Cassia fasciculata*. Journal of the Kansas Entomological Society, 48:175-184.
- Vuilleumier, B.S. 1965. The origin and evolutionary development of heterostyly in the angiosperms. Evolution, 21:210-226.
- Weller, S.G. & Ornduff, R. 1977. Cryptic self-incompatibility in *Amsinckia grandiflora*. Evolution, 31:47-51.



Figura 1. Padrões morfológicos e de coloração de *Macairea radula*. (A) Hábito; (B) Flor no primeiro dia de antese. Note o centro da corola de coloração clara contrastando com as pétalas róseas; (C) Morfo A; (D) Morfo B; (E) Morfo C; (F) Flor após 48 horas do início da antese. Note a coloração avermelhada decorrente do processo de senescência; (G) Botão floral do morfo B com estigma exposto.

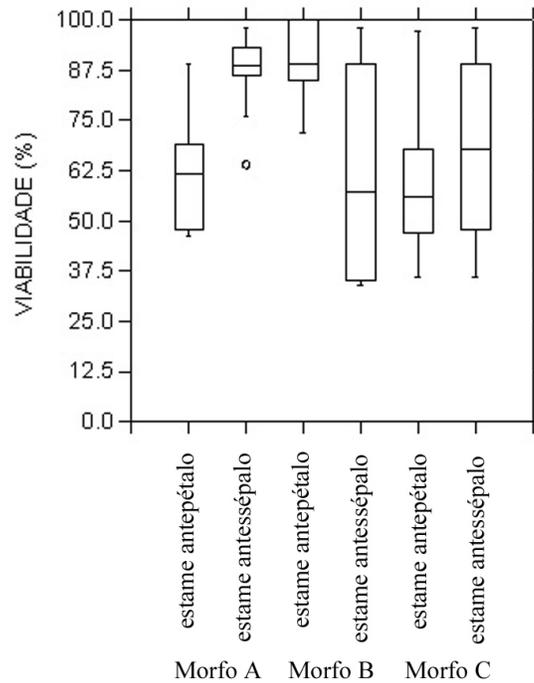


Figura 2. Viabilidade polínica nos dois verticilos de estames dos três morfos de *Macairea radula*.

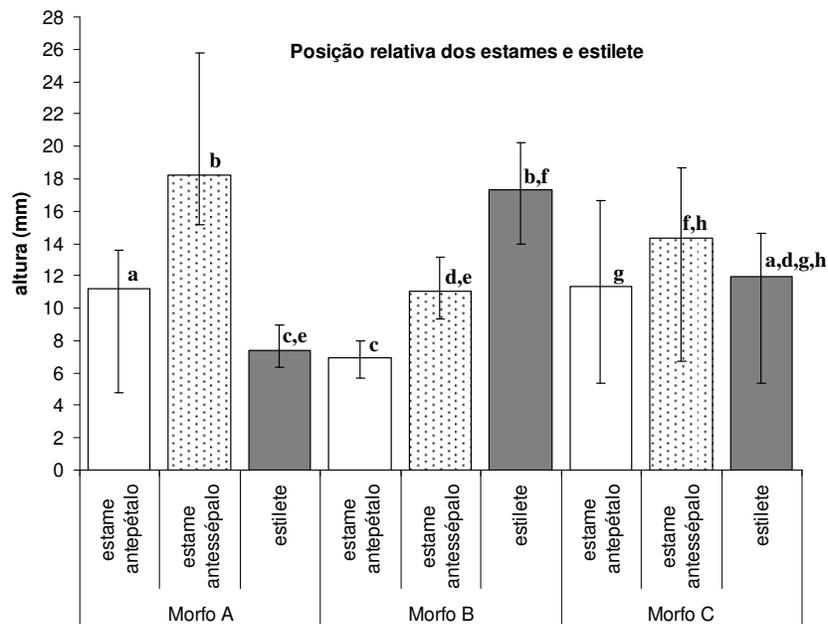


Figura 3. Alturas médias dos estames e estilete a partir da base da corola, dos três morfos de *Macairea radula*. (□ - estame antepétalo; ▨ - estame antessépalo; ■ - estilete). As letras iguais (acima das barras) indicam alturas que não diferem entre si ( $p \leq 0,001$ ).

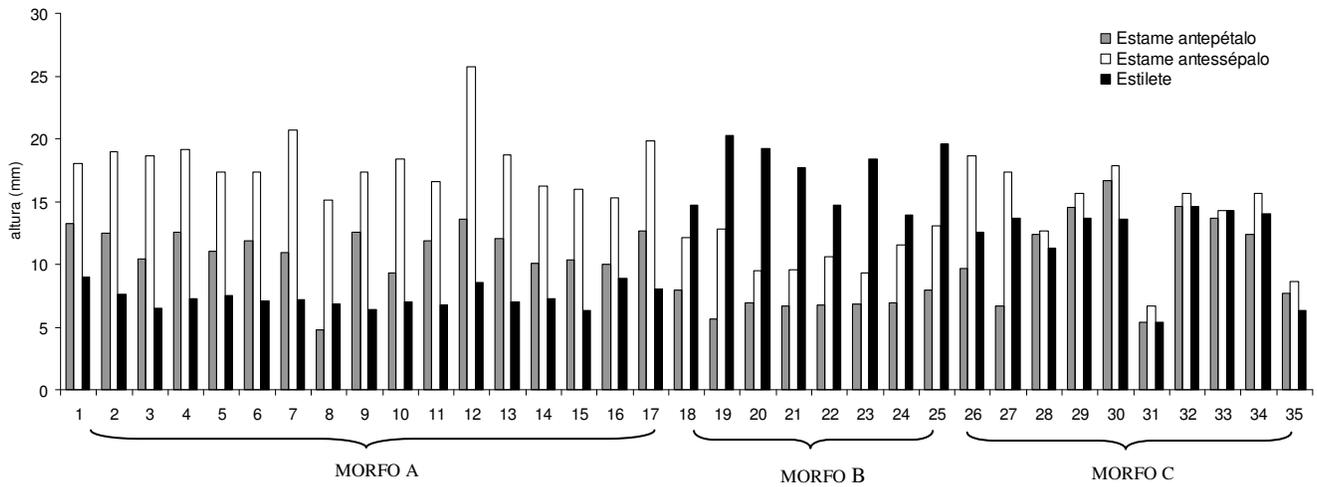


Figura 4. Variação das alturas relativas dos estames e estilete dos morfos de *Macairea radula*.

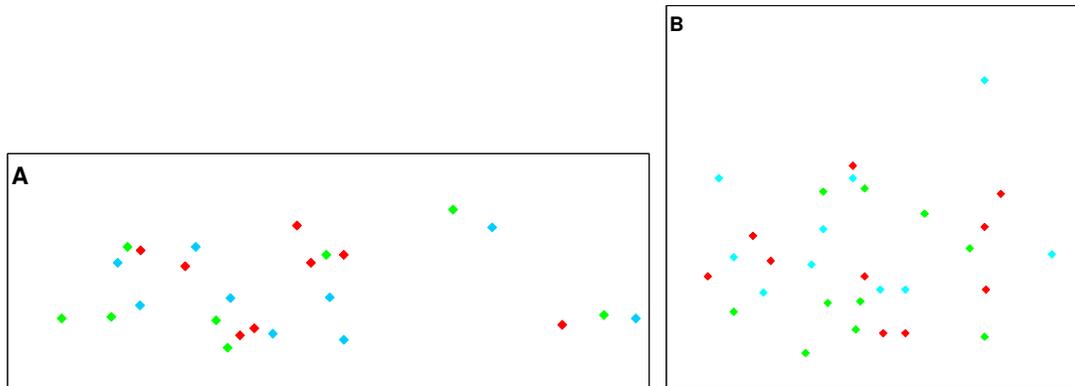


Figura 5. Mapeamento da distribuição dos morfos em duas populações (A e B) de *Macairea radula*. (♦ - morfo A; ♦ - morfo B; ♦ - morfo C).

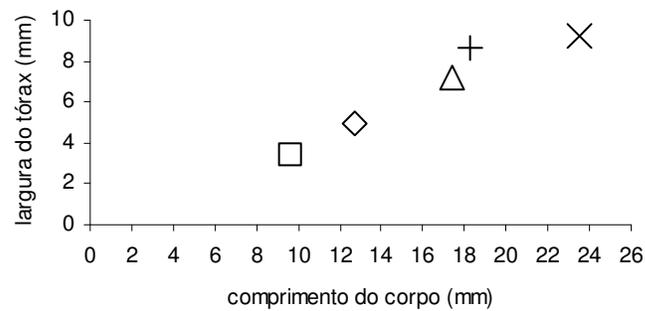


Figura 6. Dimensões corpóreas das abelhas visitantes de *Macairea radula*. (X) *Bombus morio*; (+) *Oxaea flavescens*; (Δ) *Centris* sp.; (◇) *Centris tarsata*; (□) *Augochloropsis* sp.

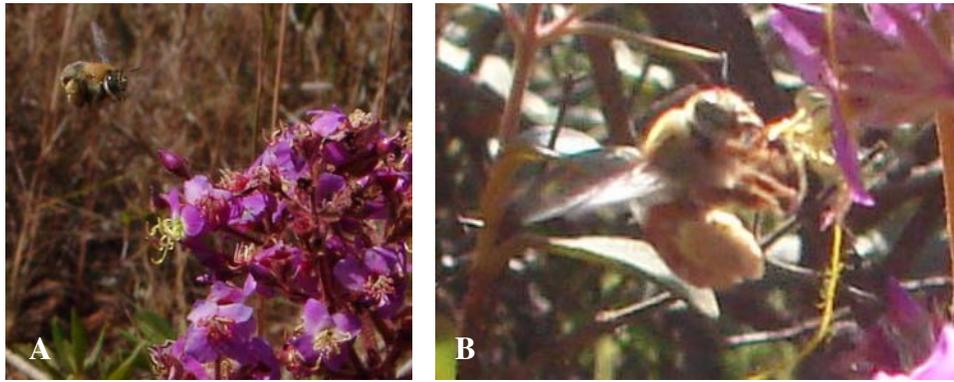


Figura 7. Comportamento de *Centris* sp. ao visitar flores de *Macairea radula*. (A) pairando à frente da flor, inspecionando-a; (B) agarrando os elementos reprodutivos momentos antes de vibrar o conjunto.

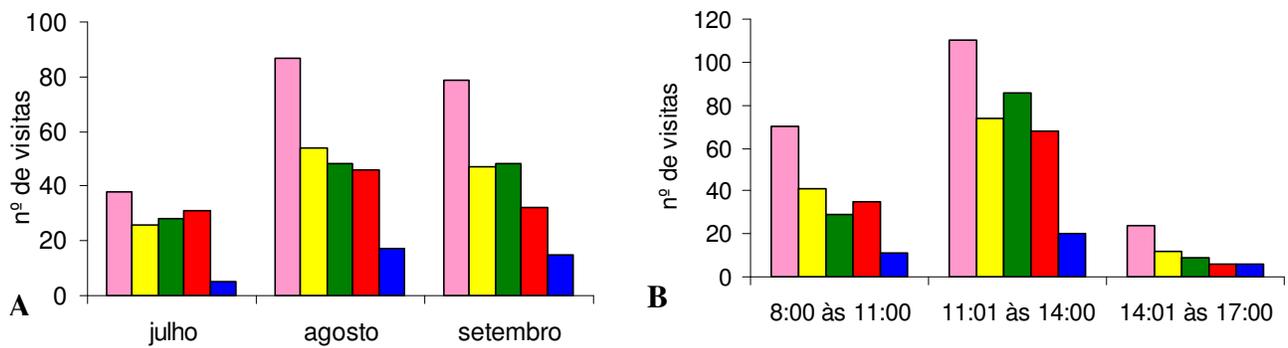


Figura 8. Frequências de visitas das abelhas às flores de *Macairea radula* (A) ao longo do ano e (B) ao longo do dia. (■ - *Centris* sp.; ■ - *Centris tarsata*; ■ - *Bombus morio*; ■ - *Oxaea flavescens*; ■ - *Augochloropsis* sp.)

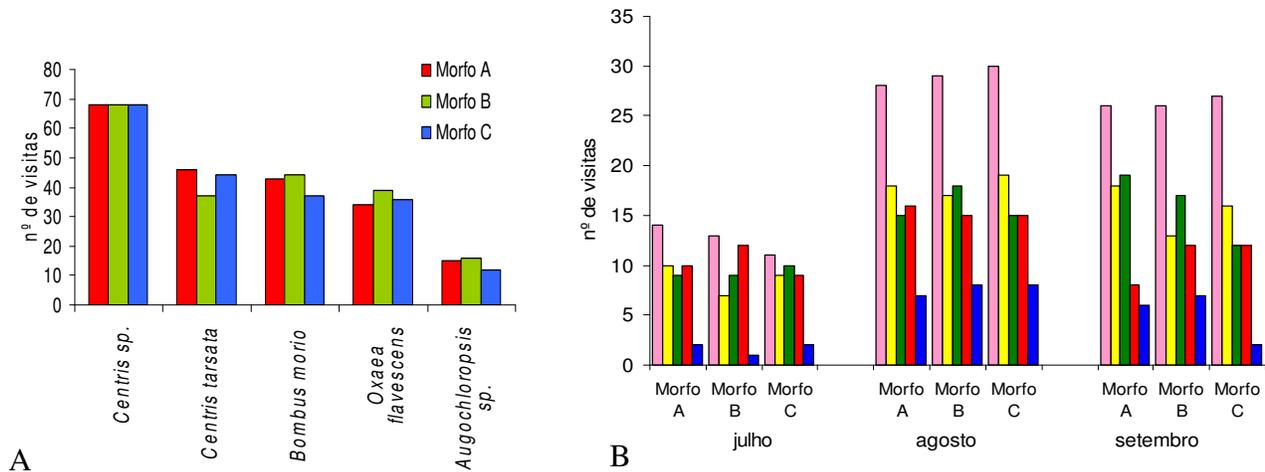


Figura 9. Frequências de visitas de abelhas às flores de *Macairea radula*. Número de visitas de cada espécie de abelha nos três morfos (A) durante os três meses de observação e (B) por mês, de julho a setembro de 2007;

(■ - *Centris sp.*; ■ - *Centris tarsata*; ■ - *Bombus morio*; ■ - *Oxaea flavescens*; ■ - *Augochloropsis sp.*)

Tabela 1. Análise de variância (ANOVA com análise de Tukey *a posteriori*) entre as alturas dos dois verticilos de estames e do estilete dos morfos florais de *Macairea radula*.

| Estame      |         | Estilete       |                |                |
|-------------|---------|----------------|----------------|----------------|
|             |         | Morfo A        | Morfo B        | Morfo C        |
| Antepétalo  | Morfo A | $p = 0,001$    | $p \leq 0,001$ | $p = 0,998$    |
| Antessépalo |         | $p \leq 0,001$ | $p = 0,996$    | $p \leq 0,001$ |
| Antepétalo  | Morfo B | $p = 1,0$      | $p \leq 0,001$ | $p = 0,002$    |
| Antessépalo |         | $p = 0,024$    | $p \leq 0,001$ | $p = 0,999$    |
| Antepétalo  | Morfo C | $p = 0,004$    | $p \leq 0,001$ | $p = 1,0$      |
| Antessépalo |         | $p \leq 0,001$ | $p = 0,242$    | $p = 0,471$    |